Acta Zoologica Mexicana (n.s.) 89: 241-259 (2003)

EL COMPONENTE BETA DE LA DIVERSIDAD DE MAMÍFEROS DE MÉXICO

Pilar RODRÍGUEZ, Jorge SOBERÓN y Héctor T. ARITA
Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
Apartado Postal 70-275, CP 04510 México, D. F., MÉXICO

RESUMEN

De los componentes de la riqueza de especies, la diversidad beta o recambio de especies es el que menos atención ha recibido. En el caso de México, la evidencia empírica apunta a que la diversidad beta, más que la diversidad alfa o local, es el componente más importante para explicar la extraordinaria diversidad de especies en el ámbito nacional. La hipótesis del México betadiverso se sustenta tanto en inferencias indirectas como en datos que se han ido acumulando en la literatura científica. En este trabajo revisamos esa información y presentamos análisis nuevos que examinan la contribución del recambio de especies a la conformación de la megadiversidad de mamíferos de México. Usando un análisis de bandas latitudinales, se encontró un patrón de variación de la diversidad beta respecto a la latitud similar para quirópteros y mamíferos terrestres. Sin embargo el recambio de especies es un componente asociado en mayor medida a los patrones de diversidad de los mamíferos terrestres. Al explorar la diversidad beta dentro de las provincias mastofaunísticas del país, se encontró que la contribución de las diversidades alfa y beta a la diversidad gamma varían geográficamente y se correlacionan con distintas variables ambientales. Se presentan también datos que muestran el efecto de la heterogeneidad ambiental sobre la diversidad alfa y beta y se muestra cómo la diversidad beta está relacionada con la complementariedad como estrategia para seleccionar sitios prioritarios para la conservación.
Palabras Clave: Riqueza, diversidad gamma, diversidad beta, recambio de especies, mamíferos, México

ABSTRACT

Beta diversity, or species turnover, is a poorly understood component of species richness. In the case of Mexico, empirical evidence shows that beta diversity is a more important determinant of regional diversity than the alpha or local component. Therefore, the unusual species richness of Mexico is more a consequence of a strong geographic species turnover rather than a particularly high local diversity. The hypothesis of Mexico as a beta-diverse country is based not only on indirect inferences but on data that have been accumulated in the scientific literature in the last few years. In this paper, we review that information and present new analyses that explore the contribution of species turnover to the building of the megadiversity of Mexican mammals. In an analysis using latitudinal bands, we found that the pattern of variation of beta diversity along a latitudinal gradient is similar for volant and non-volant mammals. However the patterns of diversity of terrestrial mammals are much more associated to beta diversity. In exploring beta diversity within biogeographic provinces defined with the distribution of mammals, we found that the relative contribution of alpha and beta diversity to the regional species richness varies geographically and is correlated with different environmental variables. We also present data showing the effect of heterogeneity on alpha and beta diversity, and show a direct relationship between beta diversity and the complementarity among sites in selecting priority areas for the conservation of biological diversity.
Key Words: Richness, gamma diversity, beta diversity, species turnover, mammals, Mexico.

INTRODUCCIÓN

México es un país de megadiversidad, status que comparte con países como Brasil, Perú, Colombia, Indonesia y Madagascar, entre otros. En conjunto, los 17 países megadiversos albergan cerca del 75% de las especies de plantas y animales del mundo. En los casi dos millones de kilómetros cuadrados que abarca el territorio mexicano (1.5% de la superficie emergida del planeta) se encuentra alrededor del 10% de la diversidad biológica del mundo, destacando por su riqueza de especies los grupos de vertebrados (peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos), las plantas vasculares y algunos otros grupos taxonómicos (Mittermeier 1988, Mittermeier *et al*. 1997).

La fauna de mamíferos de México sobresale en el mundo no sólo por su riqueza, sino también por su elevado número de especies endémicas. Sin contar las especies marinas, en México habitan cerca de 450 especies de mamíferos, de las cuales más del 30% son exclusivas del país (Ceballos & Navarro 1991, Ceballos *et al.* 1998). El patrón espacial de diversidad, es decir, la manera en la que las especies se distribuyen en el país, ha sido extensamente estudiado. Desde Simpson (1964) se sabe que el patrón de diversidad en México es parte de un gradiente latitudinal en el que el número de especies disminuye conforme aumenta la latitud. Sin embargo, las características especiales de México hacen que ese gradiente presente particularidades en algunas zonas del país. En términos generales, la mayor diversidad de especies se alcanza en los estados de Chiapas y Oaxaca (Ceballos & Navarro 1991, Ramírez-Pulido & Castro Campillo 1993, Fa & Morales 1993, Ceballos *et al*. 1998). Las especies endémicas presentan un patrón diferente, en el que la mayor diversidad se localiza en la parte central de la costa del Océano Pacífico, en la región montañosa del centro del país y en las islas de Baja California (Ceballos & Rodríguez 1993, Ceballos *et al*. 1998).

En programas de conservación, la identificación de los llamados *hot spots* o sitios de inusitada diversidad de especies ha recibido mucha atención (Myers *et al*. 2000, Sechrest *et al*. 2002). Sin embargo, un componente importante de la diversidad de especies, la diversidad beta o recambio de especies, ha sido mucho menos estudiado en este contexto. La diversidad beta es una medida de qué tan diferentes o parecidos son los conjuntos de especies en distintas unidades de análisis (Whittaker 1960). En el presente trabajo, revisamos la información existente hasta la fecha respecto a los patrones de diversidad beta de los mamíferos de México, y presentamos los resultados de nuevos análisis que contribuyen al entendimiento del componente beta de la enorme diversidad biológica del país.

Los componentes de la diversidad de especies

La idea de separar la diversidad de especies en distintos componentes data de 1960, cuando Whittaker propuso que el número total de especies de una región (parámetro al que denominó diversidad gamma) es resultado de la combinación de la diversidad alfa (el número de especies en las localidades que conforman la región bajo estudio) y la diversidad beta (la diferencia en composición de especies entre estas localidades).

Los componentes alfa y beta pueden combinarse de muchas maneras para dar como resultado la diversidad gamma (Wilson & Shmida 1984, Shmida & Wilson 1985). En principio, dos regiones pueden contener el mismo número de especies, pero diferir en la importancia relativa de la diversidad local y el recambio de especies. En una de las regiones una alta diversidad gamma podría explicarse por una también elevada riqueza de especies en todas sus localidades. En la otra región, en contraste, la elevada diversidad gamma podría deberse a un fuerte recambio de especies (diversidad beta) aunque las localidades no fuesen particularmente diversas. Whittaker (1960) propuso los conceptos de diversidad alfa, beta y gamma para el estudio de los cambios en la composición de especies a lo largo de gradientes ambientales en estudios sobre vegetación. Sin embargo, el uso del concepto se ha ampliado a unidades de análisis más extensas, que incluyen grandes regiones, e incluso países y continentes enteros (Whittaker 1972, Whittaker *et al*. 2001).

El recambio de especies es el componente menos comprendido y estudiado de la diversidad de especies, aunque debido a su importancia teórica y su estrecha relación con la conservación existe un creciente interés en el tema (Gaston & Blackburn 2000). En el aspecto teórico, la diversidad beta se ha reconocido como un elemento clave para entender la relación que existe entre la diversidad regional y la local (Cornell & Lawton 1992, Ricklefs & Schluter 1993). Por otro lado, existe una relación inversa entre la diversidad beta de una región y las áreas de distribución de las especies dentro de esa región (Harrison *et al*. 1992). En su definición más amplia, el área de distribución de una especie es la extensión geográfica que ocupa (Brown *et al*. 1996). De manera intuitiva, el área de distribución y la diversidad beta se relacionan de la siguiente manera: si en una región las especies ocupan en promedio una pequeña parte del territorio (tienen áreas de distribución pequeñas), los sitios difieren entre sí en cuanto a la composición de especies, es decir, la diversidad beta es alta. Si por el contrario las especies se distribuyen en una gran parte de la extensión de la región (tienen áreas de distribución amplia), los sitios se parecen entre sí en términos de la composición de especies y la diversidad beta es baja (Arita & León Paniagua 1993, Scott *et al*. 1999). Esta relación ha sido formalizada matemáticamente y es una herramienta útil para el entendimiento de los patrones de diversidad (Routledge 1984, Ricklefs & Schluter 1993, Arita & Rodríguez 2002, Soberón & Rodríguez datos no publicados).

Desde el punto de vista de la conservación biológica, la diversidad beta es un componente que debe ser tomado en cuenta en el establecimiento de estrategias eficientes para la protección tanto de áreas naturales como de especies particulares (Scott *et al.* 1999). En el diseño de conjuntos de reservas que incluyan poblaciones de todas las especies de una región, se debe tomar en cuenta la complementariedad de especies entre los sitios. Se han diseñado algoritmos de diferentes tipos para medir la complementariedad, incluyendo los iterativos (Pressey *et al.* 1993), los combinatorios (Pressey *et al*. 1994) y los de optimización (Rodrigues *et al.* 2000). La idea en todos ellos es encontrar la combinación con el menor número de sitios que incluya la totalidad de especies de una región. Aunque la relación no se ha demostrado matemática o empíricamente, intuitivamente la diversidad beta de una región debe estar cercanamente relacionada con la complementariedad entre las localidades que la

componen (Arita & León-Paniagua 1993, Scott *et al.* 1999). Para proteger la totalidad de las especies en una región con una diversidad beta elevada se requiere un mayor número de reservas que para una región de diversidad beta baja. Por ejemplo, en una región hipotética en la que todas las especies estuvieran presentes en toda la región bastaría una sola reserva para proteger el total de la diversidad. En otra región en la que las especies se distribuyeran en pocos sitios, resultando por ende una alta diversidad beta, se requeriría proteger muchos de estos sitios para poder garantizar la conservación de la flora o fauna completa (Arita & León Paniagua 1993, Scott *et al.* 1999).

A pesar de la importancia teórica y aplicada de la diversidad beta, su entendimiento y uso general se ha visto obstaculizado por varios factores, entre los que destaca la gran variedad de métodos que se utilizan para la cuantificación de este componente y la falta de claridad conceptual para saber en qué contexto utilizar los diferentes métodos (Magurran 1988, Gaston & Blackburn 2000, Lennon *et al*. 2002). A la fecha no se puede concluir acerca de la existencia de patrones generales en este componente de la diversidad de especies ya que los resultados muestran tendencias inconsistentes entre regiones y grupos taxonómicos.

La hipótesis del México betadiverso

A principios de los 1990s se planteó la hipótesis de que la extraordinaria riqueza de especies de mamíferos de México era probablemente resultado de la combinación de una alta diversidad beta y de una diversidad alfa moderada (Arita 1993, Arita & León-Paniagua 1993, Sarukhán *et al*. 1996). Al comparar localidades particulares de México con sitios similares en otras partes del continente, el número de especies es aproximadamente el mismo. Aún la selva Lacandona, la localidad más rica de mamíferos en México, contiene un número de especies comparable al de otras selvas altas del Neotrópico (Medellín 1994). Lo mismo sucede con la fauna de mamíferos mexicanos de otros ecosistemas. La megadiversidad de México, de acuerdo con la hipótesis, es resultado más del marcado recambio de especies entre sitios que de una particular riqueza de sus localidades (Arita 1993, 1997).

Otra evidencia que apoyó la hipótesis del México betadiverso surgió de la comparación de las faunas de mamíferos de los estados de México con las de otras entidades políticas del continente (Arita 1993, 1997). Al comparar México con otros países y unidades políticas de América, resultó que su fauna de mamíferos es significativamente más rica en especies de lo que se esperaría para una unidad de su tamaño, confirmando su carácter megadiverso. Sin embargo, al analizar por separado los estados mexicanos resultó que éstos no son particularmente diversos, tomando en cuenta su área. La explicación para esta aparente contradicción es que la diversidad beta, es decir la diferencia en composición entre los estados, es la que determina la extraordinaria riqueza total del país (Arita 1993, 1997).

Otro elemento que ha hecho pensar en la hipótesis del México betadiverso es la gran heterogeneidad ambiental de México. La conjunción en el territorio de distintos tipos de vegetación y la gran variabilidad climática y de elevación hicieron suponer la existencia

de un elevado recambio de especies en el país (Sarukhán *et al.* 1996). Una consecuencia de esta heterogeneidad es la presencia de un alto número de especies endémicas (Ceballos & Navarro 1991, Ceballos & Rodríguez 1993) y, en general, de especies con áreas de distribución pequeñas, lo que implica que el recambio de especies debe ser alto (Arita & León-Paniagua 1993, Arita *et al*. 1997). En este sentido, Moreno & Halffter (2001) han demostrado como la diversidad beta de quirópteros, asociada a la heterogeneidad del ambiente, puede generar complejos patrones de diversidad a la escala de un paisaje.

Finalmente, la hipótesis del México betadiverso ha sido puesta a prueba directamente a través de una comparación de regiones de área constante localizadas a lo largo de un gradiente latitudinal en América del Norte (Rodríguez *et al*. datos no publicados). El patrón fue diferente para quirópteros y para mamíferos no voladores. En el caso de los quirópteros, las regiones con mayor diversidad gamma contienen sitios también con alta diversidad alfa, por lo que no existe un gradiente latitudinal de diversidad beta. Por el contrario, en el caso de los mamíferos no voladores, las regiones de mayor diversidad gamma (correspondientes a México) presentan un mayor recambio de especies, confirmando la hipótesis del México betadiverso.

En el presente trabajo se integran los resultados de varios análisis en los que se explora la contribución del componente beta a la diversidad de mamíferos de México. En particular, se examina el papel del recambio de especies en el gradiente de riqueza de los mamíferos y en la conformación de la diversidad en las provincias mastofaunísticas de México. Asimismo, se muestra el efecto de la heterogeneidad ambiental sobre la diversidad beta, y finalmente, se muestra la relación que existe entre el recambio de especies y otros descriptores de la diversidad, como el área de distribución de las especies y la complementariedad de los sitios en el diseño de sistemas de áreas naturales protegidas.

MATERIAL Y MÉTODOS

En todos los análisis se empleó una base de datos de la distribución de los mamíferos de México. Los detalles de la construcción de esta base de datos se explican en Arita *et al*. (1997). En breve, la base de datos consta de información sobre la presencia o ausencia histórica de todas las especies de mamíferos terrestres en cuadros de 0.5 x 0.5 grados. Aunque los cuadros no tienen exactamente la misma área, la diferencia máxima entre ellos es menor del 7%, que no es significativa a la escala de trabajo (Arita *et al*. 1997). La base de datos se sustentó originalmente en los mapas de Hall (1981), pero la información taxonómica y de distribución se ha ido actualizando con información reciente (Wilson & Reeder 1993, Ramírez-Pulido *et al.* 1996, Arita & Ceballos 1997, Medellín *et al.* 1997, Wilson & Ruff 1999).

Los análisis se limitaron a la parte continental del país, por lo que las especies exclusivamente insulares no se consideraron. Asimismo, se analizó por separado a los quirópteros y a los mamíferos terrestres. Los quirópteros presentan patrones

geográficos de diversidad diferentes a los de los mamíferos terrestres. Por ejemplo, mientras que la diversidad de quirópteros aumenta notablemente hacia las latitudes tropicales del continente Americano, el gradiente latitudinal de los mamíferos terrestres no es tan pronunciado, o incluso algunos trabajos reportan la ausencia de tal patrón (Wilson 1974, McCoy & Connor 1980, Pagel *et al*. 1991, Kaufman 1995). Finalmente, el tamaño de las áreas de distribución es en promedio menor para los mamíferos terrestres que para los quirópteros (Pagel *et al.* 1991, Arita *et al.* 1997), por lo que es de esperarse que los patrones de diversidad beta varíen entre los dos grupos.

La diversidad alfa se midió a la escala de los cuadros de 0.5 x 0.5 grados como el número de especies cuya área de distribución intersecta cada uno de esos cuadros. La diversidad gamma se midió como el número de especies en las unidades de estudio, definidas de manera diferente en cada análisis (ver detalles en cada sección). La diversidad beta se midió usando la relación entre la diversidad gamma y alfa. En su formulación original (Whittaker 1960), la diversidad beta se definió como, $\beta = S_\gamma / S_\alpha$, donde S_γ es el número de especies en la unidad de estudio y S_α es la diversidad promedio en las localidades que forman la unidad de estudio. Medida así, la diversidad beta puede en teoría tomar valores desde 1.0 (sin recambio de especies) hasta S_γ.

En un primer análisis para evaluar la contribución del recambio de especies al gradiente latitudinal de diversidad de especies, se siguió el método clásico de análisis por transectos o bandas latitudinales (Willig & Sandlin 1991, Harrison *et al.* 1992, Rodríguez 1999). Se analizó un total de 31 transectos desde los 31.5º a los 16.5º de latitud Norte (Fig. 1). Cada transecto consistió en una banda longitudinal de cuadros de 0.5 x 0.5 grados en la que se midió un valor de diversidad alfa (el promedio de la riqueza de todos los cuadros que conforman cada banda), de diversidad gamma (la riqueza total de la banda completa) y de diversidad beta (el cociente entre gamma y alfa) para cada medio grado de latitud. Esta medida de diversidad beta es más recomendada cuando se comparan transectos de igual tamaño (Mourelle & Ezcurra 1997, Lennon *et al.* 2002), sin embargo se empleó ya que sí da una idea de la contribución del recambio de especies en la riqueza total de un transecto. Se analizó la relación entre la diversidad alfa, beta y regional respecto a la latitud con análisis de regresión lineal y de correlación de Spearman.

En otro análisis, se examinaron los patrones de diversidad de las 20 provincias mastofaunísticas mexicanas propuestas por Ramírez-Pulido & Castro-Campillo (1992). En este caso, la diversidad gamma fue el número total de especies que habitan en cada provincia, mientras que la diversidad alfa fue el número promedio de especies en los cuadros de 0.5 x 0.5 grados que forman cada provincia. De manera similar al análisis anterior, la diversidad beta se calculó como el cociente entre estos dos valores. Se analizó también la correlación entre los componentes de la diversidad de especies y la media y la desviación estándar de la precipitación anual, temperatura anual y altitud sobre el nivel del mar en cada provincia, utilizando datos de García (1990a, b) (Soberón & Rodríguez datos no publicados).

El efecto de la heterogeneidad ambiental en los patrones de diversidad beta se exploró también en otro análisis en el que se compararon cuatro regiones de

características ambientales contrastantes (Arita & Rodríguez 2002). En este análisis las unidades de muestreo son cuadros del mismo tamaño (4 x 4 grados de latitud-longitud), lo que permitió examinar las variables ambientales controlando el efecto del área de las regiones. Un cuadro se ubicó en el norte de México, incluyendo porciones de los estados de Chihuahua, Coahuila y Durango. Un segundo cuadro se colocó en el centro del país, incluyendo partes del Eje Neovolcánico y de la depresión del río Balsas. Otro cuadro se dibujó en el istmo de Tehuantepec, comprendiendo secciones del sur de Veracruz, de Oaxaca, Chiapas y Tabasco. Finalmente, un cuarto cuadro abarcó la parte mexicana de la península de Yucatán. La diversidad gamma fue el número total de especies de cada cuadro de 4 x 4 grados, la diversidad alfa fue el número promedio de especies en los 64 cuadros de 0.5 x 0.5 grados que forman parte del cuadro mayor y la diversidad beta, el cociente entre estos dos valores.

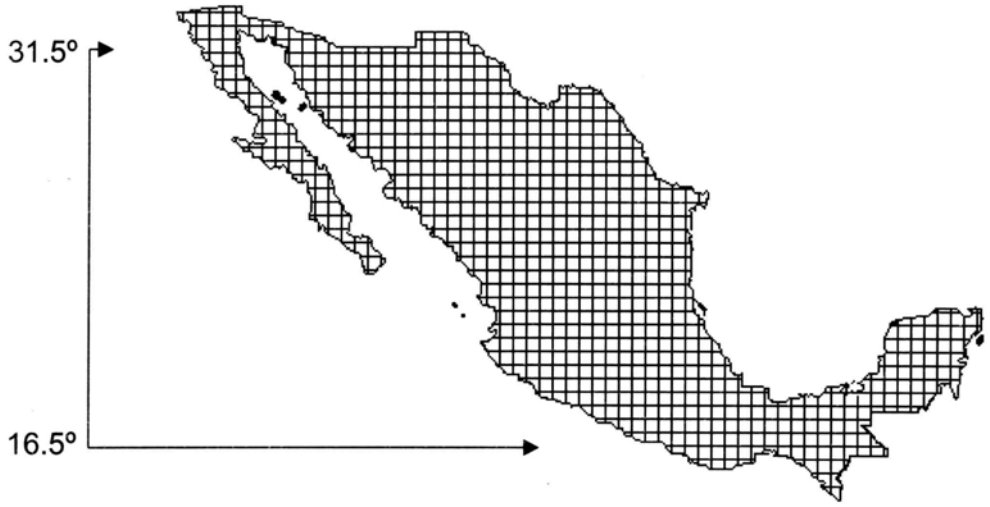


Figura 1
La República Mexicana dividida en cuadros de 0.5 x 0.5 grados de latitud y longitud. Los transectos usados en el análisis de la diversidad beta son las 31 bandas latitudinales, desde los 17.5° a los 31.5° latitud Norte, que quedan ubicadas dentro del país.

La heterogeneidad de cada cuadro se midió con el promedio y la desviación estándar de tres variables ambientales: altitud sobre nivel del mar, temperatura media anual y precipitación media anual, con datos extraídos de varias estaciones meteorológicas (García 1981). El cuadro localizado en el norte de México es una región de alta variación en altitud, pero comparativamente bajo nivel de heterogeneidad en temperatura y en precipitación. El cuadro del centro de México es un área

esencialmente montañosa, con un alto grado de heterogeneidad. El cuadro del Istmo de Tehuantepec tiene una alta heterogeneidad, mientras que el cuadro localizado en la península de Yucatán es de heterogeneidad prácticamente nula.

Para las provincias mastofaunísticas y para los cuatro cuadros contrastantes de 4 x 4 grados se realizó un análisis de complementariedad usando un procedimiento iterativo (Pressey *et al.* 1993). Para cada cuadro y para cada provincia se determinó el cuadro de 0.5 x 0.5 grados con el valor más alto de riqueza de especies. En un segundo paso, se encontró el cuadro con el mayor número de especies de la fauna complementaria al primer cuadro. El procedimiento se repitió hasta encontrar un conjunto de cuadros de 0.5 x 0.5 grados que contuviera la totalidad de la fauna de la provincia o del cuadro grande bajo análisis. Estos conjuntos constituyen el número mínimo de áreas que sería necesario proteger para incluir en reservas la totalidad de la mastofauna de una provincia o de un cuadro dado.

RESULTADOS

Diversidad beta y gradiente latitudinal de riqueza

El análisis de las bandas latitudinales corroboró la existencia de un gradiente latitudinal de riqueza de especies (denominado aquí diversidad gamma) reportado en otros estudios, realizados tanto para México (Ceballos & Navarro 1991, Ramírez-Pulido & Castro-Campillo 1993, Fa & Morales 1993, Ceballos *et al.* 1998), como para todo el continente Americano (ver una revisión reciente en Bagdley & Fox 2000) (Cuadro 1). Sin embargo, este gradiente fue claramente un efecto de los quirópteros, tal como se ha reportado a nivel continental (Willig & Sandlin 1991). Los quirópteros mostraron un claro aumento de la diversidad gamma de norte a sur alcanzando alrededor de 120 especies en los transectos del sur del país. En contraste, la diversidad gamma de mamíferos terrestres resultó alta y con poca variación a lo largo del territorio (X=116 especies, ± SD=8) (Cuadro 1, Fig. 2).

En ninguno de los grupos, sin embargo, se encontró una correlación lineal simple entre la diversidad beta y la latitud (Cuadro 1). El patrón fue similar en ambos grupos: el máximo valor de diversidad beta coincidió con las latitudes intermedias (alrededor de 25° N), y fue relativamente menor al norte y al sur de esta línea. En general los valores son ligeramente superiores para las especies terrestres, especialmente en el norte del país (Fig. 2).

El gradiente latitudinal de diversidad gamma de los quirópteros se asoció de manera significativa a la diversidad alfa y no mostró una asociación a la diversidad beta. Es notorio cómo las diversidades gamma y alfa de este grupo mostraron un patrón latitudinal similar (Cuadro 1, Fig. 2). En contraste, en los mamíferos terrestres la diversidad gamma se asoció de manera significativa a la diversidad beta, es decir, la elevada diversidad gamma de este grupo en todo el territorio se asoció a un elevado recambio de especie en los transectos (Cuadro 1, Fig. 2).

Cuadro 1

Correlaciones de Spearman entre las diversidades alfa, beta y gamma de mamíferos presentes en México usando los 31 transectos descritos en el texto. Se muestra también la correlación de los tres tipos de diversidad con la latitud.

	Beta	Gamma	Latitud
Todos los mamíferos			
Alfa	-0.73*	0.73*	-0.88*
Beta		-0.07	0.33
Gamma			-0.94
Mamíferos terrestres			
Alfa	-0.87*	-0.3	-0.54*
Beta		0.73*	0.25
Gamma			-0.28
Quirópteros			
Alfa	-48*	0.92*	0.92*
Beta		-0.11	0.13
Gamma			0.98*

* $P < 0.05$

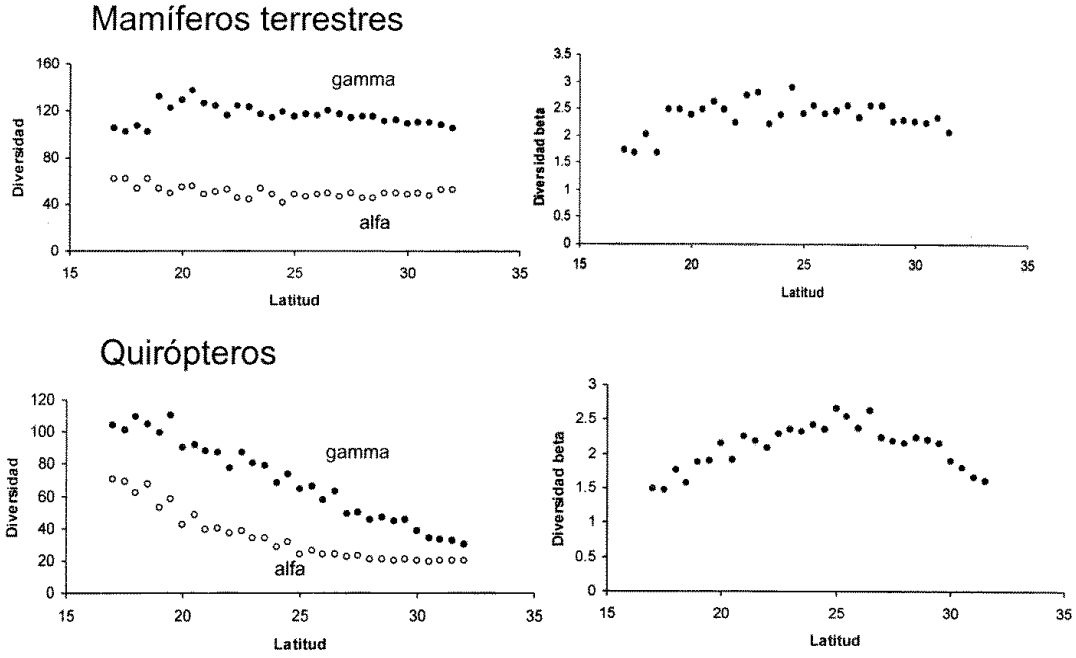


Figura 2

El efecto de la latitud sobre los componentes alfa, beta y gamma de la diversidad de mamíferos de México en las bandas latitudinales mostradas en la fig. 1. La diversidad alfa es el número promedio de especies en los cuadros de 0.5 x 0.5 grados que forman cada banda. La diversidad gamma es la riqueza total de cada banda, y la diversidad beta es el cociente entre diversidades gamma y local usando la fórmula que se describe en el texto.

Diversidad beta en las provincias mastofaunísticas

La diversidad regional de las especies terrestres varió notoriamente desde 30 especies, en la provincia del Cabo, hasta 141 especies en la provincia Volcánico-Transversal (Cuadro 2). Los resultados indican que la diversidad gamma es resultado de distintas combinaciones de diversidad alfa y beta. Es decir, en las provincias de mayor diversidad gamma, esta riqueza puede explicarse por una alta diversidad alfa (en las provincias Chiapaneca y Oaxaca-Tehuacanense) y en otros casos por una alta diversidad beta (Zacatecana, del Golfo y del Eje Neovolcánico Transversal; Fig. 3). Sin embargo hay provincias que no sobresalen en ninguno de los componentes de su diversidad. Es el caso de las provincias Yucateca, Sinaloense y la Tamaulipeca, donde tanto la diversidad alfa como la diversidad beta fueron bajas y se reflejaron en una diversidad gamma también baja (Fig. 3, Cuadro 2) (Soberón & Rodríguez datos no publicados).

El análisis de correlación entre los distintos componentes de la diversidad mostró diferencias entre quirópteros y mamíferos terrestres. En los mamíferos terrestres la diversidad gamma se correlacionó de manera positiva y significativa con la diversidad beta, mientras que en los quirópteros la diversidad gamma se correlacionó mejor con la diversidad alfa (Cuadro 3) (Soberón & Rodríguez datos no publicados).

Cuadro 2

Diversidad y complementariedad de las faunas de mamíferos terrestres en las 20 provincias mastofaunísticas de México. **Cuadros:** número total de cuadros de 0.5 x 0.5 grados dentro de la provincia. **Diversidad gamma:** total de especies con distribución potencial dentro de la provincia. **Diversidad alfa:** promedio del número de especies por cuadro de 0.5 x 0.5 dentro de la provincia. **Diversidad beta:** cociente entre la diversidad gamma y la diversidad alfa promedio. **Cuadros complementarios:** número mínimo de cuadros de 0.5 x 0.5 grados necesarios para incluir la diversidad gamma total de la provincia.

Provincia	Cuadros	Diversidad gamma	Diversidad alfa	Diversidad beta	Cuadros complementarios
Baja California	45	59	29.65	1.99	4
California	5	55	41.35	1.33	2
Sonorense	55	97	44.91	2.16	7
S. M. Occidental	72	117	50.43	2.32	8
Chihuahuense	43	79	53.02	1.49	6
Coahuilense	88	99	52.38	1.89	10
S. M. Oriental	24	121	61.42	1.97	6
Tamaulipeca	26	69	42.59	1.62	5
Zacatecana	65	127	48.29	2.63	13
Volcánico-Transversal	53	141	53.21	2.65	10
Sierra Madre del Sur	16	85	54.84	1.55	4
Oaxaquense-Tehuacanense	15	117	70.48	1.66	7
del Cabo	4	30	27.03	1.11	2
Sinaloense	20	69	45.10	1.53	4
Nayarita	29	104	45.41	2.29	11
del Balsas	20	94	48.45	1.94	9
Guerrerense	8	76	50.67	1.50	5
Chiapaneca	30	100	63.29	1.58	6
Yucateca	48	60	45.80	1.31	5
del Golfo	37	122	53.51	2.28	12

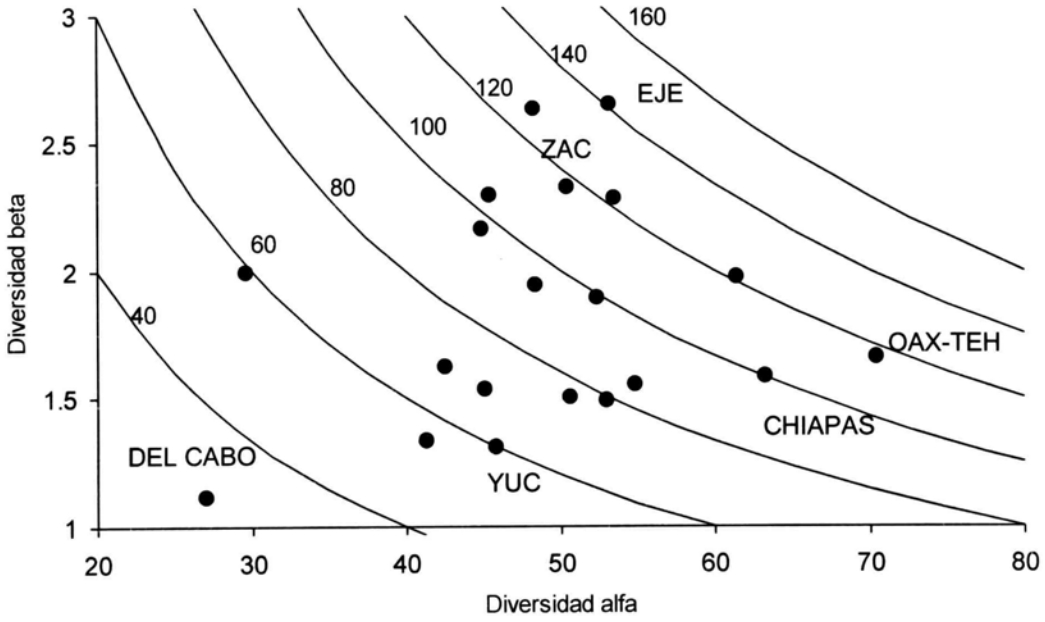


Figura 3
Nomograma que ilustra la contribución de los componentes alfa y beta a la diversidad gamma de mamíferos terrestres en las 20 provincias mastofaunísticas de México. Las curvas unen regiones con igual número total de especies (igual diversidad gamma), y la posición de los puntos indica los valores de diversidad alfa y beta que contribuyen a la riqueza total.

Al analizar el efecto de variables ambientales en los patrones de diversidad de las provincias, se encontró que cada componente responde a variables ambientales distintas, además de que hay diferencias entre mamíferos terrestres y quirópteros (Cuadro 3). La más evidente es la alta correlación entre la diversidad alfa de los quirópteros con la precipitación media anual, en contraste con un efecto menos marcado de la misma variable sobre la diversidad de los mamíferos terrestres (Soberón & Rodríguez datos no publicados). Este resultado es congruente con el que se ha reportado para los quirópteros de todo el continente Americano (Willig & Sandlin 1991). De igual forma, el efecto del tamaño de la provincia sobre la diversidad beta de los quirópteros es más evidente que para los mamíferos terrestres. La diversidad beta de los terrestres, en cambio, parece estar más afectada por una combinación del área de la provincia y la variación altitudinal dentro de cada una (Cuadro 3).

Cuadro 3

Análisis de correlación entre la diversidad alfa, beta y gamma de los mamíferos terrestres en las 20 provincias faunísticas de México. Se reportan también las correlaciones con las variables ambientales de cada provincia.**Prec.** (precipitación media anual); **DS Prec** (desviación standard de la precipitación media anual); **Temp.** (Temperatura media anual); **DS Temp.** (desviación standard de la temperatura media anual); **Alt.** (promedio altitud sobre el nivel medio del mar); **DS Alt**. (desviación standard de la altitud).

Provincia	Beta	Gamma	Área	Prec	DS Prec.	Temp	DS Temp.	Alt.	DS Alt.
Mamíferos terrestres									
Alfa	0.18	0.70*	0.03	0.58*	0.70*	0.11	0.05	0.3	0.34
Beta		0.80*	0.54*	0.02	0.04	-0.02	0.3	0.46*	0.21
Gamma			0.42	0.34	0.42	0.04	0.27	0.53	0.36
Quiropteros									
Alfa	-0.05	0.90*	-0.34	0.96*	0.83*	0.21	-0.39	-0.1	0.21
Beta		0.35	0.81*	-0.02	0.04	0.18	0.09	0.39	0.02
Gamma			-0.02	0.89*	0.80*	0.18	-0.29	0.08	0.1

* $P < 0.05$

Heterogeneidad, diversidad beta y complementariedad

Se encontraron diferencias marcadas en los patrones de diversidad de los mamíferos terrestres entre los cuadros de 4 x 4 grados. Los cuadros de mayor diversidad gamma resultaron de combinaciones distintas de diversidad alfa y de diversidad beta. El cuadro del centro del país resultó, con cerca de 130 especies, más o menos similar en número total de especies con el cuadro de la región del Istmo de Tehuantepec (con cerca de 100 especies). Sin embargo, en el primer cuadro el componente beta influyó con mayor intensidad sobre la diversidad gamma que en el del Istmo, en el que resultó más importante el componente de diversidad alfa (Arita & Rodríguez 2002).

En este análisis se pudo apreciar más claramente el efecto de la heterogeneidad ambiental sobre el recambio de especies de los mamíferos terrestres. La región de mayor heterogeneidad fue la de mayor diversidad beta, seguida por la de heterogeneidad intermedia. La región de menor recambio de especies fue la Península de Yucatán, la menos heterogénea (Arita & Rodríguez 2002). Nuevamente, se aprecia una tendencia a que el recambio de especies es mayor en el centro del país que en el sur o el sureste.

El análisis de complementariedad mostró una clara relación entre el número mínimo de sitios necesarios para completar una fauna y los patrones de diversidad beta. La región con mayor recambio de especies (el centro de México) requeriría un número elevado de cuadros de 0.5 x 0.5 grados para proteger toda su fauna de mamíferos terrestres (10 cuadros; Fig. 4). En contraste, en la península de Yucatán, donde se localiza el cuadro grande con la menor diversidad beta, tres cuadros serían suficientes para proteger todas las especies de mamíferos terrestres presentes en el área (Fig. 4). En el norte de México y en la región del Istmo, con niveles intermedios de recambio, se requeriría un número intermedio de áreas (seis y ocho, respectivamente) para proteger la totalidad de las faunas de mamíferos terrestres de esos cuadros. Para el caso de las provincias mastofaunísticas, se encontró la misma relación entre

heterogeneidad, diversidad beta y complementariedad. Se encontró una significativa correlación positiva entre el valor de la diversidad beta de la provincia con el número mínimo de cuadros de 0.5 x 0.5 grados necesarios para proteger la totalidad de la mastofauna (Cuadro 2, Fig. 4).

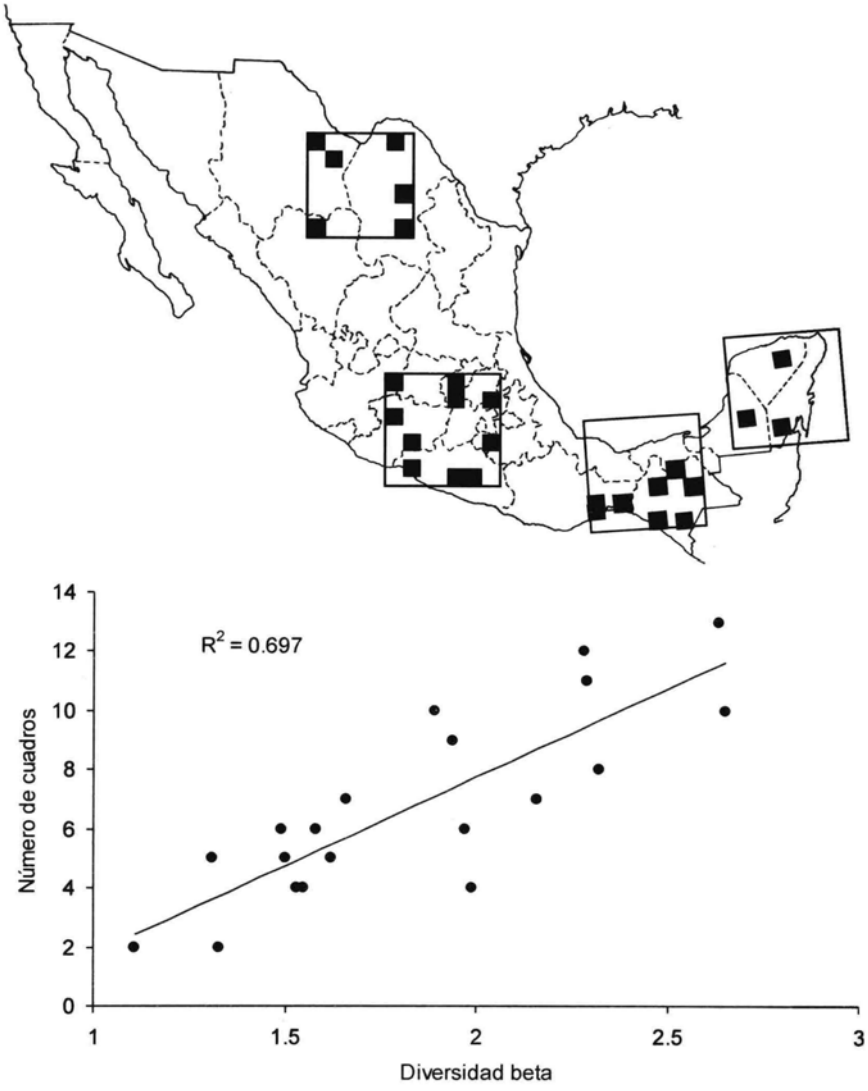


Figura 4

Complementariedad y diversidad beta en cuatro cuadros de 4 x 4 grados y en las provincias mastofaunísticas. El mapa muestra la ubicación de los cuatro cuadros y la localización de los cuadros de 0.5 x 0.5 grados necesarios para completar la mastofauna total de mamíferos terrestres del cuadro grande correspondiente. La gráfica muestra la correlación positiva entre el número mínimo de cuadros de 0.5 x 0.5 grados necesarios para completar el conjunto de especies total de las 20 provincias mastofaunísticas de México y la diversidad beta de esas provincias.

DISCUSIÓN

Los distintos análisis muestran que el componente beta de la diversidad es un elemento importante para explicar la gran diversidad de mamíferos de México, pero su patrón espacial es más complejo de lo que inicialmente se pensaba. Por un lado, el análisis por bandas latitudinales indica que hay un alto recambio de especies a lo largo de todo el territorio, sin embargo, el análisis por provincias mastofaunísticas y por cuadros indican que la hipótesis de México betadiverso es aplicable particularmente a algunas regiones del país.

Una de las regiones más importantes en relación con este componente de la diversidad es el Eje Neovolcánico, una cadena montañosa que atraviesa la república de costa a costa en el centro del país (Fa & Morales 1991). Este resultado es sustentado por el análisis por provincias, en el que la provincia del Eje Neovolcánico resultó ser una de las de mayor diversidad gamma y de mayor diversidad beta, y en el análisis por cuadros de 4 x 4 grados, en el que el cuadro del centro de país, que incluye parte del Eje Neovolcánico, también mostró los mayores valores tanto de diversidad gamma como de diversidad beta.

Sin embargo la diversidad alfa también es clave para explicar la diversidad de mamíferos de México. Por un lado, el gradiente latitudinal de riqueza, es decir el aumento de número de especies de mamíferos desde el norte hacia el sur del país es fundamentalmente resultado del aumento de la diversidad alfa y no del recambio de especies. Por otro lado, las provincias mastofaunísticas de mayor diversidad (Oaxaca-Tehuacanense y Chiapaneca) son regiones donde la diversidad alfa es extraordinaria (Ceballos & Navarro 1991, Ceballos *et al.* 1998, Sánchez-Cordero 2001). En el análisis por cuadros, la diversidad gamma del cuadro correspondiente al Istmo, que es el segundo en número de especies, también está explicada en gran medida por la elevada diversidad alfa.

Las diferencias en los patrones de diversidad entre la fracción voladora y no voladora de los mamíferos de México mostró que la hipótesis del México betadiverso aplica particularmente a la fracción terrestre de los mamíferos. En general, en los análisis por bandas latitudinales y por provincias es evidente que la diversidad gamma de este grupo mostró un mayor grado de asociación con la diversidad beta. En los quirópteros en cambio, ni el gradiente latitudinal de diversidad gamma ni la riqueza de las provincias mostró una asociación a este componente.

Las variables ambientales y climáticas que se han analizado indican que las diferencias en los patrones de diversidad observados en estos grupos están relacionados con el efecto diferencial de las variables sobre ambos grupos. La latitud, así como las variables que covarían con la latitud, como lo es la precipitación, se confirman como los factores que más influyen en la diversidad alfa, particularmente de los quirópteros (Willig & Sandlin 1991, Fleming 1973). En relación con la diversidad beta, la evidencia indica que ni la latitud ni las variables que correlacionan con la latitud explican en forma simple los patrones de diversidad beta, aunque sí existe un patrón latitudinal de variación en este componente de la diversidad. Cuando no se controla el

tamaño de las unidades de análisis, el recambio de especies muestra una clara correlación con el área, en este caso, mientras más extensos los transectos y las provincias mastofaunísticas, mayor es el recambio de especies. Sin embargo cuando se controla la variable área y se comparan cuadros de igual tamaño pero de diferente heterogeneidad ambiental, queda de manifiesto que esta última explica en gran medida el recambio de especies. La discusión de cuál es el factor que promueve el recambio de especies, si el área *per se* o la heterogeneidad ambiental asociada al tamaño de área no quedó totalmente resuelta, pero se presentan algunos elementos para el caso de los mamíferos de México.

Las diferencias en la ubicación y tamaño de las áreas de distribución entre quirópteros y mamíferos terrestres proporcionan otros elementos para entender los patrones de diversidad beta de los mamíferos de México. En promedio, las áreas de distribución de los quirópteros son mayores que las de los mamíferos terrestres y además tienden a ser más extensas en las zonas tropicales de México (Pagel *et al.* 1981, Arita *et al.* 1997). Esto explicaría porqué las localidades (cuadros de medio grado) del sur del país contienen un alto número de especies y un bajo recambio de especies entre las localidades (Willig & Selcer 1989, Fleming 1973, Willig & Sandlin 1991). Por el contrario, la diversidad beta comparativamente mayor de los mamíferos terrestres está asociada a las áreas de distribución más pequeñas de las especies, particularmente de los roedores. Se ha sugerido que este patrón puede ser el resultado de los requerimientos de hábitats más particulares de los roedores que de otros mamíferos (Brown *et al*. 1996), aunque también se han propuesto explicaciones de tipo históricas. Por ejemplo, el Eje Neovolcánico, una de las regiones de mayor diversidad beta, es una región en la que se concentran numerosas especies endémicas para México, y por ende especies de área de distribución reducida que contribuyen al alto recambio de especies en la región. El Eje Neovolcánico también ha sido identificado como una zona de transición donde confluyen especies tanto de origen Neártico (cuyo límite meridional del área de distribución se localiza en estas latitudes) como de origen Neotropical (cuyas áreas de distribución alcanzan su límite septentrional en estas latitudes) (Fa & Morales 1991). Estas especies, si bien no son de áreas de distribución reducidas ni son endémicas al Eje, también contribuyen al recambio de especies de la región. La explicación última a la diversidad beta de esta región está por lo tanto relacionada a factores históricos y ecológicos que no ha sido suficientemente analizados.

La clara relación que existe entre la diversidad beta y los resultados de los análisis de complementariedad muestran que las estrategias de conservación deben ser diferentes en regiones de alta diversidad alfa y de alta diversidad beta. En las regiones en las que predomina la riqueza local, el número de sitios que deben ser contemplados para la conservación de las especies es relativamente pequeño. Por ejemplo, en Yucatán bastaría la protección de unas pocas áreas para proteger, al menos en principio, la totalidad de la mastofauna de la península. En cambio, en regiones de alta diversidad beta, los programas de conservación requieren de muchas reservas. En el centro del país, por ejemplo, sería necesario un número mucho más elevado de áreas

protegidas que en Yucatán para poder garantizar la conservación de la rica mastofauna de la región.

La idea de separar a la diversidad en distintos componente alfa y beta y su utilidad para entender los patrones de diversidad y los procesos que la expliquen tiene un potencial que aún no se ha explotado lo suficiente (Shmida & Wilson 1985). En un país megadiverso como lo es México conocer estos patrones es fundamental tanto en términos teóricos, como en los alcances que pueda tener para la conservación biológica. En particular, los análisis realizados hasta la fecha muestran con claridad que la hipótesis del México betadiverso es esencialmente correcta: un componente fundamental de la megadiversidad de México es el recambio de especies entre sitios. Una estrategia eficiente de conservación no puede estar basada en la protección de unos pocos sitios, sino en la integración de una auténtica red de áreas naturales protegidas que tome en consideración el importante componente beta de la diversidad mexicana.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro interés por el estudio de la diversidad beta se ha alimentado con estimulantes discusiones académicas con numerosas personas, entre ellas P. Balvanera, T. Blackburn, E. Ezcurra, K. Gaston, P. Koleff, C. Moreno, C. Mourelle y A. Ruggiero. Para partes específicas de este trabajo recibimos comentarios de G. Ceballos, R. Dirzo, O. Flores, O. Sánchez y la colaboración técnica de R. Jiménez, M. Murguía y A. Silberman. Víctor Sánchez-Cordero nos hizo interesantes comentarios que contribuyeron a mejorar el manuscrito. En la elaboración y actualización de la base de datos participaron A. Frisch, F. Figueroa, K. Santos del Prado, J. Uribe, L. B. Vázquez y G. Rodríguez. La base de datos se elaboró con el apoyo de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).

LITERATURA CITADA

Arita, H.T. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México. Pp. 109-128 *In:* R. A. Medellín and G. Ceballos (eds). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México.

_____. 1997. The non-volant mammal fauna of Mexico: species richness in a megadiverse country. *Biodiv. Cons.* 6: 787-795.

Arita, H.T. & G. Ceballos. 1997. Los mamíferos de México: distribución y estado de conservación. *Rev. Mex. Mastozool.* 2:33-71.

Arita, H.T. & L. León-Paniagua. 1993. Diversidad de mamíferos terrestres. *Ciencias*, número especial 7: 13-22.

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

Arita, H.T., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez & K. Santos del Prado. 1997. Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. *Cons. Biol.* 11:92-100.

Brown, J.H., G.C. Stevens & D.W. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries and internal structure. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27:597-623

Ceballos, G., R.A. Medellín & P. Rodríguez. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemicity and endangerment. *Ecol. Applic.* 8: 8-17.

Ceballos, G & D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. Pp. 167-198 *In*: M. Mares and D.J. Schmidly (eds). *Latin American mammalogy: History, diversity and conservation*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.

Ceballos, G. & P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de endemicidad. Pp. 87-108 In: R.A. Medellin and G. Ceballos (eds). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México.

Cornell, H.V. & J.H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *J. Anim. Ecol.* 61:1-12.

Fa, J.E. & L.M. Morales. 1991. Mammals and protected areas in the Trans-Mexican Volcanic Belt. Pp. 199-226 *In*: M. Mares and D.J. Schmidly (eds). *Latin American mammalogy: History, Diversity and conservation*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.

_____. 1993. Patterns of mammalian diversity in Mexico. Pp. 319-361 *In*: T.P. Ramamoorthy, A. Bye, A. Lot and J.E. Fa (eds). *The biological diversity in Mexico, origins and distribution*. Oxford University Press, Oxford.

Fleming, T.A. 1973. Number of mammals species in North and Central America forest communities. *Ecology* 54:555-560.

García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. Editorial Larios, México. 252 pp.

_____. 1990a. Climas. *Atlas Nacional de México*. Vol. II. Carta V.4.10. Instituto de Geografía, UNAM. México.

_____. 1990b. Canícula, sequía inter intraestival o medio verano (regímenes pluviométricos). *Atlas Nacional de México*. Vol. II. Carta IV.5.1. Instituto de Geografía, UNAM. México.

Gaston, K.J. & T.M. Blackburn. 2000. Pattern and process in macroecology. Blackwell Science, Oxford. 377 pp.

Hall, E.R. 1981. *The mammals of North America*. Second edition. John Wiley and Sons, New York, New York.

Harrison, S., S. Ross & J. H. Lawton. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *J. Anim. Ecol.* 67:151-158.

Kaufman, D.M. 1995. Diversity of New World mammals: university of latitudinal gradients of species and bauplans. *J. Mamm.* 76:322-334.

Lennon, J.J., P. Koleff, J.J. Greenwood, & K.J. Gaston. 2002. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *J. of Anim. Ecol.* 70:966-979.

Magurran, A. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. Princeton University Press, Princeton, N. J., Estados Unidos. 179 pp.

McCoy, E.D. & E.F. Connor. 1980. Latitudinal gradients in species diversity of North American mammals. *Evolution* 24:193-203.

Medellín, R.A. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conserv. Biol*. 8:780-799.

Medellín, R.A., H.T. Arita & O. Sánchez. 1997. *Identificación de los murciélagos de México, clave de campo*. Asociación Mexicana de Mastozoología, México. 83 pp.

Mittermeier, R.A. 1988. Primate diversity and the tropical forest: case studies of Brazil and Madagascar and the importance of megadiversity countries. Pp. 145-154 *In*: E.O. Wilson (ed). *Biodiversity*. National Academic Press, Washington. 501 pp.

Mittermeier, R.A., C.G. Mittermeier & P. Robles Gil. 1997. *Megadiversidad, los países biológicamente más ricos del mundo*. CEMEX, México. 501 pp.

Moreno, C.E. & G. Halffter. 2001. Spatial and temporal analysis of alpha, beta, and gamma diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiv. Conserv.* 10:367-382.

Mourelle, C. & Ezcurra, 1997. Differentiation diversity patterns of Argentine cacti and their relationship to environmental factors. Journal of Vegetation Science, 8: 547-558.

Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.

Pagel, M.D., R.M. May & A.R. Collie. 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *Amer. Natur.* 137:791-815.

Pressey, R.L., C.L. Humpries, C.R. Margules, R Vane-Wright & P.H. Williams. 1993. Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends Ecol. Evol.* 8:124-128.

Pressey, R.L., I.R. Johnson & P.D. Wilson. 1994. Shades of irreplaceability: Towards a measure of the contribution of sites to a reservation goal. *Biodiv. Conserv*. 3:242-262.

Ramírez-Pulido, J. & A. Castro-Campillo. 1992. Regiones y provincias mastogeográficas. Regionalización mastofaunística. Mapa IV.8.8.A. *Atlas Nacional de México*. Vol. III. Instituto de Geografía, UNAM. México.

_____. 1993. Diversidad mastozoológica de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. Volumen Especial (XLIV):413-427.

Ramírez-Pulido, J., A. Castro-Campillo, J. Arroyo-Cabrales & F. Cervantes. 1996. Lista taxonómica de los mamíferos terrestres de México. *Occas. Pap. Mus. Texas Tech Univ*. 158:1-62.

Ricklefs, R.E. & D. Schluter. 1993. *Species diversity in ecological communities, historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.

Rodrigues, A.S., K.J. Gaston & R. Gregory. 2000. Using presence/absence data to establish reserve selection procedures that are robust to temporal species turnover. *Proc. Royal Soc. London* B 267:1-6.

Rodríguez, P. 1999. Patrones geográficos de diversidad alfa y beta en los mamíferos de México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.

Routledge, R.D. 1984. Estimating ecological components of biodiversity. *Oikos* 42:23-29.

Sanchez-Cordero, V. 2001. Elevational gradients of diversity for bats and rodents in Oaxaca, Mexico. *Global Ecol. & Biog*. 10: 63-76.

Sarukhán, J., J. Soberón & J. Larson-Guerra. 1996. Biological conservation in a high beta diversity country. Pp. 246-263 *In:* E. di Castri and T. Younes (eds). *Biodiversity, science and development: toward a new partnership*.

Scott, J.M., E.A. Norse, H.T. Arita, A. Dobson, J.A. Estes, M. Foste, B. Gilbert, D. Jensen, R.L. Knight, D. Mattson & M.E. Soulé. 1999. The issue of scale in selecting and designing biological reserves. Pp. 19-37 *In*: M.E. Soulé and J. Terborgh (eds). *Continental Conservation, scientific foundations of regional reserve networks*. Island Press, Washington, D. C.

Sechrest, W., T.M. Brooks, G.A.B. da Fonseca, W.R. Konstant, R.A. Mittermeier, A. Purvis, A.B. Rylands & J.L. Gittleman. 2002. Hotspots and the conservation of evolutionary history. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99:2067-2071.

Shmida, A. & M.B. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biogeog.* 12:1-20.

Simpson, G.G. 1964. Species density of North American Recent mammals. *System. Zool*. 13:57-73.

Whittaker, R.H. 1960. Vegetation in the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr*. 30:279-338.

_____. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251.

Whittaker, R.J., K.J. Willis & R. Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *J. Biogeogr*. 28:453-470.

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. Pp. 81-96 *In*: M.A. Mares and D.J. Shmidly (eds). *Latin American mammalogy. History, biodiversity and conservation*. University of Oklahoma Press, Norman.

Willig, M.R. & K.W. Selcer. 1989. Bat species gradients in the New World: a statistical assessment. *J. Biogeog*. 16:189-195.

Wilson, J.W. 1974. Analytical zoogeography of North American mammals. *Evolution* 28:124-140.

Wilson, D.E. & D.M. Reeder. 1993. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 2a. ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Wilson, M B. & A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *J Ecol.* 72:1055-1064.

Wilson, D.E. & S. Ruff. 1999. *The Smithsonian book of North American mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Recibido: 8 de septiembre 2002
Aceptado: 7 de marzo 2003