



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS
CAMPECHE-CÓRDOBA-MONTECILLO-PUEBLA-SAN LUIS POTOSÍ-TABASCO-VERACRUZ

CAMPUS SAN LUIS POTOSÍ

POSTGRADO EN
INNOVACIÓN EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES

PATRONES BIOGEOGRÁFICOS: RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE ANFIBIOS EN EL ALTIPLANO SUR

ALFREDO ESPARZA OROZCO

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

Salinas de Hgo., San Luis Potosí, México
MAYO 2019



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS
CAMPECHE-CÓRDOBA-MONTECILLO-PUEBLA-SAN LUIS POTOSÍ-TABASCO-VERACRUZ

CAMPUS SAN LUIS POTOSÍ

POSTGRADO EN
INNOVACIÓN EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES

PATRONES BIOGEOGRÁFICOS: RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE ANFIBIOS EN EL ALTIPLANO SUR

ALFREDO ESPARZA OROZCO

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

Salinas de Hgo., San Luis Potosí, México
MAYO 2019



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPECHE-CÓRDOBA-MONTECILLO-PUEBLA-SAN LUIS POTOSÍ-TABASCO-VERACRUZ

CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALÍAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACIÓN

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el (la) que suscribe Alfredo Espino Orozco, alumno(a) de esta Institución, estoy de acuerdo en ser partícipe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta Institución, bajo la dirección del (la) Profesor(a) S. de Jesús Méndez Gallegos, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis

Patentes biogeográficas: riqueza y diversidad de anfibios en el Alt. plano Sir y de los productos de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre del Colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El (la) Consejero (a) o Director (a) de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Salinas de Hidalgo, San Luis Potosí, a 21 de marzo de 2019

Alfredo Espino Orozco

Firma

Alfredo Espino Orozco

Méndez Gallegos

Vo. Bo. Profesor(a) Consejero(a) o Director(a) de Tesis


S. de Jesús Méndez Gallegos

La presente tesis titulada: **Patrones biogeográficos: riqueza y diversidad de anfibios en el Altiplano Sur**, realizada por el alumno **Alfredo Esparza Orozco** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada y aceptada por el mismo como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRO EN CIENCIAS
EN INNOVACIÓN EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES**

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO:




Dr. Santiago De Jesús Méndez Gallegos

DIRECTOR:




Dr. Andrés Lira Noriega

ASESOR:



Dr. Juan Felipe Martínez Montoya

ASESOR:



Dr. Luis Felipe Pineda Martínez

Salinas de Hidalgo, San Luis Potosí
Mayo de 2019

PATRONES BIOGEOGRÁFICOS: RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE ANFIBIOS EN EL ALTIPLANO SUR

Alfredo Esparza Orozco, MC
Colegio de Postgraduados, 2019

RESUMEN GENERAL

El estudio de la biodiversidad, requiere del análisis de aspectos como la escala en el espacio y el tiempo para entender procesos subyacentes. En este estudio se analizan los patrones de distribución de los anfibios de la provincia biogeográfica de México Altiplano Sur a escala local y regional. Para la escala local, se analizó la heterogeneidad ambiental para 22 sitios de reproducción de anfibios, a partir de imágenes satelitales: índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI), índice de humedad de diferencia normalizada (NDWI), la temperatura superficial de la tierra (LST), y el índice topográfico de humedad (TWI). Para la escala regional, se analizaron los componentes de diversidad alfa y beta a tres resoluciones espaciales ($1/2^\circ$, $1/4^\circ$ y $1/8^\circ$) a partir de datos primarios y secundarios de biodiversidad. A nivel local, NDVI y NDWI fueron consistentes con lo observado en campo; sin embargo, LST fue la variable con mayor contribución (16.04 %) para explicar la composición de anfibios. A nivel regional, los componentes de diversidad alfa y beta cambian (son subestimados o sobrestimados) en función de la resolución espacial a escala fija. Además, los valores obtenidos para los índices de diversidad alfa y beta fueron consistentes con lo observado a escala local. En general, ambas perspectivas de escala aportan información relevante para definir el Altiplano Sur como una región con elevada heterogeneidad ambiental. Las implicaciones de este estudio son de gran utilidad para identificar áreas prioritarias para el estudio de la biodiversidad en regiones semiáridas. Los hallazgos de esta tesis pueden ayudar a implementar las acciones y medidas de manejo y conservación de los recursos naturales, específicamente de los anfibios, un grupo altamente vulnerable a la transformación del paisaje y al cambio climático.

Palabras clave: diversidad alfa; diversidad beta; sensores remotos; modelado de nicho ecológico; semiárido.

BIOGEOGRAPHIC PATTERNS: RICHNESS AND DIVERSITY OF AMPHIBIANS IN THE ALTIPLANO SUR

Alfredo Esparza Orozco, MC
Colegio de Postgraduados, 2019

GENERAL ABSTRACT

The study of biodiversity, requires analysis of several aspects, such as scale in space and time to understand the underlying processes. In this study, amphibian distribution patterns of Southern Altiplano biogeographic province of Mexico, local and regional scales are analyzed. For the local scale, environmental heterogeneity was analyzed for 22 amphibian breeding sites, based on satellite imagery in raster format: normalized difference vegetation index (NDVI), normalized difference moisture index (NDWI), land surface temperature (LST), and the topographic moisture index (TWI). For regional scale, alpha and beta diversity components were analyzed at three spatial resolutions ($1/2^\circ$, $1/4^\circ$ and $1/8^\circ$) from primary and secondary data of biodiversity. At local level, NDVI and NDWI were consistent with observed in field; However, LST was the variable with highest contribution (16.04%) to explain amphibian composition. At regional level, alpha and beta diversity components change (are underestimated or overestimated) based on spatial resolution at a fixed scale. In addition, the alpha and beta diversity index values were consistent at local scale. In general, scale perspectives provide relevant information to define the Southern Altiplano as a region with greater environmental heterogeneity. Implications of this study are very useful to identify priority areas for study of biodiversity in semi-arid regions. Findings of this thesis can help to implement actions and measures of management and conservation of natural resources, specifically for amphibians, vertebrate group highly vulnerable to landscape transformation and climate change.

Keywords: alpha diversity; beta diversity; remote sensors; ecological niche modeling; semiarid.

DEDICATORIA

A mi hija Metzli y a mi esposa Norma que en mi vida representan lo más especial, y siempre me han dado la motivación necesaria para concluir mis proyectos. Este proyecto de investigación no habría sido posible sin el apoyo brindado por Norma.

AGRADECIMIENTOS

Al **Colegio de Postgraduados, Campus San Luis Potosí**, por el financiamiento de este proyecto, por el apoyo económico para asistencia a congresos y cursos especializados para reforzar los conocimientos abordados en este trabajo.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)**, por la beca de postgrado otorgada.

Al **Instituto de Ecología A. C. (INECOL)** Campus Xalapa, Veracruz, por aceptar mi estancia académica bajo la dirección del Dr. Andrés Lira Noriega.

Al **Dr. Andrés Lira Noriega**, por haber aceptado la dirección de este proyecto, por dirigirme en un ambiente de alto nivel, por apoyarme de manera extraordinaria en la redacción del artículo científico derivado de esta investigación, por darme todas las facilidades para poder realizar todos los análisis de datos en su laboratorio de biogeografía, por brindarme su apoyo para facilitar mi estancia de investigación en el INECOL, por motivarme a realizar una investigación de calidad, por sus consejos.

Al **Dr. Juan Felipe Martínez Montoya**, por su apoyo desde el inicio de este proyecto.

Al **Dr. Felipe Pineda Martínez**, por su apoyo desde el inicio de este proyecto, por sus consejos.

A la **Dra. Alejandra Olivera Méndez**, por todo el apoyo recibido durante mi estancia en el posgrado, sobre todo por su apoyo para poder atender los trámites para la solicitud de examen de grado, por sus consejos.

Al **Dr. José Pimentel López**, por aceptar la revisión de esta tesis.

Al **Dr. Santiago De Jesús Méndez Gallegos**, por su apoyo para atender los lineamientos del programa de maestría.

A **Norma Angélica Gaytán Saldaña**, por su apoyo académico profesional para poder desarrollar esta investigación, tanto en el trabajo de campo, por apoyarme siempre, por sus consejos.

A **Diana A. Ahuatzin Flores**, por su apoyo para facilitar mi estancia en el INECOL, por sus comentarios, por el apoyo para la preparación de mis conferencias en

congresos nacionales, por apoyarme durante mi estancia para el congreso nacional de herpetología, por sus consejos.

Al **Ing. Francisco Mendoza Fernández**, Coordinador del Clúster Científico y Tecnológico BioMimic®, por facilitar mi estancia de investigación, en el INECOL A. C. A **Clara Lourdes Tovar Robles**, encargada del Laboratorio Agua-suelo-planta del Colegio de Postgraduados, Campus San Luís Potosí, por su apoyo con materiales necesarios para el trabajo en campo.

A los compañeros y colaboradores del laboratorio de biogeografía **Chanel Juárez, Jéssica Falcão, Erick Corro**, por sus consejos y comentarios hacia esta investigación durante mi estancia en el INECOL.

CONTENIDO

RESUMEN GENERAL	ii
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
LITERATURA CITADA	5
1. CAPÍTULO I. HETEROGENEIDAD AMBIENTAL EN SITIOS DE REPRODUCCIÓN DE ANFIBIOS DE UNA REGIÓN SEMIÁRIDA MEDIANTE INFORMACIÓN DE SENSORES REMOTOS	9
1.1. RESUMEN	9
1.2. ABSTRACT	10
1.3. INTRODUCCIÓN	11
1.4. MÉTODOS	13
1.4.1. Área de estudio y sitios de muestreo	13
1.4.2. Variables ambientales.....	15
1.4.3. Análisis multivariado	17
1.5. RESULTADOS	18
1.5.1. Composición de anfibios	18
1.5.2. Análisis multivariado	19
1.6. DISCUSIÓN	26
1.7. CONCLUSIONES	35
1.8. LITERATURA CITADA	36
2. CAPÍTULO II. ANÁLISIS DE LAS DIVERSIDADES ALFA Y BETA EN ANFIBIOS DEL ALTIPLANO SUR DE MÉXICO COMO FUNCIÓN DE LA RESOLUCIÓN ESPACIAL	42
2.1. RESUMEN	42
2.2. ABSTRACT	43
2.3. INTRODUCCIÓN	44
2.4. MÉTODOS	47
2.4.1. Área de estudio.....	47
2.4.2. Construcción de matrices ausencia-presencia.....	53
2.4.3. Componentes de diversidad	54

2.4.4.	Partición de los componentes de recambio y anidamiento de la diversidad beta.	55
2.4.5.	Modelos nulos.....	55
2.5.	RESULTADOS	56
2.5.1.	Registros de presencia	56
2.5.2.	Modelado de nicho ecológico.....	56
2.5.3.	Análisis de diversidad alfa y beta.....	57
2.6.	DISCUSIÓN	62
2.7.	CONCLUSIONES	65
2.8.	LITERATURA CITADA	65
3.	CONCLUSIONES GENERALES	74

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Resumen de contribución para distintos modelos a partir de la combinación de variables mediante el método de partición de varianza (Blanchet et al. 2008). Los porcentajes de contribución están basados en los valores de R^2 ajustado mediante método por permutaciones de Monte Carlo (999 permutaciones).....20

Cuadro 2. Registros para la calibración y validación, así como el radio de los filtros espaciales utilizados para generar los modelos de nicho ecológico para los anfibios del Altiplano Sur.50

Cuadro 3. Especies características del Altiplano Sur. Estado de conservación de acuerdo a la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2017): preocupación menor (LC), casi amenazada (NT), vulnerable (VU), amenazada (EN). Norma Oficial Mexicana NOM-059 (SEMARNAT, 2010); Protección especial (Pr), amenazada (A). Distribución en México: endémica (E), no endémica (N).51

Cuadro 4. Modelos nulos de coocurrencia para matrices de presencia-ausencia basadas en: datos primarios de biodiversidad (DPB) y datos de presencia derivados de modelado de nicho ecológico (DSB) a tres resoluciones ($1/2^\circ$, $1/4^\circ$, $1/8^\circ$).61

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. a) Provincia Biogeográfica de México Altiplano Sur (en amarillo) y el polígono negro indica la extensión geográfica de estudio (~9,255 km²). b) Municipios y sitios de reproducción identificados..... 14

Figura 2. Sitios de reproducción para cinco especies de anfibios en el centro de la Provincia Biogeográfica de México Altiplano Sur; Anco (*Anaxyrus cognatus*), Libe (*Lithobates berlandieri*), Lich (*Lithobates chiricahuensis*), Limo (*Lithobates montezumae*) y Spmu (*Spea multiplicata*). Los grupos para cada color corresponden al ordenamiento jerárquico basado en el método de Ward (1963). 19

Figura 3. Análisis de redundancia (RDA), variables de respuesta: Anco $n= 5$ (*Anaxyrus cognatus*), Libe $n= 2$ (*Lithobates berlandieri*), Lich $n= 2$ (*Lithobates chiricahuensis*), Limo $n= 1$ (*Lithobates montezumae*) y Spmu $n= 15$ (*Spea multiplicata*). Variables explicativas: temperatura superficial de la tierra (LST), índice de humedad de diferencia normalizada (NDWI), Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI). Variables independientes: sitios de reproducción $n= 22$. Los sitios fueron agrupados mediante el método de Ward tomando las combinaciones lineales de las variables ambientales (autovalores de los ejes RDA1 y RDA2 transformados posteriormente a distancias euclidianas), los colores muestran cada grupo basado en esta ordenación..... 21

Figura 4. Agrupamiento de los sitios de reproducción ($n= 22$). Los colores corresponden a cuatro grupos; amarillo $n= 9$ (Primero), azul $n= 8$ (Segundo), verde $n= 4$ (Tercero) y rojo $n= 1$ (Cuarto). Especies registradas en sitios de reproducción. Especies registradas por sitio y por grupo; Anco $n= 5$ (*Anaxyrus cognatus*), Libe $n= 2$ (*Lithobates berlandieri*), Lich $n= 2$ (*Lithobates chiricahuensis*), Limo $n= 1$ (*Lithobates montezumae*) y Spmu $n= 15$ (*Spea multiplicata*). 23

Figura 5. Características ambientales registradas por agrupamiento: a) Temperatura superficial de la tierra (LST) grupos; 1 $n= 187$, 2 $n= 95$, 3 $n= 169$ y 4 $n= 17$, b) Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) grupos; 1 $n= 184$, 2 $n= 97$, 3 $n= 163$ y 4 $n= 16$ y c) Índice de humedad de diferencia normalizada (NDWI)

grupos; 1 $n= 189$, 2 $n= 96$, 3 $n= 168$ y 4 $n= 17$. Sitios de reproducción por grupo; 1 $n= 9$, 2 $n= 8$, 3 $n= 4$ y 4 $n= 1$24

Figura 6. Características ambientales registradas por especie: a) Temperatura superficial de la tierra (LST), especies; Anco (*Anaxyrus cognatus*) $n=95$, Libe (*Lithobates berlandieri*) $n=39$, Lich (*Lithobates chiricahuensis*) $n=36$, Limo (*Lithobates montezumae*) $n=17$ y Spmu (*Spea multiplicata*) $n=244$. b) Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) especies; Anco $n=95$, Libe $n=34$, Lich $n=36$, Limo $n=16$ y Spmu $n=278$. c) Índice de humedad de diferencia normalizada (NDWI) especies; Anco $n=97$, Libe $n=34$, Lich $n=36$, Limo $n=17$ y Spmu $n= 286$24

Figura 7. Sitios de reproducción donde se registraron algunas especies de anfibios; a) Limo (*Lithobates montezumae*), b) Libe (*Lithobates berlandieri*), c) Anco (*Anaxyrus cognatus*), d), c), y f) Spmu (*Spea multiplicata*) y e) Lich (*Lithobates chiricahuensis*).25

Figura 8. Precipitación mensual acumulada registrada en los sitios de reproducción. La información fue obtenida a partir de sensores remotos IMERG (Recuperaciones Multi-satellite Integradas para Mediciones globales de precipitación) con resolución espacial de 0.1° (~ 12 km; Huffman et al., 2014).28

Figura 9. Temperatura superficial de la tierra (LST) promedio para el área de estudio. a) Sitios de reproducción, b) *Lithobates berlandieri* (Libe), c) *Anaxyrus cognatus* (Anco), *Lithobates chiricahuensis* (Lich) y *Spea multiplicata* (Spmu), d) Anco y Spmu y e) *Lithobates montezumae* (Limo). Los mapas fueron generados con el programa ArcGIS 10.5 (ESRI, 2016).31

Figura 10. Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) promedio para el área de estudio. a) Sitios de reproducción, b) *Lithobates berlandieri* (Libe), c) *Anaxyrus cognatus* (Anco), *Lithobates chiricahuensis* (Lich) y *Spea multiplicata* (Spmu), d) Anco y Spmu y e) *Lithobates montezumae* (Limo). Los mapas fueron generados con el programa ArcGIS 10.5 (ESRI, 2016).32

Figura 11. Índice de humedad de diferencia normalizada (NDWI) promedio para el área de estudio. a) Sitios de reproducción. b) *Lithobates berlandieri* (Libe), c)

Anaxyrus cognatus (Anco), *Lithobates chiricahuensis* (Lich) y *Spea multiplicata* (Spmu), d) Anco y Spmu y e) *Lithobates montezumae* (Limo). Los mapas fueron generados con el programa ArcGIS 10.5 (ESRI, 2016).....34

Figura 12. Área de estudio y representación de la malla para cada una de las tres resoluciones utilizadas en el análisis (1/2 °, 1/4 °, 1/8 °). El muestreo cubrió el área total (extensión) con una malla correspondiente a cada resolución como se describe en la metodología.48

Figura 13. Gráficos de cajas para los valores de área bajo la curva (AUC) obtenidos mediante la construcción de curvas ROC (característica operativa del receptor) parciales a partir de los modelos de nicho ecológico generados para las parametrizaciones propuestas, evaluación de modelos de nicho ecológico (ENMeval) y lineal-cuadrático-umbral (LQT). a) AUC observado, b) AUC esperado, c) AUC parcial y d) desviación estándar (sd) de AUC.....57

Figura 14. Mapas de diversidad alfa para los anfibios del Altiplano Sur. Análisis basados en modelos de nicho ecológico a tres resoluciones: a) 1/2°, b) 1/4°, c) 1/8°) y para datos primarios de biodiversidad a tres resoluciones d) 1/2°, e) 1/4°, f) 1/8°. El área gris corresponde a la densidad de valores longitudinales y latitudinales para cada resolución.....58

Figura 15. Mapas de diversidad beta para los anfibios del Altiplano Sur. Análisis basados en modelos de nicho ecológico a tres resoluciones: a) 1/2°, b) 1/4°, c) 1/8°) y para datos primarios de biodiversidad a tres resoluciones d) 1/2°, e) 1/4°, f) 1/8°. El área gris muestra la densidad de valores longitudinales y latitudinales para cada resolución.....59

Figura 16. Histogramas para los valores de diversidad alfa, para los análisis basados en datos primarios de biodiversidad (DPB; a y b), y en datos de presencia secundarios derivados de modelos de nicho ecológico (DSB; c y d). Valores esperados calculados a partir de modelos nulos (b y d). En colores se muestran las tres resoluciones analizadas: azul (1/2°), verde (1/4°) y rojo (1/8°). Las líneas punteadas representan los valores promedio para cada resolución.60

Figura 17. Histogramas para los valores de diversidad beta, para los análisis basados en datos primarios de biodiversidad (DPB; a y b), y en datos secundarios de presencia derivados de modelos de nicho ecológico (DSB; c y d). Valores esperados calculados a partir de modelos nulos (b y d). En colores se muestran las tres resoluciones analizadas: azul (1/2°), verde (1/4°) y rojo (1/8°). Las líneas punteadas representan los valores promedio para cada resolución. 61

Figura 18. Partición de $\beta_{sør}$ (línea solida), β_{sim} (línea punteada) y β_{sne} (línea truncada) correspondiente a los análisis basados en datos primarios de biodiversidad (DPB; líneas negras) y datos de presencia derivados de modelos de nicho ecológico (DSB; líneas azules) a tres resoluciones (columnas, de izquierda a derecha: 1/2°, 1/4°, 1/8°). Análisis basados en los valores observados (a-c) y valores esperados a partir de modelos nulos (e-f). 62

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los ecosistemas semiáridos son una parte de la biosfera en la cual, los factores abióticos (e.g., clima, humedad, temperatura, alta evapotranspiración, entre otros) son los dominantes (Jafari *et al.*, 2018). A pesar de que las regiones semiáridas se caracterizan por tener relativamente menos especies que los ecosistemas más húmedos (Mcneely, 2003), estudios recientes sugieren que estas pueden albergar alta diversidad de especies de plantas, cuyas interacciones positivas se derivan en rasgos funcionales relacionados con los patrones de diversidad (Chacón-Labela *et al.*, 2015; Mellink *et al.*, 2016). Esto hace que sea aún más necesaria una priorización adecuada para la biodiversidad de estas regiones, debido a que la pérdida de una especie afecta en gran medida la biodiversidad (Mcneely, 2003). Sobre todo, en la actualidad donde el cambio climático representa una presión extra para las especies que habitan en regiones semiáridas, dado que estas ya se encuentran en sus límites fisiológicos; por lo tanto, los cambios ambientales en estas regiones representan una amenaza latente (Vale y Brito, 2015).

México cuenta con una extensión territorial característica de los ambientes semiáridos (Rzedowski, 2005; Gámez *et al.*, 2016). Aproximadamente 54% del territorio continental se considera característico de las regiones semiáridas (Monterroso *et al.*, 1999; Abd El-Ghani *et al.*, 2017), cuyas principales regiones son; la Península de Baja California, el Desierto de Sonora, el Desierto Chihuahuense, la Planicie central de México, entre otras (Gámez *et al.*, 2016). En particular, la provincia biogeográfica del Altiplano Sur comprende una de las regiones semiáridas más extensas de México, dominada por el clima templado-frío y la vegetación de matorral xerófilo (Morrone, 2004; Rzedowski, 2005). Sin embargo, a pesar de su extensión y valor por la diversidad que albergan, la falta de publicaciones sobre conservación de ambientes semiáridos indica cierta “marginación” de la investigación científica, lo que sugiere que estas regiones no necesariamente tengan bajo potencial para la conservación biológica (Mellink *et al.*, 2016). Más bien, hay una equivocada concepción del valor que tienen las regiones semiáridas (Roth-Monzón *et al.*, 2017). Por ejemplo, existen varios grupos con mayor riqueza de especies en estas regiones, tal es el caso de las cactáceas (Dávila *et al.*, 2002); este grupo de plantas en especial, representa el hábitat

preferido por varias especies; como lo son, los huertos de nopal y las aves asociadas a los arbustos y a los pastizales propios de la región del Altiplano Sur (Mellink *et al.*, 2016). Aunque los análisis de diversidad para algunos grupos de vertebrados (aves, mamíferos, reptiles y anfibios) indican menor riqueza de especies proporcional en la región semiárida centro-norte (Koleff *et al.*, 2008); en el caso de las especies de *Opuntia*, su riqueza se encuentra relacionada con estas regiones (Golubov *et al.*, 2005). En el caso particular de los anfibios, estos tienen patrones de diversidad inferiores a los de otros grupos de vertebrados (e.g., aves, mamíferos), debido a que sus áreas de distribución son muy restringidas (Koleff *et al.*, 2008). Cabe destacar, que México es el quinto país en riqueza de anfibios; con aproximadamente más del 50% de endemismos para el país (Parra-Olea *et al.*, 2014). No obstante, son pocos los estudios que analizan los patrones de distribución alfa (riqueza local), beta (recambio de especies) y gama (riqueza regional), originalmente introducidos por Whittaker (1960; 1972). Incluso, pocos estudios han considerado que los patrones y procesos subyacentes pueden ser dependientes de la escala, como es el caso de los patrones de diversidad alfa y beta (Lira-Noriega *et al.*, 2007; Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014), o la heterogeneidad del hábitat (Gaston y Blackburn, 2000). Aunque estas medidas de diversidad han sido ampliamente utilizadas, para el caso de México son pocas las investigaciones que aplican sus análisis en el estudio de los anfibios. Destaca el estudio de García *et al.* (2007) quienes analizaron los patrones de distribución latitudinales de la diversidad (alfa, beta y gama) para los anfibios en las tierras bajas y valles interiores adyacentes del Pacífico Mexicano. En este estudio, la correlación entre la diversidad alfa y gamma disminuye de acuerdo a la latitud, mientras que la diversidad beta fluctúa latitudinalmente, aunque sin un gradiente claro. Por otra parte, Koleff *et al.* (2008) analizaron los patrones de distribución para los componentes de diversidad en algunos grupos de vertebrados, resaltan que los anfibios son uno de los grupos con más endemismos, y valores elevados de beta, lo que los hace relevantes para la priorización de áreas destinadas para la conservación. Incluso, desde una perspectiva de cambio climático, Ochoa-Ochoa *et al.* (2012) analizaron los componentes de diversidad de anfibios mediante varias proyecciones en el tiempo, y sus hallazgos indicaron que existen áreas de alta diversidad beta asociada a la

topografía. Además, sus modelos estiman extinciones en regiones semiáridas, particularmente intensas durante el período 2020-2050. Sus resultados indican que las zonas heterogéneas asociadas con las serranías son de gran importancia para la diversidad de anfibios y, por lo tanto, necesarias para la priorización de la conservación frente al cambio climático. Sin embargo, solamente en un estudio realizado por Ochoa-Ochoa *et al.* (2014), se enfatiza la relevancia de la resolución espacial en un análisis de diversidad beta para los anfibios. Sus resultados indican valores superiores de beta, similares entre la región semiárida del noreste y la sureste del país, lo que corresponde a una amplia heterogeneidad ambiental. Además, demostraron que los valores de beta tienden a disminuir conforme aumenta la resolución espacial.

Por otra parte, se ha implementado otras fuentes de información para el estudio de anfibios; como lo es, la información derivada de sensores remotos (SR). A pesar de que hace poco más de una década solo se conocían dos estudios aplicados a este grupo de vertebrados (Leyequien *et al.*, 2007). Recientemente, el uso de SR ha sido útil para la identificación de elementos del hábitat (plantaciones de café, pastizales, entre otros) a resoluciones espaciales finas. Por ejemplo, Mendenhall *et al.* (2014) han utilizado la clasificación de fotografías aéreas para clasificar los elementos del bosque a escala fina ($\sim 4 \text{ m}^2$) en una región con influencia antrópica; con ello, pudieron demostrar que las tierras agrícolas tropicales pueden sustentar la biodiversidad nativa de anfibios. De manera tal, que las áreas de cafetales pueden contener mayor diversidad de anfibios comparada con extensiones más amplias. Otros trabajos se han apoyado en el uso de información satelital para establecer criterios de conservación para especies de anfibios amenazadas en bosque de niebla (Palacios *et al.*, 2015). No obstante, son pocas las investigaciones que consideran las regiones semiáridas, por ejemplo, en un estudio realizado por Sillero *et al.* (2009), establecieron 12 factores (temperatura superficial de la tierra, cobertura vegetal, entre otras) a partir de técnicas de SR para la Península Ibérica, con ello pudieron identificar grupos de anfibios de acuerdo a sus características ecológicas (especialistas o generalistas) mediante técnicas de análisis multivariado. En general, este tipo de investigaciones son necesarias para identificar áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad,

ya que representan la base fundamental para el manejo de los recursos naturales, y el aprovechamiento eficiente de los recursos económicos (Myers *et al.*, 2000). Por lo tanto, es necesario conducir análisis bajo distintos enfoques, y considerar las variables alternativas que puedan explicar mejor la distribución de las especies a múltiples escalas espaciales y temporales, para poder entender las variantes en los patrones de diversidad y su uso potencial en la planeación, mitigación y manejo de los recursos naturales (Poiani *et al.*, 2000).

En este estudio se analizan las implicaciones de la heterogeneidad ambiental en sitios de reproducción (escala local) así como la influencia de la resolución espacial en el análisis de los componentes de diversidad alfa y beta (escala regional) de los anfibios del Altiplano Sur. Para la escala local, en un primer capítulo se realizó un análisis espacio temporal en sitios de reproducción de anfibios y la heterogeneidad ambiental mediante información derivada de sensores remotos (imágenes satelitales en formato ráster). Para ello, se realizó un análisis de redundancia (RDA) para explicar el efecto entre la heterogeneidad ambiental y la composición de anfibios en sitios de reproducción. Para la escala regional, en un segundo capítulo se analizaron los patrones de diversidad alfa y beta para los anfibios. Aquí se comparan los análisis basados en datos primarios de biodiversidad y mapas de distribución derivados de modelos de nicho ecológico a tres resoluciones espaciales ($1/2^\circ$, $1/4^\circ$, $1/8^\circ$). Además, se analiza la partición de los componentes beta (anidamiento y recambio) en función de la resolución espacial. Este enfoque multi-escala representa un complemento esencial para el estudio de patrones sobre biodiversidad (Lira-Noriega *et al.*, 2007; Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014; Olivier y Van Aarde, 2014). Los resultados de esta investigación permiten establecer criterios ecológicos, evolutivos, y en cierto grado funcionales, para la identificar de los factores relevantes en el estudio, manejo, y conservación de la diversidad de anfibios en una de las regiones menos exploradas y comprendidas de México.

LITERATURA CITADA

- Abd El-Ghani M. M., Huerta-Martínez F. M., Hongyan L., and R. Qureshi. 2017 The Deserts of Mexico. In: Plant Responses to Hyperarid Desert Environments. Springer, Cham. pp: 473-501
- Chacón-Labela, J., de la Cruz, M., and A. Escudero. 2015. Beyond the classical nurse species effect: diversity assembly in a Mediterranean semi-arid dwarf shrubland. *J. of Vegetation Sci.* 27: 80-88. doi:10.1111/jvs.12337
- Dávila, P., Del Coro Arizmendi, M., Valiente-Banuet, A., Villaseñor, J. L., and A. Casas. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodivers. Conserv.* 11: 421-442.
- Gámez, N., Nihei, S. S., Scheinvar, E., and J. J. Morrone. 2016. A temporally dynamic approach for cladistic biogeography and the processes underlying the biogeographic patterns of North American deserts. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 55(1): 1-8. doi:10.1111/jzs.12142
- García, A., Solano-Rodríguez, H., and O. Flores-Villela. 2007. Patterns of alpha, beta and gamma diversity of the herpetofauna in Mexico's Pacific lowlands and adjacent interior valleys. *Anim. Biodivers. Conserv.* 30: 169-177. doi:10.1016/0010-406X(69)91656-9
- Gaston, K. J., and T. M. Blackburn. 2000. *Pattern and Process in Macroecology.* Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Golubov, J., Mandujano, M. C., and F. Mandujano. 2005. Diversidad alfa y beta en Opuntia y Agave. In: *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma.* Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. pp: 221-230.

- Jafari M., Tavili A., Panahi F., Zandi Esfahan E., and M. Ghorbani. 2018. Characteristics of Arid and Desert Ecosystems. In: Reclamation of Arid Lands. Environmental Science and Engineering. Springer, Cham. pp: 21-91
- Koleff, P., Soberón, J., Arita, H. T., Dávila, P., Flores-Villela, Ó., Golubov, J., Halffter, G., Lira-Noriega, A., Moreno, C. E., Moreno, E., Munguía, M., Murguía, M., Navarro-Sigüenza, A. G., Téllez, O., Ochoa-Ochoa, L., Peterson, A. T., and P. Rodríguez. 2008. Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies: In: Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México. pp: 323-364.
- Leyequien, E., Verrelst, J., Slot, M., Schaepman-Strub, G., Heitko, I. M. A., and A., Skidmore. 2007. Capturing the fugitive: Applying remote sensing to terrestrial animal distribution and diversity. *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.* 9: 1–20. doi:10.1016/j.jag.2006.08.002
- Lira-Noriega, A., Soberón, J., Navarro-Sigüenza, A. G., Nakazawa, Y., and A. T. Peterson. 2007. Scale dependency of diversity components estimated from primary biodiversity data and distribution maps. *Divers. Distrib.* 13: 185-195. doi:10.1111/j.1472-4642.2006.00304.x
- Mcneely, J. A. 2003. Biodiversity in arid regions: values and perceptions. *J. Arid Environ.* 54: 61-70. doi:10.1006/jare.2001.0890
- Mellink, E., Riojas-López, M. E., and P. Giraudoux. 2016. A neglected opportunity for bird conservation: the value of a perennial, semiarid agroecosystem in the Llanos de Ojuelos, central Mexico. *J. Arid Environ.* 124: 1-9. doi:10.1016/j.jaridenv.2015.07.005
- Mendenhall, C. D., Frishkoff, L. O., Santos-Barrera, G., Pacheco, J., Mesfun, E., Quijano, F. M., Ehrlich, P. R., Ceballos, G., Daily, G. C., and R. M., Pringle. 2014. Countryside biogeography of Neotropical reptiles and amphibians. *Ecology* 95: 856–870.
- Monterroso A. I., Guerrero J. A., and J. D. Gómez. 1999. Mapa de zonas áridas, semiáridas y subhúmedas secas de la Republica Mexicana de acuerdo al

criterio de la Convención de Naciones Unidas de Lucha Contra la Desertificación en Países Afectados por Sequía Grave o Desertificación. UACH – CONAZA, Chapingo.

- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403: 853-858. doi:10.1038/35002501
- Ochoa-Ochoa, L. M., Rodríguez, P., Mora, F., Flores-Villela, O., and R. J. Whittaker. 2012. Climate change and amphibian diversity patterns in Mexico. *Biol. Conserv.* 150: 94-102. doi:10.1016/j.biocon.2012.03.010
- Ochoa-Ochoa, L. M., Munguía, M., Lira-Noriega, A., Sánchez-Cordero, V., Flores-Villela, O., Navarro-Sigüenza, A., and P. Rodríguez. 2014. Spatial scale and β -diversity of terrestrial vertebrates in Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 85: 918-930. doi:10.7550/rmb.38737
- Olivier, P. I., and R. J. Van Aarde. 2014. Multi-scale sampling boosts inferences from beta diversity patterns in coastal forests of South Africa. *J. Biogeogr.* 41: 1-12. doi:10.1111/jbi.12303
- Palacios, M., Bonaccorso, E., and M., Papeş. 2015. Applications of geographic information systems and remote sensing techniques to conservation of amphibians in northwestern Ecuador. *Glob. Ecol. Conserv.* 3; 562–574. doi:10.1016/j.gecco.2015.02.006
- Parra-Olea, G., Flores-Villela, O., and C. Mendoza-Almeralla. 2014. Biodiversidad de anfibios en México. *Rev. Mex. Biodivers.* 85: 460-466. doi:10.7550/rmb.32027
- Poiani, K. A., Richter, B. D., Anderson, M. G., and H. E. Richter. 2000. Biodiversity conservation at multiple scales: functional sites, landscapes, and networks. *Bioscience* 50: 133-146. doi:10.1641/0006-3568(2000)050[0133:BCAMSF]2.3.CO;2

- Roth-Monzón, A. J., Mendoza-Hernández, A. A., and O. Flores-Villela. 2017. Amphibian and reptile biodiversity in the semi-arid region of the municipality of Nopala de Villagrán, Hidalgo, Mexico. *PeerJ*. 6: 1-21. doi:10.7717/peerj.4202
- Rzedowski, J. 2005. Matorral xerófilo. In: *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. pp: 247-273. doi:10.1016/B978-84-8174-844-4.50015-7
- Sillero, N., Brito, J. C., Skidmore, A. K., and A. G., Toxopeus. 2009. Biogeographical patterns derived from remote sensing variables: the amphibians and reptiles of the Iberian Peninsula. *Amphibia-Reptilia* 30: 185–206. doi:10.1163/156853809788201207
- Soberon, J., and A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodivers. Informatics*. 2: 1-10. doi:10.1093/wber/lhm022
- Vale, C. G., and Brito, J. C. 2015. Desert-adapted species are vulnerable to climate change: Insights from the warmest region on Earth. *Glob. Ecol. Conserv.* 4: 369-379. doi:10.1016/j.gecco.2015.07.012
- Whittaker, R. H. 1960. *Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California*. *Ecol. Monogr.* 30: 279-338. doi:10.1016/j.ejso.2011.11.007
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*. 21: 213-251.

1. CAPÍTULO I. HETEROGENEIDAD AMBIENTAL EN SITIOS DE REPRODUCCIÓN DE ANFIBIOS DE UNA REGIÓN SEMIÁRIDA MEDIANTE INFORMACIÓN DE SENSORES REMOTOS

1.1. RESUMEN

El Altiplano Sur de México se caracteriza por ser una de las regiones semiáridas más representativas de México. A pesar de su amplia extensión es una región comparativamente menos estudiada y frecuentemente subestimada y relacionada con baja biodiversidad. En este estudio se caracterizaron factores abióticos y de hábitat que influyen en la composición de anfibios en sitios de reproducción, ubicados en el centro de la Provincia Biogeográfica de México Altiplano Sur. Se localizaron 22 sitios de reproducción distribuidos en ~9,255 km². Se utilizaron fuentes de información derivada de sensores remotos (SR) para caracterizar los ambientes en estos sitios, durante un año (2017). Se analizó el índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI), el índice de humedad de diferencia normalizada (NDWI), la temperatura superficial de la tierra (LST), y el índice topográfico de humedad (TWI). Los patrones ambientales se evaluaron mediante análisis de partición de varianza para seleccionar las variables más relevantes. El total de varianza explicada mediante RDA fue 87.72 % para la combinación de variables LST, NDVI y NDWI, resultó significativo ($F=1.93$, $g.l.=3$, $P<0.05$). LST tuvo la mayor contribución (16.04 %), y se asoció principalmente con *Spea multiplicata* y *Anaxyrus cognatus*, mientras NDVI y NDWI con especies de *Lithobates*. De acuerdo a los resultados obtenidos, la composición de anfibios es explicada por la heterogeneidad ambiental en los sitios de reproducción y debido a los requerimientos de humedad de los anfibios, LST representa una variable ambiental relevante, que reflejó el intercambio entre temperatura y humedad. Este estudio aporta información y metodologías para el estudio de la biota en regiones áridas y semiáridas, las cuales hoy más que nunca requieren ser consideradas para priorizar esfuerzos para su conservación.

Palabras clave: anuros; aridez; humedales temporales; matorral xerófilo; semidesierto; teledetección.

CHAPTER I. ENVIRONMENTAL HETEROGENEITY AT BREEDING SITES OF AMPHIBIANS IN A SEMI-ARID REGION THROUGH REMOTE SENSORS INFORMATION

1.2. ABSTRACT

The southern Mexican Altiplano is one of the most representative semiarid regions in Mexico. In spite of its large territorial extension, this region, by comparison, is usually less studied and is frequently underestimated and associated with low biodiversity. We characterized the abiotic factors and the habitat related factors influencing the composition of amphibians at reproduction sites in the central region of the Mexican southern Altiplano biogeographic province. Twenty-two reproduction sites were identified within an area covering 9,255 km². Data sources from remote sensors (RS) were used to classify the environments at these sites over a one-year period (2017). We analyzed the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), the Normalized Difference Water Index (NDWI), Land Surface Temperature (LST) and the Topographic Wetness Index (TWI). Environmental patterns were evaluated using a partitioned variance analysis to select the most relevant variables. Total variance explained in terms of RDA was 87.72% for the LST, NDVI and NDWI combination of variables. Moreover, this Figure was significant ($F=1.93$, $g.l.=3$, $P<0.05$). LST had the highest contribution (16.04%), and was associated with *Spea multiplicata* and *Anaxyrus cognatus*, while NDVI and NDWI were associated with *Lithobates* species. Results suggest that the composition of amphibians is explained by the environmental heterogeneity observed in reproduction sites and by the moisture requirements of amphibians. LST is a relevant environmental variable, since it shows the exchange of moisture and temperature. This work provides the relevant information and methodology to study the biota in arid and semiarid regions which, more than ever before, must be considered when prioritizing conservation efforts.

Keywords: anurans; aridity; temporary wetlands; xeric scrub; semidesert; remote sensing.

1.3. INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre la pérdida de la biodiversidad, así como la identificación de los factores que determinan la riqueza de especies son temas de interés en el estudio de la ecología de especies (Mantyka-Pringle et al., 2012; Willis y Whittaker, 2002). La fragmentación y pérdida del hábitat pueden limitar las respuestas adaptativas de las especies al cambio climático, que impactan negativamente a la biodiversidad (Segan et al., 2016). Sin embargo, se requiere tener especial cuidado al evaluar el hábitat. Por ejemplo, definir los parches fragmentados en “hábitat” y “no hábitat” (de acuerdo a la estructura de la vegetación) puede ignorar la variabilidad espacial de la persistencia de especies que resulta del agrupamiento de parches con diferente calidad de hábitat, y conducir a acciones de conservación ineficaces (Liao et al., 2013). Debido a ello, es necesario considerar la heterogeneidad ambiental para entender los patrones de distribución de anfibios. De acuerdo con Guerra y Aráoz (2015), las áreas perturbadas asociadas a la agricultura no necesariamente reflejan una disminución en la abundancia y riqueza de anfibios, de hecho, en algunos parches conservados se registran especies menos abundantes, mientras que en parches perturbados abundan las especies generalistas. En este sentido, la heterogeneidad ambiental, dada por la combinación de parches conservados y cultivados, corresponde al aumento de la biodiversidad a escala de paisaje debido a la coexistencia de especies relacionadas a ambientes variados.

Las características topográficas de las zonas áridas favorecen la diversidad de microambientes necesarios para las especies vegetales típicas del matorral xerófilo (Santibañez-Andrade et al., 2009), lo que representa hábitat y refugio para anfibios; así como, para otras especies. Por ejemplo, Cruz-Elizalde et al. (2016), registraron mayor riqueza de anfibios en matorral xerófilo, pastizal y mezquital. Resultados similares fueron obtenidos por Schalk et al. (2015), quienes además consideraron aspectos morfológicos de anfibios (tamaño corporal, forma de la cabeza y longitud de las extremidades, entre otros) para explicar su diversidad y composición en el Desierto Chihuahuense, y enfatizaron que la organización de las comunidades de anfibios en esta región no es azarosa; por el contrario, existe un patrón donde los rasgos

funcionales de las especies se correlacionan con las características del hábitat, ya sea en respuesta a interacciones bióticas o en función de su morfología, lo que indica asociaciones con el tipo de hábitat y a la combinación de ambientes.

Los estudios de monitoreo y evaluación de la biodiversidad por lo general implican largos periodos de toma de datos y esfuerzos considerables a fin de identificar los patrones subyacentes (e.g., Howell et al., 2018). Bajo este enfoque, la utilización de sensores remotos (SR) representa una ventaja para estudios sobre productividad, composición de los ecosistemas y su relación a cambios en la dinámica espacial y temporal de las especies (Rocchini et al., 2016). A pesar de que la aplicación de información satelital enfocada a la conservación de la biodiversidad es reciente, demuestra ser de gran utilidad para el monitoreo de la diversidad biológica (Turner et al., 2015). Por ejemplo, Vihervaara et al. (2017) describen varios indicadores (e.g., diversidad funcional, filtración y retención de agua) derivados de SR para el monitoreo de la biodiversidad. Por su parte, Gutiérrez-Rodríguez et al. (2017) utilizaron información derivada de SR en un estudio comparativo genético a nivel de paisaje para anfibios asociados a humedales temporales. Ellos proponen la implementación del índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI), índice topográfico de humedad (TWI), y el índice de humedad de diferencia normalizada (NDWI), para estudiar el efecto de la heterogeneidad estructural en sitios de reproducción que promueve el flujo génico en un ambiente mediterráneo. Otros investigadores como Bobrowski et al. (2018), analizaron los rasgos fenológicos mediante SR para mejorar la precisión en modelos de nicho ecológico para *Betula utilis* (abedul chino), y concluyen que la combinación de parámetros derivados, como la temperatura superficial de la tierra (LST), representan una alternativa en regiones donde no se cuenta con datos climáticos a escalas finas.

En este estudio se analizó la relevancia de factores locales de hábitat y abióticos derivados de información satelital asociados a 22 cuerpos de agua (permanentes y temporales) durante un año (2017), así como su relación con la diversidad de anfibios en el centro del Altiplano Sur. Mediante técnicas de análisis multivariado se cuantificó la contribución de las condiciones ambientales, para inferir los patrones ecológicos

que explican la composición de anfibios en sitios de reproducción. Las principales preguntas que se exploraron aquí fueron ¿Cómo la heterogeneidad ambiental puede explicar la composición de anfibios en sitios de reproducción mediante la evaluación de datos derivados de SR? Además de conocer ¿Cuál es la relevancia de las características ecológicas en los sitios de reproducción para la conservación de la vida silvestre regional?

1.4. MÉTODOS

1.4.1. Área de estudio y sitios de muestreo

El estudio se realizó al centro de la Provincia Biogeográfica de México Altiplano Sur (-102° 2' a -101° 6' W, 22° 19' a 23° 11' N; CONABIO, 1997), con extensión geográfica de ~9,255 km² y altitud entre 1800 y 2800 m (Figura 1a). Los climas son semiseco templado (BS1kw) y seco templado (BS0kw), con precipitación media anual entre 300 y 600 mm. Los tipos de vegetación predominantes son el matorral desértico micrófilo, matorral crasicaule y destaca un área considerable dedicada a la agricultura de temporal (INEGI, 2012). De las comunidades de vegetación sobresalen los géneros: *Opuntia*, *Yucca*, *Mimosa*, *Acacia*, *Dalea*, *Prosopis* y *Larrea* (Rzedowski, 2006).

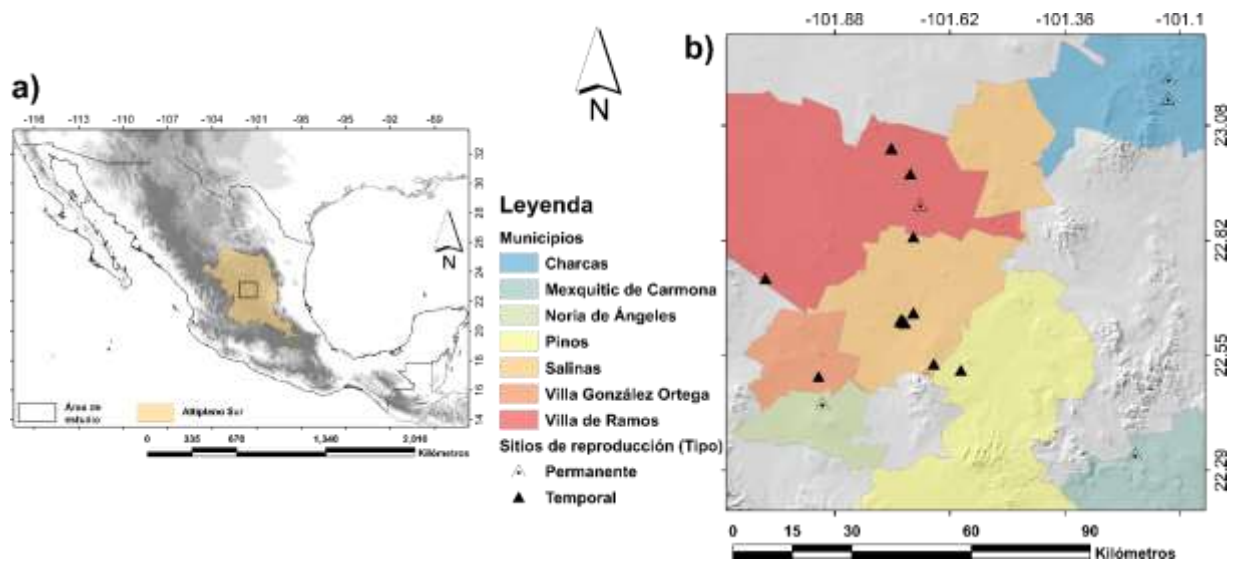


Figura 1. a) Provincia Biogeográfica de México Altiplano Sur (en amarillo) y el polígono negro indica la extensión geográfica de estudio (~9,255 km²). b) Municipios y sitios de reproducción identificados.

Para ubicar los sitios de reproducción se hicieron recorridos en una porción central del Altiplano Sur, se buscaron desniveles a orillas de carreteras, bordos, excavaciones, zanjas y cárcavas. Estos recorridos se hicieron en varios municipios de los estados de San Luis Potosí (Charcas, Mexquitic de Carmona, Salinas y Villa de Ramos) y de Zacatecas (Noria de Ángeles, Pinos y Villa González Ortega), México (Figura 1b). Los recorridos y la selección de sitios se hicieron con énfasis de maximizar la representación de la variación ambiental de la región (i.e., comportamiento errático de la precipitación y las características bioclimáticas), se consideraron solo los sitios con evidencia reproductiva de anfibios (presencia de larvas u oviposiciones). Como resultado de estos recorridos se identificaron cinco cuerpos de agua permanentes y 17 temporales, con evidencia de actividad reproductiva de anfibios (Figura 1b). Cada sitio fue georreferenciado con un GPS GARMIN® modelo eTrex Vista HCx, con precisión de ± 3 m. En cada sitio se detectó la presencia de anfibios mediante el método de encuentros visuales (EV; Crump y Scott, 1994). Finalmente, para representar la composición de anfibios, se generó una matriz de presencia-ausencia de 5 (especies) x 22 (sitios).

1.4.2. Variables ambientales

Se seleccionaron variables ráster derivadas de sensores remotos (SR) consideradas de relevancia para anfibios, tales como: a) temperatura superficial de la tierra (LST), b) índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI; relacionado con la actividad fotosintética de la vegetación); c) índice de humedad de diferencia normalizada (NDWI; que por su sensibilidad registra los cambios en el contenido de agua de la vegetación); y d) índice topográfico de humedad (TWI; relacionado a la disponibilidad potencial de agua en el terreno). Las cuatro capas contaron con una resolución espacial de un arco de segundo (~30 m), LST, NDVI y NDWI fueron derivadas de los sensores Operational Land Imager (OLI)/Thermal Infrared Sensor (TIRS) LANDSAT 8 (USGS, 2018) y TWI calculado a partir del Continuo de Elevaciones Mexicano 3.0 (INEGI, 2018).

Para calcular la LST, se siguió la metodología propuesta en el manual del producto LANDSAT 8 (USGS, 2018). Para ello, se utilizaron 21 imágenes satelitales a intervalos de 16 días, durante el periodo enero-diciembre de 2017. Solo se utilizó la banda 10 del sensor infrarrojo térmico (TIRS) de cada escena para obtener la LST como se describe a continuación. Primero, se realizó la conversión de radiancia atmosférica superior (TOA; Ecuación 1); posteriormente se convirtió a grados Kelvin (Ecuación 2) después se realizó la conversión de las unidades a °C. En el caso del NDVI (Ecuación 3) y NDWI (Ecuación 4), se utilizaron 22 imágenes ráster ortorectificadas (para cada conjunto de índices) del producto LANDSAT 8 Tier 1 (USGS, 2018) a intervalos de 16 días, para el periodo enero-diciembre de 2017. Las imágenes utilizadas fueron obtenidas mediante la plataforma de Google Earth Engine (Gorelick et al., 2017).

Ecuación 1. $L_{\lambda} = M_L Q_{cal} + A_L$

Ecuación 2. $T = \frac{K2}{\ln\left(\frac{-K1}{L_{\lambda} + 1}\right)}$

Ecuación 3. $(NIR - R) / (NIR + R)$

Ecuación 4. (NIR - SWIR) / (NIR + SWIR)

L_{λ} = Radiancia espectral TOA (Watts/(m²*srad*μm))

M_L = Factor de re-escalamiento multiplicativo específico de banda de los metadatos (RADIANCE_MULT_BAND_x, donde x es el número de banda)

A_L = Factor de re-escalamiento aditivo específico de banda de los metadatos (RADIANCE_ADD_BAND_x, donde x es el número de banda)

Q_{cal} = Valores de píxel del producto estándar, cuantificados y calibrados (Números digitales)

T = Temperatura de radiancia atmosférica (K)

K_1 = Constante de conversión térmica específica de banda de los metadatos ($K_1_CONSTANT_BAND_x$, donde x es el número de banda térmica)

K_2 = Constante de conversión térmica específica de banda de los metadatos ($K_2_CONSTANT_BAND_x$, donde x es el número de banda térmica)

R= Banda roja

NIR= Banda del infrarrojo cercano

SWIR= Banda del infrarrojo de onda corta

El TWI se calculó a partir del modelo digital de elevación (MDE) obtenido del Continuo de Elevaciones Mexicano 3.0 (INEGI, 2018), con una resolución nativa de 15 m. Los análisis espaciales mencionados a continuación se realizaron con el programa QGIS ver. 2.18.12 (QGIS Development Team, 2017). Para ello, se utilizaron los módulos Terrain Analysis-Morphometry. Primero, se aplicó el algoritmo Fill sinks para rellenar las imperfecciones superficiales del MDE. Posteriormente, a partir del MDE rellenado se calculó la pendiente con el algoritmo Slope y el área de captación con el algoritmo Catchment area (recursive) de la herramienta Terrain Analysis-Hydrology. Luego, a partir de la pendiente y área de captación se calculó el TWI con el algoritmo Topographic Wetness Index (TWI) del módulo Terrain Analysis-Hydrology. Finalmente, el TWI fue re-muestreado mediante el método bilineal para obtener un tamaño de píxel de un arco de segundo. Finalmente, se extrajeron los valores de píxel de cada variable

ráster correspondientes a la intersección con cada sitio para el periodo de tiempo estudiado. De esta manera, cada sitio de reproducción contó con los valores de pixel de cada variable estudiada. Para representar la variación ambiental en cada sitio, se calculó la desviación estándar de cada variable de acuerdo al periodo de tiempo estudiado para cada sitio. Con ello, se generó una matriz (dimensiones 4 x22), donde las columnas corresponden a la desviación estándar de cada variable ambiental (LST, NDVI, NDWI y TWI) y las filas a los sitios de reproducción.

1.4.3. Análisis multivariado

Se utilizó un primer análisis exploratorio mediante el método de partición de varianza, para identificar las relaciones entre la composición de anfibios y las variables ambientales, con el fin de dividir la variación de los datos de abundancia en componentes independientes, y conocer el efecto parcial de cada variable ambiental (Borcard et al., 1992). En trabajos previos se ha utilizado esta aproximación para abordar la influencia de los factores ambientales clave en la identificación de bioindicadores (Alahuhta et al., 2018; Liu, 1997).

En este estudio, se empleó la matriz de presencia-absencia de anfibios registrados en los sitios de reproducción, y fue transformada a distancia de Chi-cuadrada (variables respuesta), la cual resulta apropiada para datos de presencia-absencia (Borcard et al., 2011). Lo anterior permite identificar asociaciones de acuerdo a las condiciones ambientales en los sitios de interés (Legendre y Gallagher, 2001). Para el caso de las variables ambientales (explicativas), se realizó una transformación logarítmica (log) de la matriz (Anderson et al., 2006). Después, las variables ambientales fueron particionadas en 15 combinaciones; a) el efecto único de LST, b) NDVI, c) NDWI y d) TWI, así como 11 múltiples combinaciones restantes (Borcard et al., 2011, 1992). La variación explicada para cada combinación fue evaluada mediante ajuste de R^2 , esto permite obtener estimaciones no sesgadas de la varianza (Peres-Neto et al., 2006). Enseguida, cada una de las 15 combinaciones entre las variables de respuesta y las variables explicativas se analizó mediante el método de permutaciones de Monte Carlo

(999 permutaciones, $\alpha = 0.05$; Blanchet et al., 2008). Posteriormente, se seleccionó la combinación con mayor número de variables que mostró significancia. Consecuentemente, se realizó un análisis RDA con las fracciones seleccionadas, se estimó la significancia general del modelo mediante el método de permutaciones mencionado anteriormente, así como el ajuste de R^2 y, con la finalidad de detectar problemas de multicolinealidad, se calcularon los factores de inflación de la varianza (VIF) de las variables utilizadas en el modelo seleccionado. Finalmente, se realizó un agrupamiento jerárquico basado en los ejes canónicos del RDA mediante el método de varianza mínima de Ward (1963); para ello, los ejes del RDA resultante (RDA1 y RDA2) se transformaron a distancia euclidiana. Esto para obtener una representación, tanto en el espacio ambiental, como en el espacio geográfico, después de ser mapeados los grupos resultantes en un sistema de información geográfica (ESRI, 2016). Todos los procedimientos necesarios para realizar los análisis multivariados fueron realizados en lenguaje de programación R (Team R Development Core, 2008).

1.5. RESULTADOS

1.5.1. Composición de anfibios

Se registraron 22 sitios de reproducción de anfibios en el centro del Altiplano Sur y cinco especies de anfibios correspondientes a las familias Bufonidae (*Anaxyrus cognatus*), Ranidae (*Lithobates berlandieri*, *Lithobates chiricahuensis* y *Lithobates montezumae*), y Scaphiopodidae (*Spea multiplicata*) (Figura 2). Las localidades donde se registraron sitios de reproducción de anfibios correspondieron a cuatro municipios de San Luis Potosí (Charcas, Mexquitic de Carmona, Salinas y Villa de Ramos), y tres para Zacatecas (Noria de Ángeles, Pinos y Villa González Ortega) (Figura 1b).

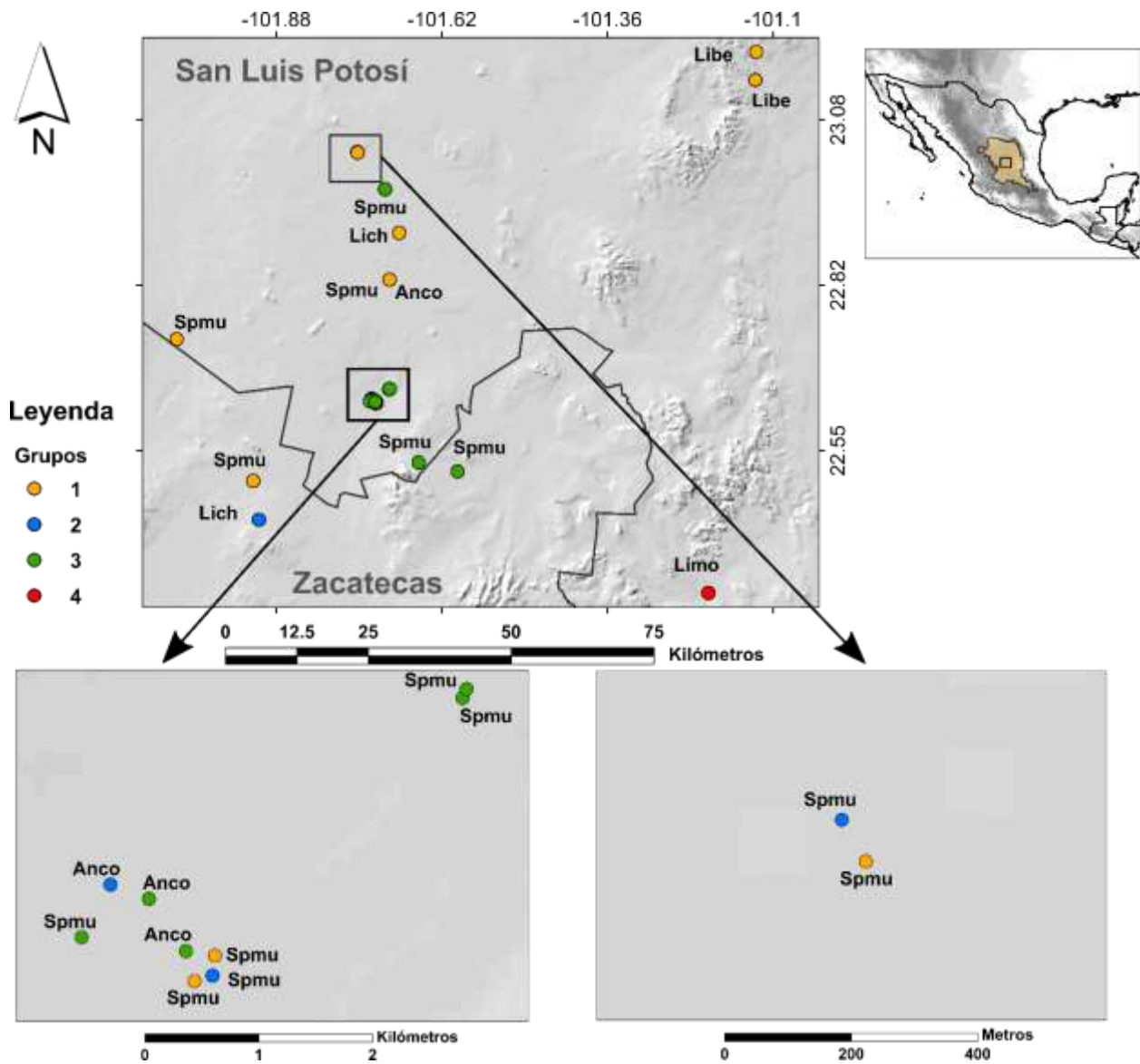


Figura 2. Sitios de reproducción para cinco especies de anfibios en el centro de la Provincia Biogeográfica de México Altiplano Sur; Anco (*Anaxyrus cognatus*), Libe (*Lithobates berlandieri*), Lich (*Lithobates chiricahuensis*), Limo (*Lithobates montezumae*) y Spmu (*Spea multiplicata*). Los grupos para cada color corresponden al ordenamiento jerárquico basado en el método de Ward (1963).

1.5.2. Análisis multivariado

De acuerdo al análisis exploratorio, de las 15 combinaciones de variables, LST fue la que explicó mayor varianza (11.84 %). Además, la varianza explicada por las combinaciones de LST+ TWI, LST + NDVI y LST + NDWI fueron de 10.97, 11.61 y

11.70 %, respectivamente. La varianza explicada por la combinación de LST + NDVI + NDWI (11.72 %) fue significativa ($P < 0.05$), y correspondió a la combinación con mayor número de variables, y alto porcentaje de varianza explicada (Cuadro 1). LST fue la variable ambiental que más influyó en el modelo general, así como en combinación con TWI, NDVI y NDWI, de manera que representa las características ambientales relevantes en los sitios de reproducción. A pesar de que la combinación de TWI + LST + NDVI, TWI + LST + NDWI y TWI + LST + NDVI + NDWI mostraron valores elevados de varianza explicada (10.16, 10.67 y 9.88 %, respectivamente), estos no resultaron significativos. Aunque la combinación de TWI + LST fue significativa, tuvo menor contribución en combinación con otras fracciones; no obstante, la varianza explicada fue elevada (Cuadro 1).

Cuadro 1. Resumen de contribución para distintos modelos a partir de la combinación de variables mediante el método de partición de varianza (Blanchet et al. 2008). Los porcentajes de contribución están basados en los valores de R^2 ajustado mediante método por permutaciones de Monte Carlo (999 permutaciones).

Conjunto Modelos	Contribución %
LST	11.85*
NDVI	-0.33
NDWI	-0.18
TWI	-0.79
LST + NDVI	11.61*
LST + NDWI	11.70*
TWI + LST	10.97*
TWI + NDVI	-2.01
TWI + NDWI	-1.28
NDVI + NDWI	-1.94
LST + NDVI + NDWI	11.72*
TWI + LST + NDVI	10.16
TWI + LST + NDWI	10.67
TWI + NDVI + NDWI	-4.02
TWI + LST + NDVI + NDWI	9.88

Significancia estadística: * < 0.05 . Temperatura superficial de la tierra (LST), índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI), índice de humedad de diferencia normalizada (NDWI) e índice topográfico de humedad (TWI).

De acuerdo a los resultados del RDA, este tuvo una contribución de (87.72 %) (Figura 3); además, resultó significativo ($F=1.93$, g.l.=3, $P < 0.05$), con un ajuste $R^2= 0.11$ y sin problemas de multicolinealidad cuando se realizó la prueba de VIF para las variables utilizadas (LST= 1.04, NDVI= 3.28, NDWI= 3.35). En este caso, los dos primeros ejes

(RDA1 RDA2) contribuyeron con 90.34 %, y solo el primer eje (RDA 1) resultó significativo ($P < 0.05$). Incluso, la contribución de LST fue superior (16.04 %) (Cuadro 1). La relación entre especies y las características ambientales registradas en los sitios de reproducción, resultó en una diferenciación entre especies representadas por familia: Bufonidae (*A. cognatus*), Ranidae (*L. berlandieri*, *L. chiricahuensis* y *L. montezumae*) y Scaphiopodidae (*S. multiplicata*; Figura 3). De acuerdo a los resultados del RDA, *S. multiplicata* y *A. cognatus* se asocian a LST, y las especies de *Lithobates* con las características de vegetación (NDVI y NDWI) (Figura 3).

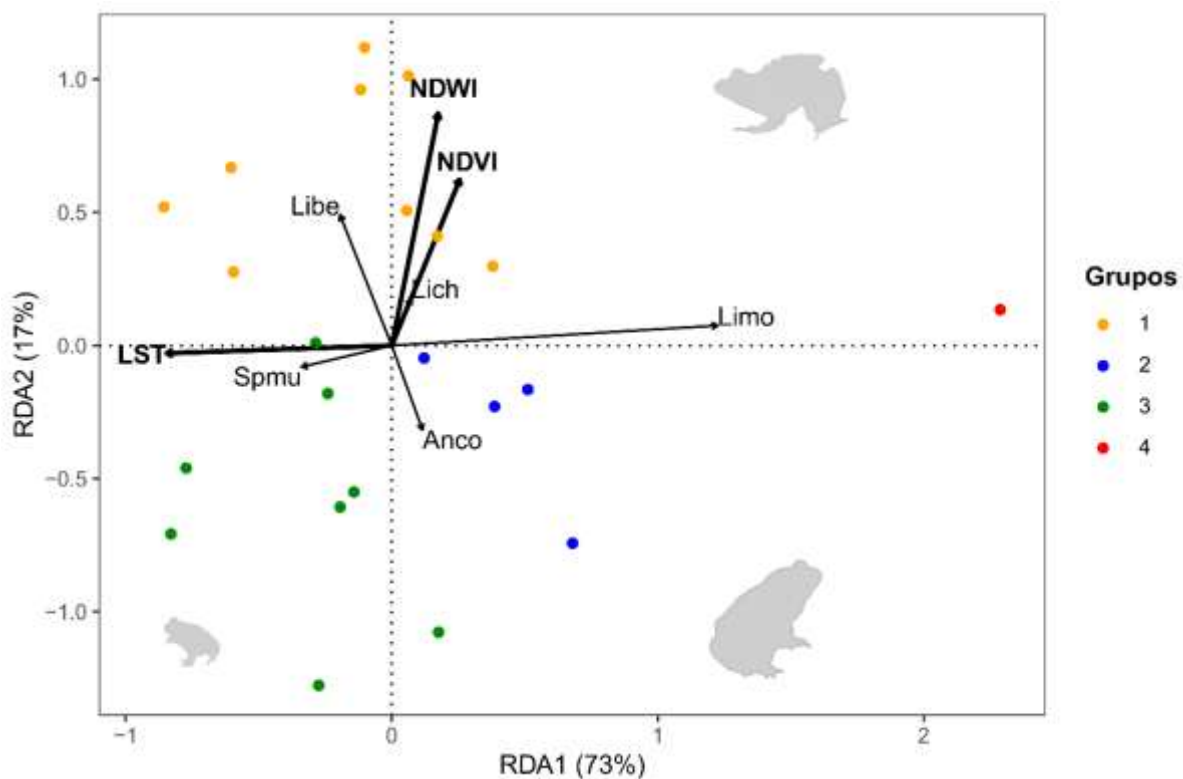


Figura 3. Análisis de redundancia (RDA), variables de respuesta: Anco $n=5$ (*Anaxyrus cognatus*), Libe $n=2$ (*Lithobates berlandieri*), Lich $n=2$ (*Lithobates chiricahuensis*), Limo $n=1$ (*Lithobates montezumae*) y Spmu $n=15$ (*Spea multiplicata*). Variables explicativas: temperatura superficial de la tierra (LST), índice de humedad de diferencia normalizada (NDWI), Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI). Variables independientes: sitios de reproducción $n=22$. Los sitios fueron agrupados mediante el método de Ward tomando las combinaciones lineales de las variables ambientales (autovalores de los ejes RDA1 y RDA2 transformados posteriormente a distancias euclidianas), los colores muestran cada grupo basado en esta ordenación.

Como resultado del ordenamiento jerárquico realizado mediante el método de Ward, se generaron cuatro grupos (Figura 4). En cuanto a las características ambientales registradas en los sitios de reproducción de acuerdo al acumulado por grupo; el primero registró LST de 28.89 ± 5.73 °C (media \pm sd.; Figura 5a), con cuatro especies compartidas (*A. cognatus*, *L. berlandieri*, *L. chiricahuensis* y *S. multiplicata* Figura 4). EL segundo presentó LST de 29.18 ± 4.92 °C (media \pm sd.; Figura 5a) con dos especies compartidas (*A. cognatus* y *S. multiplicata*; Figura 4). El tercero obtuvo LST de 29.50 ± 5.40 °C (media \pm sd.; Figura 5a) con tres especies compartidas (*A. cognatus*, *L. chiricahuensis* y *S. multiplicata*; Figura 4). Por último, el cuarto indicó LST de 26 ± 3.01 °C (media \pm sd.; Figura 5a) con una especie (*L. montezumae*; Figura 4). Respecto al NDVI, el cuarto grupo destacó con un valor de 0.47 ± 0.08 (media \pm sd.), seguido del segundo con 0.31 ± 0.07 (media \pm sd.); posteriormente, el primero con 0.28 ± 0.10 (media \pm sd.) y finalmente el tercero fue de 0.17 ± 0.04 (media \pm sd.; Figura 5b). En cuanto al NDWI, el cuarto grupo registró 0.10 ± 0.08 (media \pm sd.), en contraste con el primero, segundo y tercer grupo que registraron valores inferiores -0.01 ± 0.12 , -0.02 ± 0.07 y -0.06 ± 0.05 (media \pm sd.; Figura 5c), respectivamente.

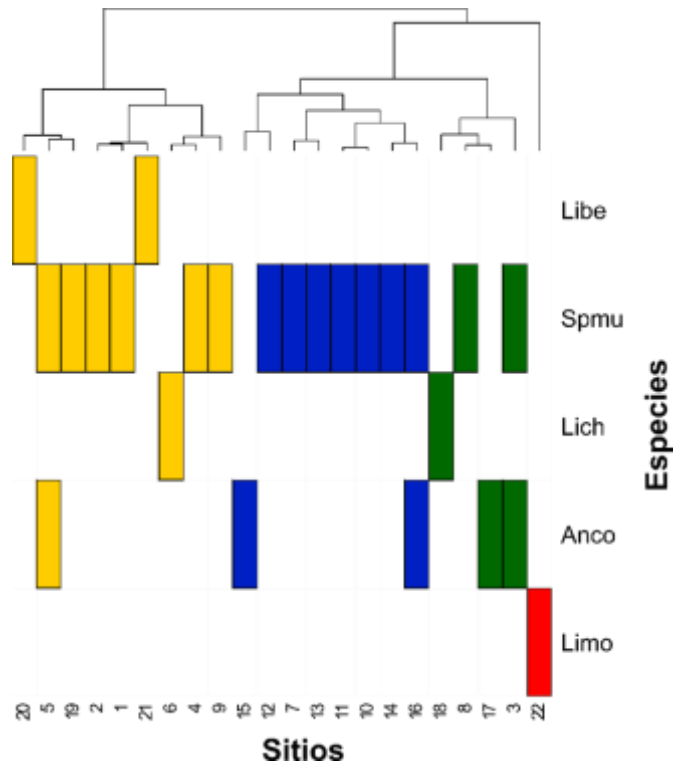


Figura 4. Agrupamiento de los sitios de reproducción ($n=22$). Los colores corresponden a cuatro grupos; amarillo $n=9$ (Primero), azul $n=8$ (Segundo), verde $n=4$ (Tercero) y rojo $n=1$ (Cuarto). Especies registradas en sitios de reproducción. Especies registradas por sitio y por grupo; Anco $n=5$ (*Anaxyrus cognatus*), Libe $n=2$ (*Lithobates berlandieri*), Lich $n=2$ (*Lithobates chiricahuensis*), Limo $n=1$ (*Lithobates montezumae*) y Spmu $n=15$ (*Spea multiplicata*).

En cuanto a las características ambientales acumuladas por especie en los sitios de reproducción, *A. cognatus* registró valores superiores de LST 30.31 ± 5.23 °C (media \pm sd.), seguida de *S. multiplicata* con 29.26 ± 5.42 °C (media \pm sd.; Figura 6a). En contraste, *L. berlandieri* y *L. montezumae* registraron valores inferiores para LST de 26.47 ± 5.30 y 26.20 ± 3.10 °C (media \pm sd.). Por su parte, *L. chiricahuensis* indicó 28.11 ± 5.21 (media \pm sd.; Figura 6a). Para el caso del NDVI, *L. berlandieri*, *L. chiricahuensis* y *L. montezumae* obtuvieron valores superiores de 0.41 ± 0.10 , 0.40 ± 0.09 y 0.47 ± 0.08 (media \pm sd.; Figura 6b), respectivamente; en contraste para *A. cognatus* y *S. multiplicata* con valores inferiores, de 0.23 ± 0.07 y 0.23 ± 0.09 (media \pm sd.), respectivamente. Finalmente, para el NDWI, *L. chiricahuensis* y *L. montezumae* indicaron valores superiores, de 0.10 ± 0.11 y 0.10 ± 0.08 (media \pm sd.; Figura 6c),

respectivamente, mientras que *A. cognatus*, *L. berlandieri* y *S. multiplicata* presentaron valores inferiores a -0.06 ± 0.06 , -0.04 ± 0.12 y -0.03 ± 0.09 (media \pm sd.; Figura 6c), respectivamente.

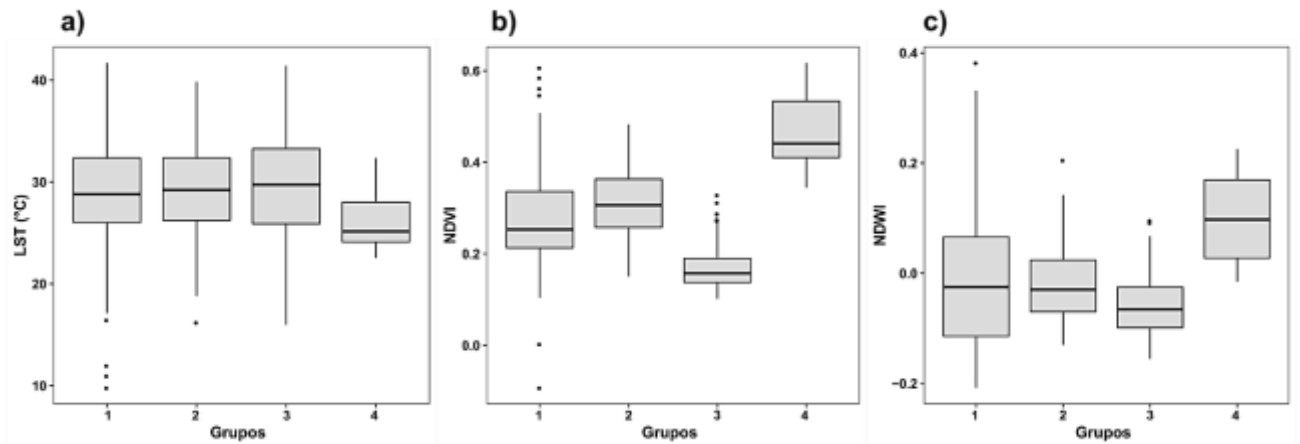


Figura 5. Características ambientales registradas por agrupamiento: a) Temperatura superficial de la tierra (LST) grupos; 1 $n=187$, 2 $n=95$, 3 $n=169$ y 4 $n=17$, b) Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) grupos; 1 $n=184$, 2 $n=97$, 3 $n=163$ y 4 $n=16$ y c) Índice de humedad de diferencia normalizada (NDWI) grupos; 1 $n=189$, 2 $n=96$, 3 $n=168$ y 4 $n=17$. Sitios de reproducción por grupo; 1 $n=9$, 2 $n=8$, 3 $n=4$ y 4 $n=1$.

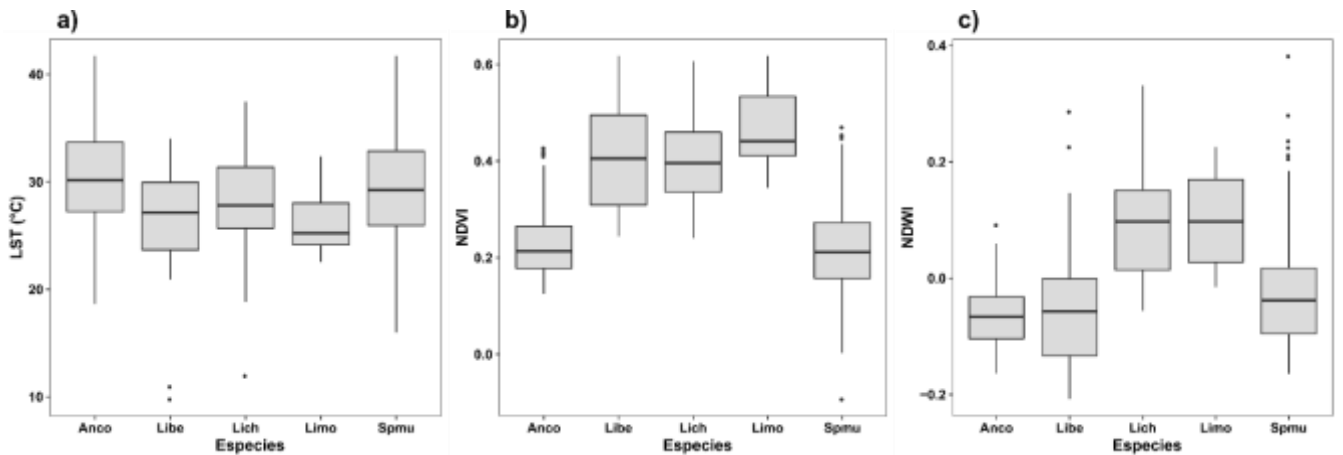


Figura 6. Características ambientales registradas por especie: a) Temperatura superficial de la tierra (LST), especies; Anco (*Anaxyrus cognatus*) $n=95$, Libe (*Lithobates berlandieri*) $n=39$, Lich (*Lithobates chiricahuensis*) $n=36$, Limo (*Lithobates montezumae*) $n=17$ y Spmu (*Spea multiplicata*) $n=244$. b) Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) especies; Anco $n=95$, Libe $n=34$, Lich $n=36$, Limo $n=16$ y Spmu $n=278$. c) Índice de humedad de diferencia normalizada (NDWI) especies; Anco $n=97$, Libe $n=34$, Lich $n=36$, Limo $n=17$ y Spmu $n=286$.

La Figura 2 muestra la distribución geográfica de los sitios de reproducción ordenados mediante el método de Ward (Figura 4). *A. cognatus* y *S. multiplicata* resultaron ser especies generalistas, al ocupar sitios de reproducción con características ambientales heterogéneas (Grupos 1, 2 y 3; Figuras 2 y 4). En contraste, *L. montezumae* resultó ser especialista (Figuras 2 y 4), debido a que no comparte sitios con otras especies. Cabe destacar que todas las especies del género *Lithobates* fueron registradas en manantiales, algunos de ellos más parecidos a ríos (Figuras 7a y b), y otros a cuerpos de agua lénticos (Figura 7e), donde el agua se encuentra disponible durante todo el año. Por otra parte, *L. chiricahuensis* se registró en sitios de reproducción con características ambientales similares a las de *A. cognatus*, *S. multiplicata* y *L. berlandieri* (Figura 4). Sin embargo, para el caso de *L. montezumae*, de acuerdo a lo observado en campo, se pudieron apreciar características distintivas (e.g., cobertura y tipo de vegetación) en el sitio de reproducción donde fue registrada en contraste con otros sitios (Figura 7), esta diferenciación también se puede apreciar en las figuras 3, 4 y 5. Lo anterior resulta relevante para ubicar sitios de reproducción potenciales mediante el uso de SR, y con ello; dirigir estudios de monitoreo para anfibios desde perspectivas geográficas más amplias.

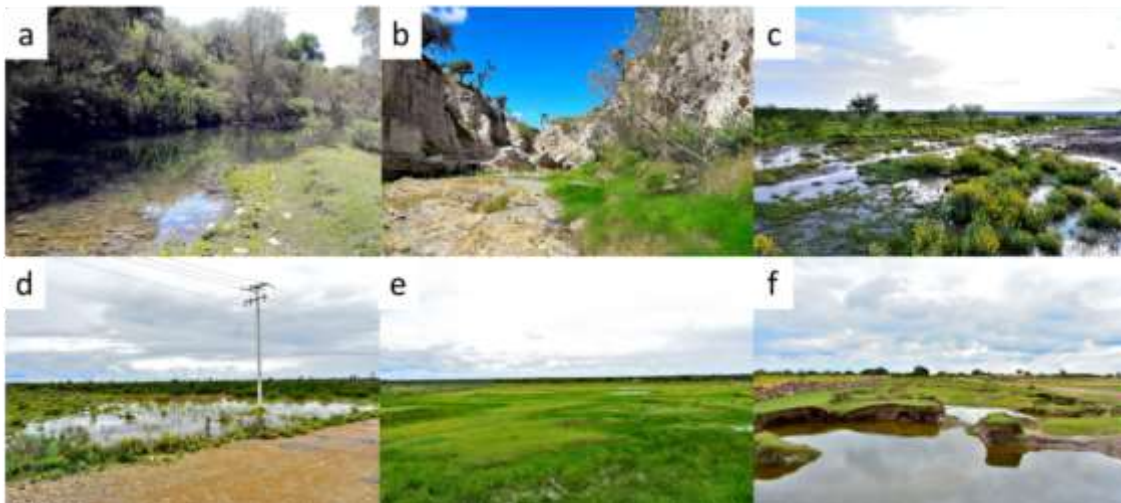


Figura 7. Sitios de reproducción donde se registraron algunas especies de anfibios; a) Limo (*Lithobates montezumae*), b) Libe (*Lithobates berlandieri*), c) Anco (*Anaxyrus cognatus*), d), c), y f) Spmu (*Spea multiplicata*) y e) Lich (*Lithobates chiricahuensis*).

1.6. DISCUSIÓN

El análisis de las características ambientales asociadas a la variación espacio-temporal en sitios de reproducción permite realizar aproximaciones relevantes para estudiar la composición de anfibios en zonas semiáridas. En este estudio, las cinco especies de anfibios son representativas de ambientes semiáridos (Cruz-Elizalde et al., 2016; Howell et al., 2018), y comparado con otras regiones (e.g., el Desierto Chihuahuense México-US) representan ~ 24 % de la riqueza de anfibios (Cruz-Elizalde et al., 2016). Además, la riqueza de anfibios registrada en esta investigación es similar a la reportada en regiones semiáridas, pero con diferencias en la composición de especies, como en el suroeste del estado de Hidalgo, México (Roth-Monzón et al., 2017). Lo anterior sugiere que las regiones semiáridas representan alta diversidad de anfibios, lo que podría corresponder a la heterogeneidad ambiental de las regiones semiáridas. En un contexto geográfico amplio (e.g., nivel de paisaje), es complicado detectar diferencias en las características ambientales de los sitios de reproducción. En contraste, a nivel local se pueden diferenciar características ambientales tales como la composición de la vegetación, lo que representa una validación de campo que puede ayudar en la interpretación de los resultados obtenidos en los análisis realizados mediante información derivada de SR.

Los sitios de reproducción se caracterizaron por presentar rasgos distintivos, como variantes en la composición vegetal y composición de anfibios, como se muestra en las figuras 2, 4, y 7, respectivamente. Incluso, en sitios correspondientes a sistemas lóticos (i.e., cuerpos de agua permanentes) se observaron diferencias en el tipo y cobertura de la vegetación (Figuras 7a, b y e). Este patrón fue similar en los sitios de sistemas lénticos (i.e., cuerpos de agua temporales), que va de matorrales de *Larrea* sp., *Prosopis* sp. a sitios sin vegetación aparente (Figuras 7c, d y f). De acuerdo a lo anterior, la heterogeneidad de la vegetación en los sitios de reproducción, podría explicar las diferencias en la composición de anfibios (Guerra y Aráoz, 2015). Las características ambientales en los sitios de reproducción, proporcionan los recursos ecológicos necesarios para la reproducción de los anfibios, como fuente de alimento

y disponibilidad de refugios (Rorabaugh y Sredl, 2015; Schalk et al., 2015). Incluso, las características morfológicas de los anfibios pueden ayudar a explicar aspectos ecológicos claves (e.g., capacidad de dispersión, uso de hábitat y alimentación) que determinan la composición de especies en regiones semiáridas (Schalk et al., 2015). Además, la distribución de los anfibios en las regiones semiáridas está influenciada por la capacidad de absorción de humedad con la que cuenta cada especie (Walker y Whitford, 1970). En este sentido, monitorear las condiciones ambientales y su variabilidad en sitios de reproducción, aporta un conocimiento clave para entender los patrones de diversidad y riqueza relevantes en regiones semiáridas (como las del centro de México). Por lo tanto, se pueden priorizar estrategias de conservación y manejo de recursos naturales para las regiones semiáridas relacionadas con especies sensibles a cambios ambientales. Sobre todo, cuando se distribuyen especies que se encuentran en alguna categoría de riesgo, como las registradas en esta investigación (*L. chiricahuensis*, *L. berlandieri*, *L. montezumae* y *A. cognatus* (SEMARNAT, 2010). De acuerdo a lo anterior, es relevante aportar nuevo conocimiento acerca de las variables ambientales que pueden influenciar la distribución de anfibios, y sus implicaciones ecológicas, ya que actualmente es poco lo que se conoce sobre la heterogeneidad ambiental relacionada a los anfibios de la Provincia Biogeográfica de México Altiplano Sur.

Cabe destacar que, en los sitios de reproducción, se registró una precipitación anual acumulada en el total de sitios de reproducción de 590 ± 24.93 mm (media \pm sd.). Los meses que registraron niveles superiores de precipitación fueron julio 137.36 ± 22.32 mm, agosto 120.09 ± 19.92 mm y septiembre 151.59 ± 13.46 mm (media \pm sd.). En contraste con febrero y noviembre, meses en los que se obtuvieron niveles inferiores de precipitación 3.55 ± 0.91 mm y 1.36 ± 0.58 mm (media \pm sd.; Figura 8). Por lo tanto, el hecho de haber dirigido el muestreo de campo en los meses más lluviosos, permitió disponer de mayor información sobre la composición de anfibios distribuida en la región.

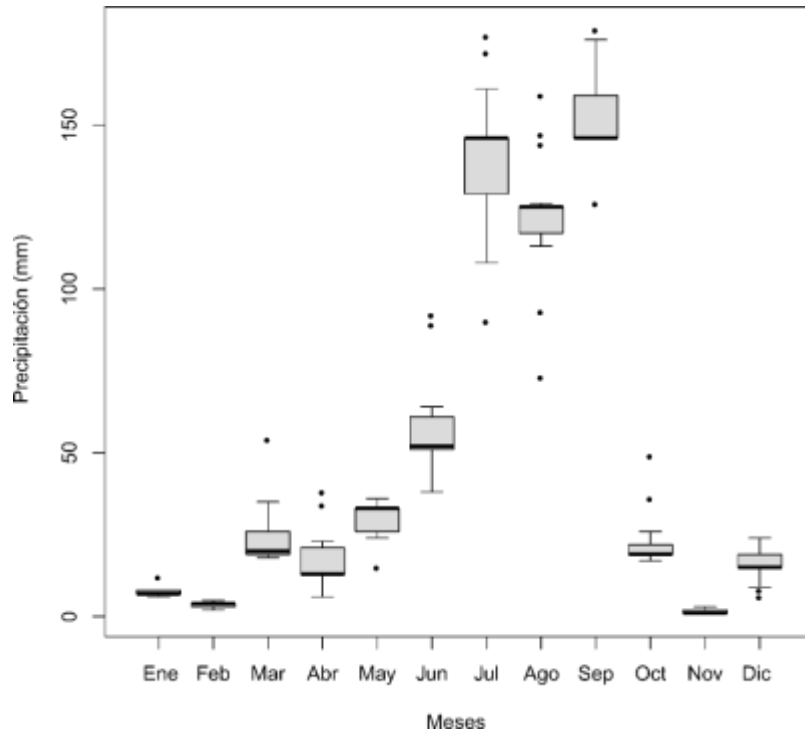


Figura 8. Precipitación mensual acumulada registrada en los sitios de reproducción. La información fue obtenida a partir de sensores remotos IMERG (Recuperaciones Multi-satellite Integradas para Mediciones globales de precipitación) con resolución espacial de 0.1° (~12 km; Huffman et al., 2014).

La utilización de SR para derivar información como la temperatura, tiene aplicaciones relevantes para el estudio de la biota (Turner, 2014). En especial, permite identificar regiones ecológicas sensibles a la variabilidad climática (Seddon et al., 2016). Como las regiones semiáridas, que a menudo son consideradas con baja biodiversidad, lo que subestima la riqueza biológica (Roth-Monzón et al., 2017). Por ello, este estudio representa un avance en el uso de SR y su aplicación en ecosistemas semiáridos, mediante el análisis espacio-temporal de las variables ambientales relevantes para las poblaciones de anfibios en la región estudiada.

La exploración inicial de los modelos para las combinaciones estudiadas a través del método de partición de varianza, permitió identificar la combinación de variables con mayor contribución para seleccionar un modelo simplificado (Cuadro 1); así como las asociaciones entre las variables analizadas (Figura 3). Con base en los resultados del RDA, se puede decir que LST desempeña un papel fundamental para explicar la

composición de anfibios en un ambiente semiárido, de acuerdo a la heterogeneidad ambiental en los sitios de reproducción. Esta condición pudiera atribuirse a las características intrínsecas de LST, ya que refleja el proceso de intercambio entre temperatura y humedad de la superficie terrestre (Deng et al., 2018). Lo anterior tiene sentido debido a que las condiciones ambientales del Altiplano Sur, están influenciadas por oscilaciones en la temperatura, inducidas por frentes fríos y cálidos, e incluso por la topografía de la región (Pineda-Martínez y Carbajal, 2009). Esto resulta interesante, debido a que los anfibios muestran una alta dependencia a la humedad para la diferenciación de sus poblaciones, posiblemente reflejada en sus estrategias ecológicas (requerimiento de humedad, desarrollo larvario, entre otros) asociadas a ambientes semiáridos (Mims et al., 2015). Por lo tanto, la relación entre el ambiente y la composición de anfibios, se refleja en las características ambientales (humedad y temperatura), requeridas para completar su ciclo biológico. En este sentido, LST representa una característica ambiental esencial para estudiar los patrones en la composición de anfibios de acuerdo a la heterogeneidad ambiental en los sitios de reproducción.

La vegetación representa un factor determinante para la temperatura, como lo denotan Pineda-Martínez et al. (2007), donde exponen su relevancia en la regionalización y clasificación de zonas bioclimáticas del Altiplano Potosino Mexicano. En este sentido, las características de la vegetación pueden influir ambientalmente en los sitios de reproducción y estas pueden ser detectadas a partir de imágenes satelitales (i.e., NDVI y NDWI) (Figura 7). Además, se ha observado que la heterogeneidad del matorral xerófilo refleja variaciones temporales en la cobertura vegetal, con reducciones de hasta 45 % durante la estación seca (Santibañez-Andrade et al., 2009). Al respecto, Ning et al. (2015) analizaron la tasa de cambio espacio-temporal del NDVI en un periodo de 14 años, registrando cambios positivos en la vegetación y concluyeron, que sus resultados se debieron principalmente a los programas ambientales de restauración implementados en el área de estudio, así como a buenas prácticas agrícolas. Lo anterior indica que el uso de SR representa una herramienta adecuada

para estudiar el efecto de la variación ambiental, con aplicaciones en programas de monitoreo destinados a la conservación o al manejo de los recursos naturales.

Con relación a las especies registradas, *S. multiplicata* y *A. cognatus* comparten ambientes y son generalistas, ya que ocupan sitios de reproducción con características variadas (Figura 4). En otros estudios (Cruz-Elizalde et al., 2016; Schalk et al., 2015), se han registrado a estas especies en diversos tipos de vegetación (e.g., matorral xerófilo, vegetación riparia, y matorral submontano). Respecto a *S. multiplicata* y *A. cognatus*, se ubicaron en sitios de reproducción con temperaturas promedio superiores a 28 °C con alta variación (sd. > ± 5 °C), así como valores inferiores a 0.23 ± 0.01 (media \pm s.e.m.) de NDVI y NDWI de -0.03 ± 0.01 (media \pm s.e.m.; Figura 6); lo que podría corresponder a los tipos de vegetación observados en campo, (matorral de *Larrea* sp. y *Prosopis* sp.) (Figuras 7d, c y f), ya que la cobertura vegetal en estas áreas suele ser baja (Grover y Musick, 1990). Por otra parte, se sabe que las características adaptativas de cada especie desempeñan un papel relevante; por ejemplo, las diferencias en los requerimientos de humedad (Mims et al., 2015). En este sentido, *S. multiplicata* cuenta con amplia adecuación a diversos estímulos ecológicos (como la variabilidad ambiental), lo cual ha sido observado en sus larvas (Ledón-Rettig y Pfennig, 2011). Este aspecto es determinante, ya que *S. multiplicata* fue registrada en sitios con variación de LST superior (sd. ± 5.42), lo que sugiere oscilaciones ambientales extremas (Figuras 6a, 9c y d). Incluso, las características fosoriales de *A. cognatus* y *S. multiplicata* pueden soportar esta ordenación, donde los atributos morfológicos podrían explicar que ambas especies exploren ambientes similares (Schalk et al., 2015). Sin embargo, como se demuestra en este estudio, la composición de anfibios también se puede explicar por la variabilidad ambiental en los sitios de reproducción, lo que representa una gran ventaja sobre estudios rigurosamente morfológicos.

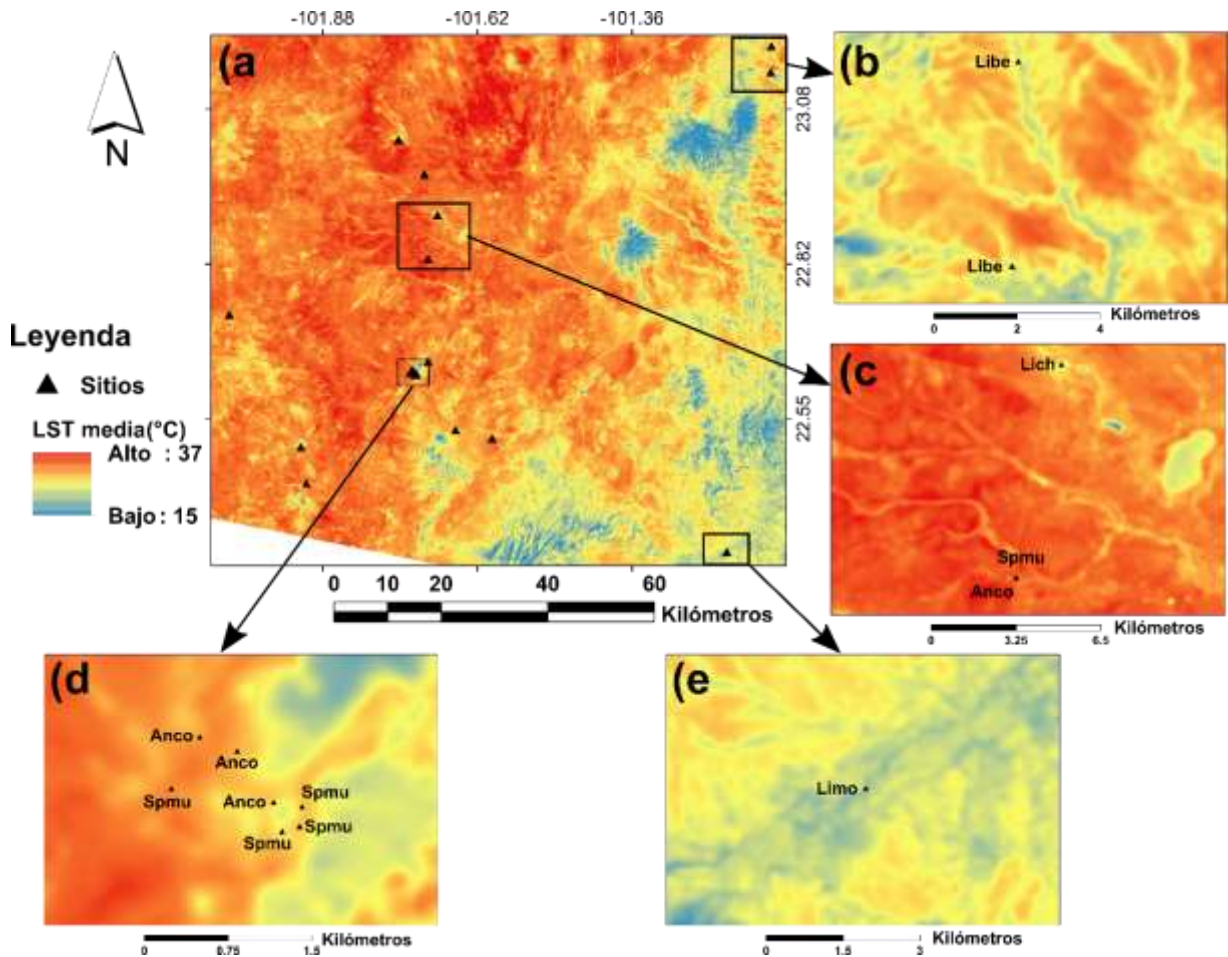


Figura 9. Temperatura superficial de la tierra (LST) promedio para el área de estudio. a) Sitios de reproducción, b) *Lithobates berlandieri* (Libe), c) *Anaxyrus cognatus* (Anco), *Lithobates chiricahuensis* (Lich) y *Spea multiplicata* (Spmu), d) Anco y Spmu y e) *Lithobates montezumae* (Limo). Los mapas fueron generados con el programa ArcGIS 10.5 (ESRI, 2016).

Cabe destacar, que *A. cognatus* y *S. multiplicata* poseen requerimientos ambientales particulares, como la humedad del suelo (Walker y Whitford, 1970) y tolerancia osmótica (McClanahan, 1964), lo que puede influir en su distribución. Estas aproximaciones pueden estar intrínsecamente reflejadas en los resultados obtenidos en el RDA, donde se aprecia una diferenciación entre las familias Bufonidae, Scaphiopodidae y Ranidae (Figura 3). Incluso a nivel local (Figura 7), o geográfico (Figuras 9, 10 y 11). Esto es relevante para poder detectar regiones prioritarias basadas en indicadores ambientales como los abordados en este trabajo.

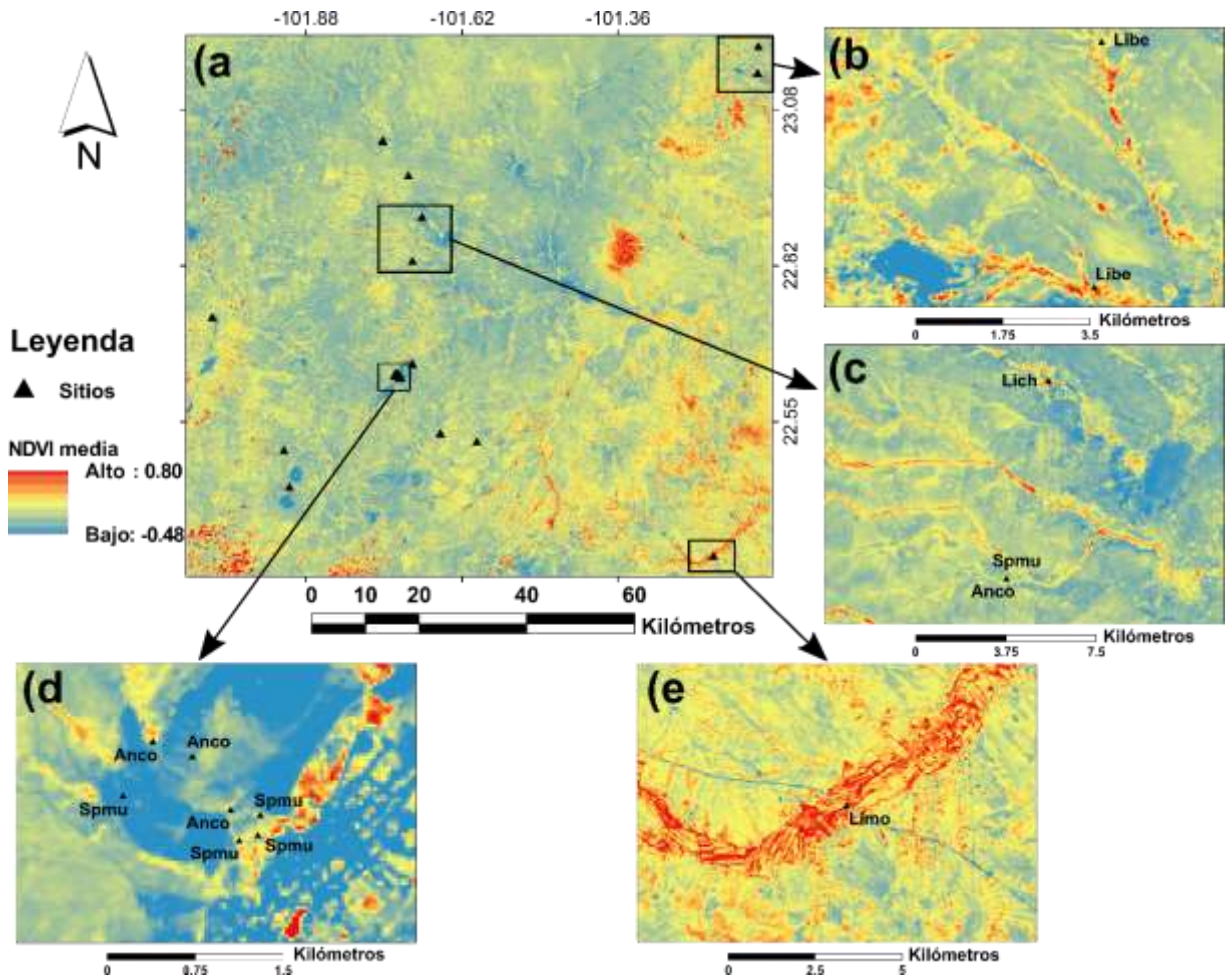


Figura 10. Índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) promedio para el área de estudio. a) Sitios de reproducción, b) *Lithobates berlandieri* (Libe), c) *Anaxyrus cognatus* (Anco), *Lithobates chiricahuensis* (Lich) y *Spea multiplicata* (Spmu), d) Anco y Spmu y e) *Lithobates montezumae* (Limo). Los mapas fueron generados con el programa ArcGIS 10.5 (ESRI, 2016).

De acuerdo a los resultados obtenidos, las variables derivadas de SR ayudan a estudiar el efecto de la variación ambiental para explicar la composición de anfibios en ambientes semiáridos. Estudios previos, demuestran que la distribución de los anfibios en zonas semiáridas se encuentra asociada a las características ambientales tales como la temperatura y la precipitación (Schalk et al., 2015), y a tipos de vegetación característicos de zonas semiáridas (Cruz-Elizalde et al., 2016). Por lo tanto, la estacionalidad y el tipo de vegetación para las especies que habitan estas regiones semiáridas son relevantes (Roth-Monzón et al., 2017). Tal como se observó en la

familia Ranidae, y su asociación con el NDVI y NDWI (Figura 3), estos resultados concuerdan con los reportados en algunos estudios realizados en ambientes semiáridos (sin usar SR), donde las especies del género *Lithobates* se asocian con la humedad y temperatura, bajo características particulares de vegetación (Cruz-Elizalde et al., 2016; Howell et al., 2016; Roth-Monzón et al., 2017). Bajo este enfoque, se observó a *L. montezumae* en un sitio donde LST fue de 26.20 ± 3.10 (media \pm sd.), en contraste con otras especies observadas en sitios con valores de temperatura superiores (Figuras 6a y 9). Incluso, los valores de NDVI y NDWI resultaron superiores a otros sitios, a excepción de los relacionados con *L. chiricahuensis*, ya que esta fue registrada en sitios con valores de NDWI similares (Figuras 6b, c, 10 y 11). Por otra parte, el sitio asociado a *L. montezumae* cuenta con cobertura vegetal densa (Figura 10e), característica de la vegetación riparia (Figura 7a). Esto corresponde al régimen de aguas lóaticas ligado a la precipitación y cambios estacionales en la vegetación (Granados-Sánchez et al., 2006). Por otra parte, *L. berlandieri* y *L. chiricahuensis* comprenden sitios con valores de LST y NDVI similares; sin embargo, *L. berlandieri* registró valores inferiores de NDWI (Figuras 6, 9, 10 y 11). Estas características pueden representar aspectos ecológicos cruciales (como el tipo de vegetación), ya sea para reproducción (Rorabaugh y Sredl, 2015), como refugio o por disponibilidad de alimento (Schalk et al., 2015).

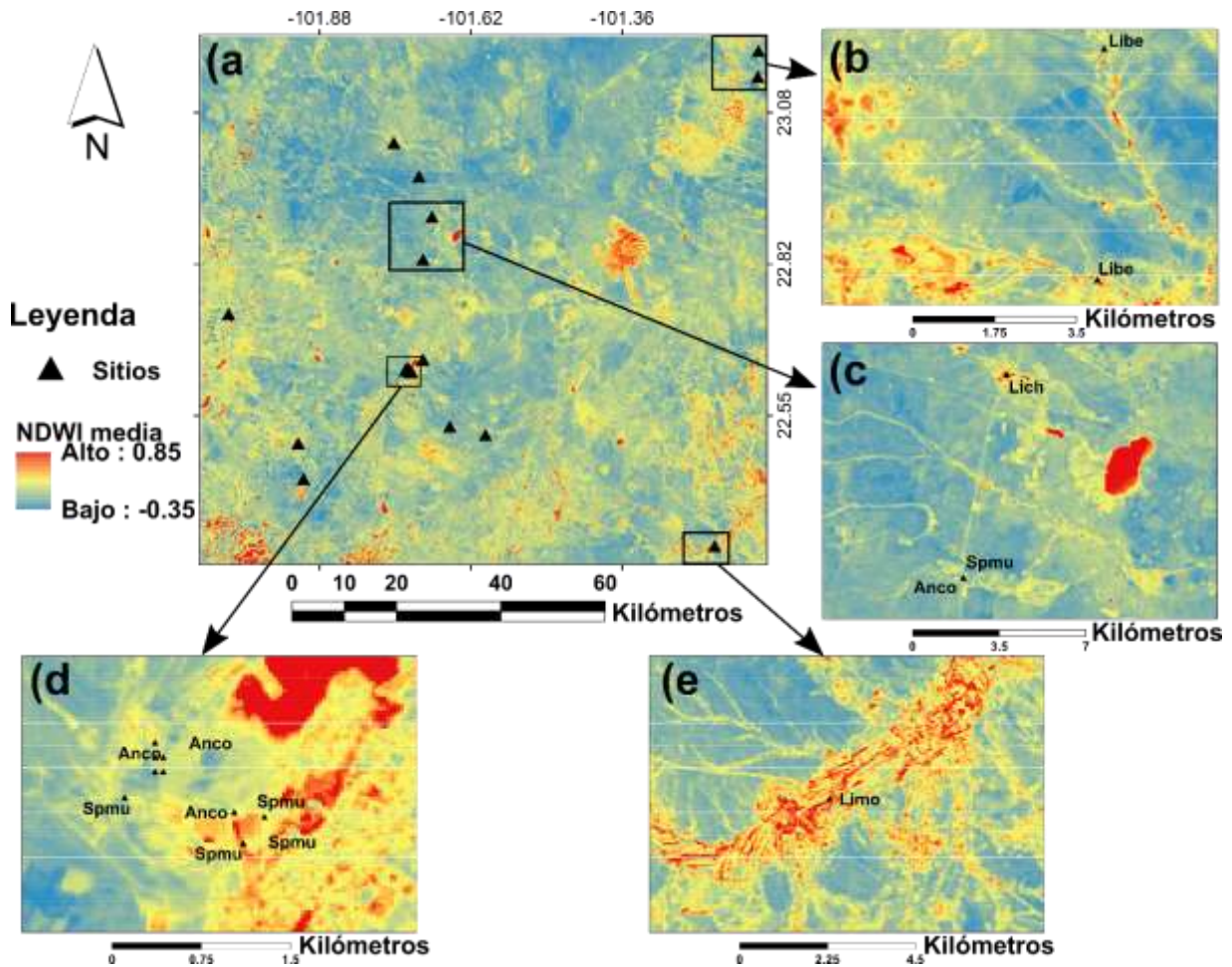


Figura 11. Índice de humedad de diferencia normalizada (NDWI) promedio para el área de estudio. a) Sitios de reproducción. b) *Lithobates berlandieri* (Libe), c) *Anaxyrus cognatus* (Anco), *Lithobates chiricahuensis* (Lich) y *Spea multiplicata* (Spmu), d) Anco y Spmu y e) *Lithobates montezumae* (Limo). Los mapas fueron generados con el programa ArcGIS 10.5 (ESRI, 2016).

A pesar de no encontrar significancia al utilizar TWI, las características de esta variable pueden estar implícitas en temperatura y vegetación, debido a la topografía de la región. En este sentido, se ha observado que los patrones espaciales de la variabilidad climática, para la topografía y la vegetación, resultan ser bastante similares en zonas semiáridas (Pineda-Martínez et al., 2007). Esto sugiere que TWI es una característica relevante, debido a que representa las características topográficas adecuadas que permiten la acumulación de humedad asociada a los cuerpos de agua.

1.7. CONCLUSIONES

La heterogeneidad ambiental en los sitios de reproducción de anfibios puede ser percibida mediante SR, y el análisis de los datos obtenidos a partir de estas fuentes de información son relevantes para explicar la composición de anfibios en sitios de reproducción para las regiones semiáridas. Los sitios de reproducción representan un conjunto de recursos ambientales indispensables en la región para mantener poblaciones viables de anfibios. En este sentido, los sitios de reproducción representan un eslabón crucial en el flujo de energía de la región; por lo tanto, la identificación de estos puede ser empleada como un indicador en la priorización de áreas para la conservación, o para el manejo eficiente de los recursos naturales. Por lo tanto, la aplicación de información derivada de SR, es de gran utilidad para estudios a escalas espacio-temporales considerables, con una cantidad mínima de datos para validar SR.

Este trabajo aporta información y metodología relevantes para el estudio de la biota en regiones áridas y semiáridas, las cuales hoy más que nunca requieren ser consideradas para priorizar esfuerzos para la conservación. Además, representa una ventaja para detectar sitios de reproducción potenciales para los anfibios en ambientes acuáticos (Temporales o permanentes). Lo que representa una gran ventaja reflejada en ahorro de tiempo, esfuerzo de muestreo y recursos económicos, puntos clave para el estudio de procesos ecológicos donde la escala espacio-temporal requiere del análisis oportuno de la información para poder emplear estrategias eficaces en tiempo y espacio.

1.8. LITERATURA CITADA

- Alahuhta, J., Hellsten, S., Kuoppala, M., Riihimäki, J., 2018. Regional and local determinants of macrophyte community compositions in high-latitude lakes of Finland. *Hydrobiologia* 812, 99–114. doi:10.1007/s10750-016-2843-2
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E., McArdle, B.H., 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecol. Lett.* 9, 683–693. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x
- Blanchet, G., Legendre, P., Borcard, D., 2008. Forward selection of spatial explanatory variables. *Ecology* 89, 2623–2632. doi:10.1890/07-0986.1
- Bobrowski, M., Bechtel, B., Böhner, J., Oldeland, J., Weidinger, J., Schickhoff, U., 2018. Application of thermal and phenological land surface parameters for improving ecological niche models of *Betula utilis* in the Himalayan region. *Remote Sens.* 10, 814. doi:10.3390/rs10060814
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2011. *Numerical ecology with R*, Springer. doi:10.1017/CBO9781107415324.004
- Borcard, D., Legendre, P., Drapeau, P., 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73, 1045–1055. doi:10.2307/1940179
- CONABIO, 1997. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. “Provincias biogeográficas de México”. Escala 1:4 000 000. México, D. F.
- Crump, M.L., Scott, N.J., 1994. Visual encounter surveys. En: Heyer W.R., Donnelly M.A., McDiarmid R.W., Hayek L.C., Foster M.S. (eds) *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. pp. 84-91.
- Cruz-Elizalde, R., Ramírez-Bautista, A., Hernández-Ibarra, X., Wilson, L.D., 2016. Species diversity of amphibians from arid and semiarid environments of the Real de Guadalcázar State Reserve, San Luis Potosí, Mexico. *Nat. Areas J.* 36, 302–309. doi:10.3375/043.036.0310

- Deng, Y., Wang, S., Bai, X., Tian, Y., Wu, L., Xiao, J., Chen, F., Qian, Q., 2018. Relationship among land surface temperature and LUCC, NDVI in typical karst area. *Sci. Rep.* 8, 1–12. doi:10.1038/s41598-017-19088-x
- ESRI, 2016. ArcGIS Desktop: Release 10.5 Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Gorelick, N., Hancher, M., Dixon, M., Ilyushchenko, S., Thau, D., Moore, R., 2017. Google Earth Engine: Planetary-scale geospatial analysis for everyone. *Remote Sens. Environ.* 202, 18–27. doi:10.1016/j.rse.2017.06.031
- Granados-Sánchez, D., García-Hernández, M.A., López-Ríos, G.F., 2006. Ecología de las Zonas Ribereñas. Chapingo. *Ser. Ciencias For. y del Ambient.* 12, 55–69.
- Grover, H.D., Musick, H.B., 1990. Shrubland encroachment in southern New Mexico, U.S.A.: An analysis of desertification processes in the American southwest. *Clim. Change* 17, 305–330. doi:10.1007/BF00138373
- Guerra, C., Aráoz, E., 2015. Amphibian diversity increases in an heterogeneous agricultural landscape. *Acta Oecologica* 69, 78–86. doi:10.1016/j.actao.2015.09.003
- Gutiérrez-Rodríguez, J., Gonçalves, J., Civantos, E., Martínez-Solano, I., 2017. Comparative landscape genetics of pond-breeding amphibians in Mediterranean temporal wetlands: The positive role of structural heterogeneity in promoting gene flow. *Mol. Ecol.* 26, 5407–5420. doi:10.1111/mec.14272
- Howell, P.E., Hossack, B.R., Muths, E., Sigafus, B.H., Chandler, R.B., 2016. Survival estimates for reintroduced populations of the chiricahua leopard frog (*Lithobates chiricahuensis*). *Copeia* 104, 824–830. doi:10.1643/CE-16-406
- Howell, P.E., Muths, E., Hossack, B.R., Sigafus, B.H., Chandler, R.B., 2018. Increasing connectivity between metapopulation ecology and landscape ecology. *Ecology* 99, 1119–1128. doi:10.1002/ecy.2189

- Huffman, G., Bolvin, D., Braithwaite, D., Hsu, K., Joyce, R., Xie, P., 2014. Integrated Multi-satellite Retrievals for GPM (IMERG), version 4.4. NASA's Precipitation Processing Center. <ftp://arthurhou.pps.eosdis.nasa.gov/gpmdata/>.
- INEGI, 2018. Continuo de Elevaciones Mexicano 3.0. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2012. URL <http://www.beta.inegi.org.mx/temas/mapas/relieve/c> (consultado 7.25.18).
- INEGI, 2012. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Conjunto de datos vectoriales de Uso del Suelo y Vegetación Escala 1:250 000, Serie V (Capa Unión).
- Ledón-Rettig, C.C., Pfennig, D.W., 2011. Emerging model systems in eco-evo-devo: The environmentally responsive spadefoot toad. *Evol. Dev.* 13, 391–400. doi:10.1111/j.1525-142X.2011.00494.x
- Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271–280. doi:10.1007/s004420100716
- Liao, J., Li, Z., Hiebeler, D.E., Iwasa, Y., Bogaert, J., Nijs, I., 2013. Species persistence in landscapes with spatial variation in habitat quality: A pair approximation model. *J. Theor. Biol.* 335, 22–30. doi:10.1016/j.jtbi.2013.06.015
- Liu, Q., 1997. Variation Partitioning by Partial Redundancy Analysis (RDA). *Environmetrics* 8, 75–85. doi:10.1002/(SICI)1099-095X(199703)8:2<75::AID-ENV250>3.0.CO;2-N
- Mantyka-Pringle, C.S., Martin, T.G., Rhodes, J.R., 2012. Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: A systematic review and meta-analysis. *Glob. Chang. Biol.* 18, 1239–1252. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02593.x
- McClanahan, L., 1964. Osmotic tolerance of the muscles of two desert-inhabiting toads, *Bufo cognatus* and *Scaphiopus couchi*. *Comp. Biochem. Physiol.* 12, 501–508. doi:10.1016/0010-406X(64)90152-5
- Mims, M.C., Phillipsen, I.C., Lytle, D.A., Kirk, E.E.H., Olden, J.D., Valone, T.J., 2015. Ecological strategies predict associations between aquatic and genetic

- connectivity for dryland amphibians. *Ecology* 96, 1371–1382. doi:10.1890/14-0490.1
- Ning, T., Liu, W., Lin, W., Song, X., 2015. NDVI Variation and its responses to climate change on the Northern Loess Plateau of China from 1998 to 2012. *Adv. Meteorol.* 2015, 1–10. doi:10.1155/2015/725427
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S., Borcard, D., 2006. Variation partitioning of species data metrics: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87, 2614–2625. doi:10.2307/20069271
- Pineda-Martínez, L.F., Carbajal, N., 2009. Mesoscale numerical modeling of meteorological events in a strong topographic gradient in the northeastern part of Mexico. *Clim. Dyn.* 33, 297–312. doi:10.1007/s00382-009-0549-0
- Pineda-Martínez, L.F., Carbajal, N., Medina-Roldán, E., 2007. Regionalization and classification of bioclimatic zones in the central-northeastern region of México using principal component analysis (PCA). *Atmósfera* 20, 133–145.
- QGIS Development Team, 2017. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. www.qgis.org.
- Rocchini, D., Boyd, D.S., Féret, J.-B., Foody, G.M., He, K.S., Lausch, A., Nagendra, H., Wegmann, M., Pettorelli, N., 2016. Satellite remote sensing to monitor species diversity: potential and pitfalls. *Remote Sens. Ecol. Conserv.* 2, 25–36. doi:10.1002/rse2.9
- Rorabaugh, J.C., Sredl, M.J., 2015. Herpetofauna of the 100-Mile Circle: Chiricahua Leopard Frog (*Lithobates chiricahuensis*). *Son. Herpetol.* 27, 61–70.
- Roth-Monzón, A.J., Mendoza-Hernández, A.A., Flores-Villela, O., 2017. Amphibian and reptile biodiversity in the semi-arid region of the municipality of Nopala de Villagrán, Hidalgo, Mexico. *PeerJ* 6, 1–21. doi:10.7717/peerj.4202
- Rzedowski, J., 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 504. doi:10.2307/1219727

- Santibañez-Andrade, G., Castillo-Argüero, S., Zavala-Hurtado, J.A., Martínez-Orea, Y., Hernández-Apolinar, M., 2009. La heterogeneidad ambiental en un matorral xerófilo. *Boletín la Soc. Botánica México* 85, 71–79.
- Schalk, C.M., Montaña, C.G., Springer, L., 2015. Morphological diversity and community organization of desert anurans. *J. Arid Environ.* 122, 132–140. doi:10.1016/j.jaridenv.2015.06.019
- Seddon, A.W.R., Macías-Fauria, M., Long, P.R., Benz, D., Willis, K.J., 2016. Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. *Nature* 531, 229–232. doi:10.1038/nature16986
- Segan, D.B., Murray, K.A., Watson, J.E.M., 2016. A global assessment of current and future biodiversity vulnerability to habitat loss-climate change interactions. *Glob. Ecol. Conserv.* 5, 12–21. doi:10.1016/j.gecco.2015.11.002
- SEMARNAT, 2010. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-list.
- Team R Development Core, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0 <http://www.r-project.org>.
- Turner, W., 2014. Sensing biodiversity: Sophisticated networks are required to make the best use of biodiversity data from satellites and in situ sensors. *Science* 346, 301–302. doi:10.1126/science.1256014
- Turner, W., Rondinini, C., Pettorelli, N., Mora, B., Leidner, A.K., Szantoi, Z., Buchanan, G., Dech, S., Dwyer, J., Herold, M., Koh, L.P., Leimgruber, P., Taubenboeck, H., Wegmann, M., Wikelski, M., Woodcock, C., 2015. Free and open-access satellite data are key to biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 182, 173–176. doi:10.1016/j.biocon.2014.11.048

- USGS, 2018. U.S. Geological Survey: Landsat 8 satellite images the entire Earth every 16 days. Available in: <https://earthexplorer.usgs.gov/>. URL <https://landsat.usgs.gov> (consultado 5.5.18).
- Vihervaara, P., Auvinen, A.-P., Mononen, L., Törmä, M., Ahlroth, P., Anttila, S., Böttcher, K., Forsius, M., Heino, J., Heliölä, J., Koskelainen, M., Kuussaari, M., Meissner, K., Ojala, O., Tuominen, S., Viitasalo, M., Virkkala, R., 2017. How Essential Biodiversity Variables and remote sensing can help national biodiversity monitoring. *Glob. Ecol. Conserv.* 10, 43–59. doi:10.1016/j.gecco.2017.01.007
- Walker, R.F., Whitford, W.G., 1970. Soil water absorption capabilities in selected species of anurans. *Herpetologica* 26, 411–418.
- Ward, J.H., 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *J. Am. Stat. Assoc.* 58, 236–244.
- Willis, K.J., Whittaker, R.J., 2002. Species diversity-Scale matters. *Science* 295, 1245–1248. doi:10.1126/science.1067335

CAPÍTULO II. ANÁLISIS DE LAS DIVERSIDADES ALFA Y BETA EN ANFIBIOS DEL ALTIPLANO SUR DE MÉXICO COMO FUNCIÓN DE LA RESOLUCIÓN ESPACIAL

1.1. RESUMEN

La estimación de los componentes de diversidad puede ser influenciada por la resolución espacial a la que se analiza la información, lo que genera sesgos espaciales y taxonómicos. Las implicaciones del sesgo de muestreo en la estimación de los componentes de diversidad desde una perspectiva macroecológica han sido poco estudiadas. En este trabajo se analizó la diversidad local (alfa) y la relación entre la diversidad local y regional (beta) de anfibios que se distribuyen en la región biogeográfica del Altiplano Sur a tres resoluciones espaciales ($1/2^\circ$, $1/4^\circ$ y $1/8^\circ$). Se reconstruyeron mapas de distribución de especies ($n=25$) a partir de datos primarios de biodiversidad (DPB; $n=101,400$) y datos de presencia derivados de modelado de nicho ecológico (DSB). Se realizó una comparación entre componentes de diversidad obtenidos a partir de DPB, DSB y modelos nulos (MN) basados en la aleatorización de estas dos fuentes de datos. Los resultados sugieren que el cambio de resolución espacial afecta significativamente las estimaciones de los patrones de diversidad alfa y beta. El análisis comparativo entre DPB y DSB fue contrastante, mientras las estimaciones a partir de DPB subestiman la diversidad alfa, aquellas basadas en DSB sobrestiman la diversidad beta, este patrón fue consistente con los MN. Los resultados obtenidos demuestran que la resolución espacial juega un papel crucial en estudios macroecológicos. Se considera que los análisis sobre componentes de diversidad pueden ser artificiosos si no se evalúa con cautela la fuente de datos de distribución de las especies, por lo que deben emplearse con mucho cuidado, sobre todo, cuando son considerados para la toma de decisiones en la planeación de estrategias para la conservación.

Palabras clave: diversidad beta; nicho ecológico; macroecología; biogeografía.

CHAPTER II. ALPHA AND BETA DIVERSITY ANALYSIS OF AMPHIBIANS OF SOUTHERN ALTIPLANO OF MEXICO AS FUNCTION OF SPATIAL RESOLUTION

1.2. ABSTRACT

The estimation of diversity components can be influenced by spatial resolution at information is analyzed, which it produces general spatial and taxonomic biases. Implications of sampling bias in estimation of diversity components from macroecological perspective have been little studied. We analyzed local diversity (alpha) and relationship between local and regional (beta) diversity of amphibians distributed in biogeographical region of Southern Altiplano at three spatial resolutions ($1/2^\circ$, $1/4^\circ$ and $1/8^\circ$). Species distribution maps ($n=25$) were reconstructed from primary presence data (DPB; $n=101,400$) by ecological niche modeling methodology derived presence data (DSB). Comparison was made between diversity components derived by DPB, DSB and null models (MN) based on randomization of these two data sources. According with results, spatial resolution change significantly affects diversity patterns alpha and beta estimates. Comparative analysis between DPB and DSB was contrasting, while estimates from DPB underestimate alpha diversity, DSB overestimate beta diversity, this pattern was also observed in the MN. Results obtained shown that spatial resolution play a crucial role in macroecological studies. Analysis of diversity components can be artificial if species distribution data source isn't carefully evaluated, so should be used appropriated, especially when are considered for decision making in planning strategies for conservation.

Keywords: beta diversity; ecological niche; macroecology; biogeography.

1.3. INTRODUCCIÓN

Los componentes de diversidad alfa, beta y gama son una representación de las variables descriptivas fundamentales en ecología y biología de la conservación (Jost, 2007). La introducción de estos, fue realizada por Whittaker (1972, 1960), donde alfa se refiere a la riqueza biológica en un hábitat determinado (riqueza local), la diversidad gama es atribuida a la riqueza de especies en un rango de hábitats (riqueza regional) y la diversidad beta es el recambio de especies entre diferentes hábitats (relación entre alfa y gama). Una de las limitantes para poder hacer estimaciones adecuadas de estas diversidades, son las fuentes de datos imprecisos sobre la distribución de las especies. Por un lado, existe lo que conocemos como datos primarios de biodiversidad (DPB; e.i., datos de presencia de especies) regularmente provenientes de colecciones de museos de historia natural; y por el otro, aquellos datos que son producto o un resumen de los datos primarios (e.i., datos de presencia derivados de mapas binarios generados mediante alguna metodología de modelado de nicho ecológico), a los que se les conoce como datos secundarios de biodiversidad (DSB) y que usualmente son representados como mapas de distribución (Lira-Noriega et al., 2007; Peterson et al., 2011; Soberon, 1999). Sin embargo, los DPB representan diversos sesgos; como el muestreo insuficiente, este es un problema común en muchos estudios de biodiversidad, e influye en algunas medidas de biodiversidad, lo que dificulta una evaluación correcta de estas (Beck y Schwanghart, 2010). Por ejemplo, el muestreo disperso no sistematizado (que empeora a resoluciones gruesas), característicos de bases de datos de museos de historia natural, representan un problema común al analizar los componentes de diversidad alfa y beta (Lira-Noriega et al., 2007).

En cuanto a estudios de diversidad, en México, el grupo de los vertebrados ha sido el más estudiado (Koleff et al., 2008). En general, Flores-Villela y Gerez (1994) sugieren que existe mayor riqueza de especies en ambientes tropicales y en las regiones montañosas. Sin embargo, aunque las regiones semiáridas son relativamente menos ricas comparadas con las regiones tropicales, su valor se encuentra representado por comprender alrededor del 60 % del territorio nacional y por la diversidad de especies vegetales que las caracteriza (Fernández-Badillo y Goyenechea, 2010). Por ejemplo,

existen algunos grupos de plantas como las cactáceas con mayor riqueza de especies en las regiones semiáridas (Dávila et al., 2002). No obstante, estas regiones son las más afectadas por la degradación de los suelos, e impactos negativos producidos por la agricultura de temporal y el cambio climático (Sarukhán et al., 2009).

En cuanto a estudios sobre patrones de diversidad, la diversidad beta (a diferencia de la diversidad alfa) ha sido el componente más relevante para explicar la diversidad de especies en México; en este sentido, algunos investigadores lo han considerado como un país betadiverso, favorecido por su heterogeneidad ambiental (Ochoa-Ochoa et al., 2014; Rodríguez et al., 2003). Aunque algunos investigadores han considerado las regiones semiáridas del altiplano por poseer baja riqueza de especies proporcional (baja diversidad beta; Koleff et al., 2008), otros han demostrado que estas regiones pueden reflejar valores de diversidad beta similares a los de otras regiones más húmedas, como las del centro y sur del territorio mexicano (Ochoa-Ochoa et al., 2014). Específicamente, algunas investigaciones se han centrado en los componentes de diversidad alfa, beta y gama para anfibios, y herpetofauna en general, desde diversas perspectivas. Por ejemplo, en trabajos relacionados con el análisis de los componentes de diversidad para anfibios, el análisis latitudinal de los componentes de diversidad para la región del Pacífico de México realizado por García et al. (2007), demuestra que los componentes de diversidad alfa y gama se encuentran correlacionados posiblemente por la numerosa cantidad de especies endémicas de distribución geográfica restringida. Además, sugieren que la diversidad beta es un componente relevante en la distribución de anfibios, y representa un patrón continuo de diversidad de especies en toda la región estudiada. Por otra parte, Ochoa-Ochoa et al. (2012) analizaron los componentes de diversidad para México con enfoque de cambio climático mediante distintas proyecciones a futuro. Aunque los resultados obtenidos por estos investigadores sugieren un patrón de diversidad beta aparentemente estable en las regiones montañosas, las regiones semiáridas cuentan con una seria disminución en diversidad de anfibios. Cabe destacar que los anfibios son uno de los grupos de vertebrados considerados como beta-diversos; es decir, se caracterizan por poseer altos valores de diversidad beta (Koleff et al., 2008; Ochoa-

Ochoa et al., 2014). Esto se debe a que las áreas de distribución de los anfibios son más restringidas que las de otros grupos de vertebrados (como las aves o mamíferos), por lo que los anfibios se encuentran asociados de manera “estricta” a los biomas de México (Koleff et al., 2008). Resultados obtenidos por Ochoa-Ochoa et al. (2014) demuestran que los valores de diversidad beta para anfibios que se distribuyen en las regiones semiáridas del noreste del territorio tienen valores de diversidad beta similares a las regiones montañosas de sureste del país (la región con mayor diversidad de especies), y superiores a las del centro del país.

En general, las investigaciones mencionadas anteriormente demuestran las utilidades y ventajas que posee el análisis de los componentes de diversidad, y el uso potencial para establecer criterios de análisis para el manejo y conservación de los recursos naturales. Incluso, para poder contrarrestar la principal limitación que conlleva el submuestreo, el modelado de nicho ecológico (MNE) representa una herramienta útil y viable. En México existen varios trabajos donde se ha implementado el MNE como una herramienta fundamental en el estudio sobre patrones de diversidad (García et al., 2007; Koleff et al., 2008; Lira-Noriega et al., 2007; Ochoa-Ochoa et al., 2014, 2012). Debido a que los análisis basados en estimaciones de distribuciones geográficas a partir de MNE pueden resultar en estimaciones de riqueza que no están sesgadas negativamente, como ocurre con los análisis basados en DPB (Lira-Noriega et al., 2007). Lo anterior representa una metodología realista y ventajosa, desde una perspectiva biogeográfica y ecológica. Sin embargo, son pocos los estudios sobre patrones de diversidad en anfibios basados en un análisis a varias escalas y resoluciones espaciales. Por ejemplo, solo se encuentra la investigación realizada por Ochoa-Ochoa et al. (2014), en el cual analizan los patrones de diversidad para los vertebrados de México (incluidos los anfibios), y demuestran que el cambio de resolución espacial tiene efectos importantes sobre los valores de diversidad beta.

En el presente estudio se analizaron los patrones de diversidad para los anfibios del Altiplano Sur, una de las regiones menos exploradas del país. Para ello, se empleó un enfoque de análisis a tres resoluciones espaciales ($1/2^\circ$, $1/4^\circ$ y $1/8^\circ$). Además, se hace una comparación entre análisis basados en DPB y DSB, con ello se estudian los

efectos producidos tanto por la resolución espacial, así como por la fuente de datos utilizada en el análisis de los componentes de diversidad alfa y beta. Así mismo se utilizan modelos nulos para identificar patrones de diversidad. Además, se establece una perspectiva de análisis a múltiples resoluciones espaciales para identificar áreas de interés biológico. Se resalta la utilidad de la metodología de MDE para la reconstrucción de áreas de distribución de anfibios del Altiplano Sur como solución al problema de muestreo insuficiente característico de esta región.

1.4.MÉTODOS

1.4.1. Área de estudio

El área de estudio correspondió a la provincia biogeográfica de México Altiplano Sur (CONABIO, 1997; -97° 59' a -104° 38' longitud oeste, 19° 26' a 25° 39' latitud norte), con extensión geográfica de ~197,768 km² (Figura 12; CONABIO, 2001) y altitud entre 800 y 3,200 m. Esta forma parte de la región meridional del Desierto Chihuahuense, y fue definida como Altiplano Sur (Zacatecano-Potosino). Los climas predominantes son, el semiseco templado (BS1kw) y seco templado (BS0kw) (García, 1998), con precipitación media anual entre 100 y 1,000 mm (Cuervo-Robayo et al., 2014). Las comunidades de vegetación predominantes corresponden a los géneros: *Opuntia*, *Yucca*, *Mimosa*, *Acacia*, *Prosopis* y *Larrea*, característicos del matorral xerófilo (Rzedowski, 2006).

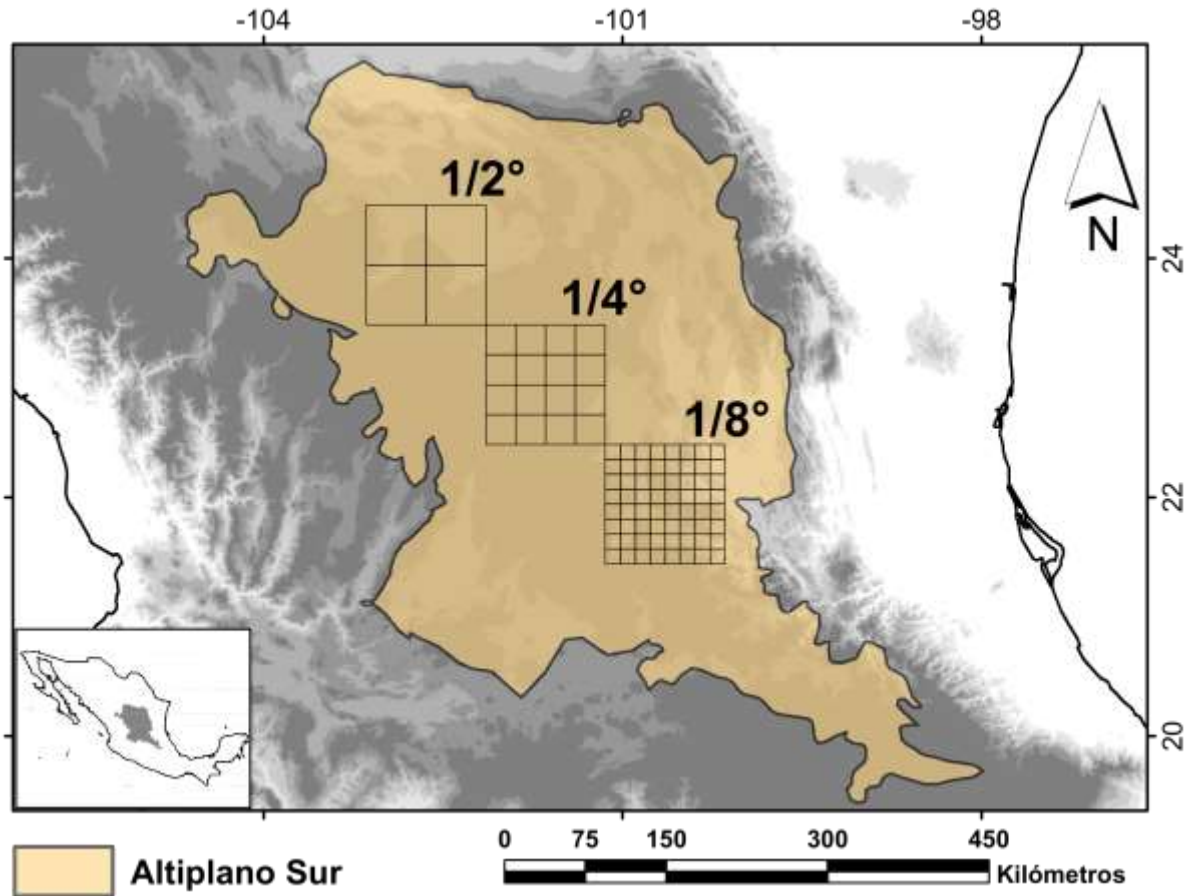


Figura 12. Área de estudio y representación de la malla para cada una de las tres resoluciones utilizadas en el análisis ($1/2^\circ$, $1/4^\circ$, $1/8^\circ$). El muestreo cubrió el área total (extensión) con una malla correspondiente a cada resolución como se describe en la metodología.

Para analizar los componentes de diversidad para los anfibios del Altiplano Sur, se utilizaron datos primarios de biodiversidad, correspondientes a registros de especies en museos de historia natural y bases de datos especializadas. Inicialmente, se generó una base de datos con 190,376 registros de 50 especies de anfibios con distribución potencial en el área de estudio. Estos fueron obtenidos a partir de consultas de colecciones biológicas y museos de historia natural disponibles en bases de datos nacionales e internacionales, tales como: Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB) de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO; www.gob.mx), el Global Biodiversity Information Facility (GBIF; www.gbif.org) y VertNet (www.vertnet.org). Posteriormente, se realizó un filtrado de la información enfocado en seleccionar las especies características de la

extensión de estudio. Estos registros fueron denominados datos primarios de biodiversidad (DPB) que se compararon con la segunda fuente de información, la cual se basó en datos de presencia correspondientes a mapas de distribución generados a partir de técnicas de modelado de nicho ecológico y sometidos a un postproceso en el cual se obtuvieron distribuciones de especies para el área de estudio, estos también son conocidos como datos secundarios de biodiversidad (DSB).

Para poder realizar una comparación entre DPB y DSB, se construyeron mapas de distribución de especies a partir de DPB mediante la metodología de MNE como se describe a continuación:

1. Se estableció un conjunto de variables ambientales (capas ráster continuas) consideradas relevantes para las especies de anfibios características del Altiplano Sur: a) información topográfica (USGS, 2001); índice del componente topográfico (CTI); b) edafológicas (Hengl et al., 2017); capacidad de intercambio catiónico (CEX); Fluvisoles (FLU) y pH. c) Climáticas (Fick y Hijmans, 2017): bio1 (temperatura media anual); bio2 (temperatura del rango diario); bio12 (precipitación media anual) y bio15 (estacionalidad de la precipitación). Las variables edáficas fueron re-muestreadas a un arco de segundo (~1 km) mediante el método bilineal, con la finalidad de obtener la misma resolución de pixel que el resto de las variables ambientales. Respecto a los puntos de presencia, se aplicaron filtros espaciales a distancias que van de 2.5 a 20 km (Cuadro 2), considerando aspectos biológicos y de historia natural para cada especie (e.g., capacidad de dispersión). Dichos filtros fueron utilizados para minimizar y eliminar problemas de multicolinealidad y autocorrelación espacial entre las variables de entrenamiento (capas ráster) y los datos de presencia dentro del área de calibración (M) para cada especie (Barve et al., 2011; Boria et al., 2014; Pearson et al., 2007). Después, fueron realizados modelos de nicho ecológico para cada especie con el algoritmo correlativo de máxima entropía, un método de aprendizaje automático basado en entorno. Por consiguiente, se aplicaron los siguientes criterios para el entrenamiento y selección de los MNE:

2. Se definió una M como área de entrenamiento considerando aspectos relevantes de historia natural para cada especie. Para ello, se utilizaron las ecorregiones

terrestres (Olson et al., 2001), mediante la delimitación geográfica basada en la intersección de los DPB con las ecorregiones, asumiendo que históricamente la especie a muestreado los ambientes existentes en dichas ecorregiones (Soberon y Peterson, 2005), esto se comprobó mediante la consulta de literatura especializada e historia natural de cada especie (Cuadro 3).

Cuadro 2. Registros para la calibración y validación, así como el radio de los filtros espaciales utilizados para generar los modelos de nicho ecológico para los anfibios del Altiplano Sur.

Especies	Registros usados	Filtro espacial (km)	Registros de calibración	Registros de validación	Registros totales
<i>Ambystoma velasci</i>	88	20	44	44	133
<i>Anaxyrus cognatus</i>	1201	20	601	600	162
<i>Anaxyrus compactilis</i>	186	20	93	93	274
<i>Anaxyrus punctatus</i>	1130	20	565	565	196
<i>Aquiloerycea cephalica</i>	160	10	80	80	484
<i>Chiropterotriton dimidiatus</i>	33	2.5	17	16	63
<i>Chiropterotriton multidentatus</i>	82	10	41	41	159
<i>Craugastor augusti</i>	247	20	125	122	269
<i>Dryophytes arenicolor</i>	705	20	371	334	108
<i>Dryophytes eximius</i>	332	20	166	166	108
<i>Dryophytes plicatus</i>	84	20	42	42	196
<i>Eleutherodactylus guttillatus</i>	44	8	28	16	68
<i>Eleutherodactylus verrucipes</i>	46	15	23	23	74
<i>Incilius occidentalis</i>	404	20	202	202	830
<i>Isthmura bellii</i>	138	20	69	69	248
<i>Lithobates berlandieri</i>	522	20	261	261	168
<i>Lithobates chiricahuensis</i>	244	20	122	122	339
<i>Lithobates montezumae</i>	226	20	113	113	385
<i>Lithobates neovolcanicus</i>	61	20	36	25	70
<i>Lithobates spectabilis</i>	124	20	62	62	228
<i>Rheohyla miotypanum</i>	128	20	64	64	382
<i>Sarcohyla robertsorum</i>	28	5	14	14	27
<i>Scaphiopus couchii</i>	1084	20	542	542	178
<i>Smilisca dentata</i>	-	-	11	11	11
<i>Spea multiplicata</i>	834	20	417	417	133

Cuadro 3. Especies características del Altiplano Sur. Estado de conservación de acuerdo a la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2017): preocupación menor (LC), casi amenazada (NT), vulnerable (VU), amenazada (EN). Norma Oficial Mexicana NOM-059 (SEMARNAT, 2010); Protección especial (Pr), amenazada (A). Distribución en México: endémica (E), no endémica (N).

Especie	IUCN	NOM-059	Distribución en México	Fuente
<i>Ambystoma velasci</i>	LC	Pr	E	1, 2, 3
<i>Anaxyrus cognatus</i>	LC		N	2, 4
<i>Anaxyrus compactilis</i>	LC		E	3
<i>Anaxyrus punctatus</i>	LC		N	2, 3, 4
<i>Aquiloeuzycea cephalica</i>	NT	A	E	5, 6
<i>Chiropterotriton dimidiatus</i>	EN	Pr	E	8
<i>Chiropterotriton multidentatus</i>	EN	Pr	E	2, 6, 8
<i>Craugastor augusti</i>	LC		N	2, 3
<i>Dryophytes arenicolor</i>	LC		N	2, 3
<i>Dryophytes eximius</i>	LC		E	2, 3
<i>Dryophytes plicatus</i>	LC	A	E	2, 3
<i>Eleutherodactylus guttilatus</i>	LC		N	2, 3, 4
<i>Eleutherodactylus verrucipes</i>	VU	Pr	E	2
<i>Incilius occidentalis</i>	LC		E	2, 3
<i>Isthmura bellii</i>	VU	A	E	2, 3
<i>Lithobates berlandieri</i>	LC	Pr	N	2, 5
<i>Lithobates chiricahuensis</i>	VU	A	N	3
<i>Lithobates montezumae</i>	LC	Pr	E	2, 3
<i>Lithobates neovolcanicus</i>	NT	A	E	2, 3
<i>Lithobates spectabilis</i>	LC		E	6
<i>Rheohyla miotympanum</i>	NT		E	2
<i>Sarcohyala robertsororum</i>	EN	A	E	7
<i>Scaphiopus couchii</i>	LC		N	2
<i>Smilisca dentata</i>	EN	A	E	9
<i>Spea multiplicata</i>	LC		N	2, 3, 4

Fuente: 1. Shaffer y McKnight (1996), 2 Lemos-Espinal et al. (2018), 3. Campos et al. (2015), 4. Castañeda-Gaytán (2012), 5. Manrique et al. (2014), 6. Ramírez-Bautista et al. (2010), 7. Hernández-Austria (2016), 8. García-Castillo et al. (2017), 9. Ávila-Villegas (2010).

3. Se realizó una evaluación de MNE para cada especie con el paquete MNEeval (Muscarella et al., 2014) en lenguaje de programación R (R Development Core Team, 2017). Esta metodología permite seleccionar el “mejor” modelo, mediante el criterio de información de Akaike corregido (AICc) que refleja la bondad de ajuste y la complejidad del modelo. Por lo tanto, el modelo con valor de AICc más bajo (i.e., $\Delta AICc = 0$) se considera el mejor; en general modelos con $\Delta AICc < 2$ cuentan con apoyo sustancial

(Burnham y Anderson, 2004; Muscarella et al., 2014; Warren y Seifert, 2011). Posteriormente, las parametrizaciones de los mejores modelos generados fueron replicados con la aplicación de escritorio MaxEnt versión 3.4.1 (Phillips et al., 2006), como se menciona a continuación: se realizaron 25 réplicas para cada especie y se utilizó la salida logística promedio. La replicación se realizó mediante Bootstrap (muestreo con reemplazo) y también se realizó una prueba de $n-1$ Jackknife para obtener la contribución de cada variable dentro del modelo. No se aplicó extrapolación, debido a que esta genera respuestas poco realistas y sin sentido biológico (Owens et al., 2013). Para todos los modelos generados se utilizó el 100 % de los datos de entrenamiento obtenidos después del filtrado espacial, los registros restantes fueron utilizados para la validación independiente, como se describe en el apartado cuatro (Cuadro 2).

4. Con el fin de seleccionar las parametrizaciones con mayor rendimiento, se realizó otro conjunto de MNE para cada especie mediante una parametrización LQT (Lineal, cuadrática y de umbrales) con los ajustes mencionados en el punto dos. Esta fue comparada con las salidas proporcionadas por la metodología ENMeval.

5. El conjunto de modelos generados mediante las parametrizaciones estimadas por ENMeval y LQT fueron validados mediante el área bajo la curva (AUC) a partir de curvas ROC (característica operativa del receptor) parciales. Esto debido a que las AUC generadas por la aplicación MaxEnt ponderan igual los errores de omisión y comisión, ese problema es solucionado mediante una modificación que genera curvas ROC de área parcial, de esta manera es considerada solo el área en el que el algoritmo realiza la simulación (Peterson et al., 2008; Lobo et al., 2008). Para todas las validaciones de MNE se utilizaron datos de presencia independientes (i.e., los datos de presencia restantes del primer filtrado espacial) (Cuadro 2), estos fueron filtrados posteriormente a $\sim 1 \text{ km}^2$. Las validaciones se realizaron mediante la interfaz de programación de aplicaciones (API) NicheToolbox (Osorio-Olvera et al., 2018) implementada en lenguaje R v. 3.4.3 (R Development Core Team, 2017).

6. Para la reconstrucción de mapas de distribución, se seleccionó el conjunto de MNE con mejor rendimiento en las validaciones ROC parcial (i.e., MNEeval sugeridas o

LQT). Para ello, las salidas de los modelos continuos fueron transformados a mapas booleanos (presencia/ausencia) mediante un umbral de “corte” correspondiente al percentil 10 presencia de entrenamiento. Este umbral de corte fue seleccionado debido a que valores inferiores de umbral sobreestiman la presencia de especies (Lira-Noriega et al., 2007), además; estos mapas fueron comparados con información de estudios especializados realizados por expertos. Después, cada mapa resultante fue ajustado bajo consideraciones basadas en la historia natural de cada especie (características del hábitat, rangos altitudinales, dispersión, entre otros; Cuadro 3). Este recorte reduce el error de comisión presente cuando es comparada la distribución real con el mapa de nicho ecológico de una especie (i.e., distribución potencial), ya que a menudo es poco e incorrectamente realizada (Lira-Noriega et al., 2007).

1.4.2. Construcción de matrices ausencia-presencia

Se definieron tres resoluciones espaciales para cada tamaño de celda: $1/2^\circ$, $1/4^\circ$ y $1/8^\circ$ ($\sim 2.93 \times 10^3 \text{ km}^2$, $\sim 7.31 \times 10^2 \text{ km}^2$ y $\sim 1.83 \times 10^2 \text{ km}^2$, respectivamente; Figura 12). Para cada resolución, se consideraron dos conjuntos de matrices de ausencia-presencia (MAP), derivadas de DPB y DSB; calculadas en ArcMap 10.5 (ESRI, 2016), basadas en la intersección de las celdas con la información distribucional de las especies. Las MAP consistieron en filas correspondientes a celdas y columnas a las especies. El primer conjunto de matrices se obtuvo a partir de los DPB ($n= 101,400$), mediante la asignación de los registros de presencias de especies en cada celda. Este conjunto de matrices contó con dimensiones de 84×23 , 204×23 y 393×23 para cada resolución ($1/2^\circ$, $1/4^\circ$ y $1/8^\circ$, respectivamente). Se sabe que este tipo de matrices cuentan con problemas de sesgo y muestreo insuficiente característico de las bases de datos de museos de historia natural, estos problemas aumentan a resoluciones bajas y disminuyen a altas resoluciones espaciales (Lira-Noriega et al., 2007). El segundo conjunto de MAP se obtuvo a partir del traslape de 23 mapas de distribución de especies (para el caso de dos especies, los MNE no cumplieron con los criterios de validación) con las resoluciones de celda mencionadas anteriormente. El segundo conjunto de matrices contó con dimensiones de 104×23 , 354×23 y $1,267 \times 23$ para cada resolución ($1/2^\circ$, $1/4^\circ$ y $1/8^\circ$, respectivamente). Debido a que las MAP basadas en DPB

contienen numerosas celdas bacías, se obtuvieron diferentes dimensiones para cada resolución del conjunto de MAP.

1.4.3. Componentes de diversidad

Los componentes de diversidad (alfa y beta) se calcularon para cada conjunto de MAP como se describe a continuación: inicialmente se calculó la riqueza específica de especies mediante el índice de Shannon-Weaver (H' ; Shannon, 1948; Spellerberg y Fedor, 2003; Magurran, 2004) definido como:

$$H' = - \sum_{i=1}^n (p_i * \ln p_i)$$

donde:

H' : es el índice de diversidad, p_i la proporción de cada especie en la muestra. Posteriormente, se aplicó una transformación del índice H' en números efectivos, como una medida correcta de la diversidad alfa (Jost, 2006), dicha medida fue calculada para cada celda en las matrices a tres escalas espaciales:

$$\exp \left(- \sum_{i=1}^n (p_i * \ln p_i) \right)$$

Para el caso de la diversidad beta, se utilizó el índice de Sørensen (1948) definido como:

$$\beta_{sør} = 1 - \frac{2a}{2a + b + c}$$

donde:

a : corresponde al número total de especies presentes en ambos cuadrantes,

b es el número de especies presentes en el cuadrante vecino, pero no en el cuadrante focal, y

c es el número de especies presentes en el cuadrante focal, ausentes en el cuadrante vecino.

Para el cálculo espacial de los componentes de diversidad mencionados anteriormente, se utilizó un radio de análisis de $1/2^\circ$ ($\sim 9.05 \times 10^3 \text{ km}^2$), calculados con la interfaz gráfica de usuario (GUI) Biodiverse 2.0 (Laffan et al., 2010).

1.4.4. Partición de los componentes de recambio y anidamiento de la diversidad beta.

Debido a que la diversidad beta puede reflejar dos fenómenos, el recambio espacial y anidamiento, que resultan de dos procesos opuestos (i.e., remplazo y pérdida de especies, respectivamente), se calculó el índice de disimilitud total de Sørensen ($\beta_{s\text{ør}}$), así como sus respectivos componentes, disimilitud de Simpson (β_{sim} = recambio) y anidamiento (β_{sne}) (Baselga, 2010). Estos, fueron calculados con el paquete “betapart” (Baselga y Orme, 2012) implementado en lenguaje de programación R v. 3.4.3 (R Development Core Team, 2017), debido a que permite la evaluación de patrones espaciales de diversidad beta mediante medidas de disimilitud que explican la heterogeneidad de la composición de múltiples sitios (Baselga y Orme, 2012). Para ello, se utilizó la función “beta.sample” y se realizó un muestreo aleatorio a partir de 500 muestras de 30 sitios para cada conjunto de MAP. De esta manera, se calculó la distribución de las medidas de disimilitud ($\beta_{s\text{ør}}$, β_{sim} y β_{sne}), con sus respectivas medias y desviaciones estándar (sd).

1.4.5. Modelos nulos

Para obtener un patrón libre de procesos con el cual comparar los resultados, se generaron asociaciones nulas de anfibios ($n= 1,000$) y se calcularon los “C-scores” (Stone y Roberts, 1990) para comparar los puntajes observados de lo esperado a una cola $\alpha=0.05$; $p < 0.05$. El C-score se define como $(R_i - S) \times (R_j - S)$.

Donde:

R_i y **R_j** representan el número total de presencia de especies *i* y *j*, respectivamente,
S: corresponde al número de presencias compartidas.

Los modelos nulos se realizaron para cada matriz con el algoritmo sim10 implementado en el paquete en R “EcoSimR” (Gotelli et al. 2015). Dicho algoritmo reorganiza aleatoriamente todos los elementos de la MAP; considerando las

restricciones del número de sitios y especies; por lo tanto, devuelve una MAP con las mismas dimensiones y relleno que la matriz de entrada. En este caso las restricciones fueron ponderadas al número de filas y columnas; es decir, todos los sitios tenían las mismas probabilidades de ser ocupados.

1.5. RESULTADOS

1.5.1. Registros de presencia

Se identificaron 25 especies de anfibios características de la región de estudio, estas especies fueron confirmadas de acuerdo a literatura especializada (Cuadro 3), lo que correspondió a 17,600 registros de presencia depurados (i.e., registros únicos, georeferenciados, solo ejemplares preservados en alguna colección o museo de historia natural). Del total de especies en la base de datos generada, 24 % estuvo representada por < 100 especímenes.

1.5.2. Modelado de nicho ecológico

La parametrización LQT obtuvo mejor rendimiento tras aplicar la validación de modelos mediante la prueba de ROC parcial (Figura 13). Los modelos generados para *C. augusti* y *L. neovolcanicus* mostraron los rendimientos más bajos de AUC parcial después de la validación, 1.14 ± 0.04 y 1.13 ± 0.10 (media \pm sd), respectivamente, por lo tanto, estas especies se descartaron en los análisis de diversidad. En general, todos los modelos restantes obtuvieron valores de AUC parcial > 1.20 . En contraste, al utilizar las parametrizaciones propuestas por la metodología MNEeval, los modelos mostraron valores de AUC parcial inferiores (1.40 ± 0.13 ; media \pm sd) y valores superiores de desviación estándar (0.10 ± 0.06 ; media \pm sd). Incluso, los valores de AUC observados y esperados resultaron inferiores (Figuras 13, a, b).

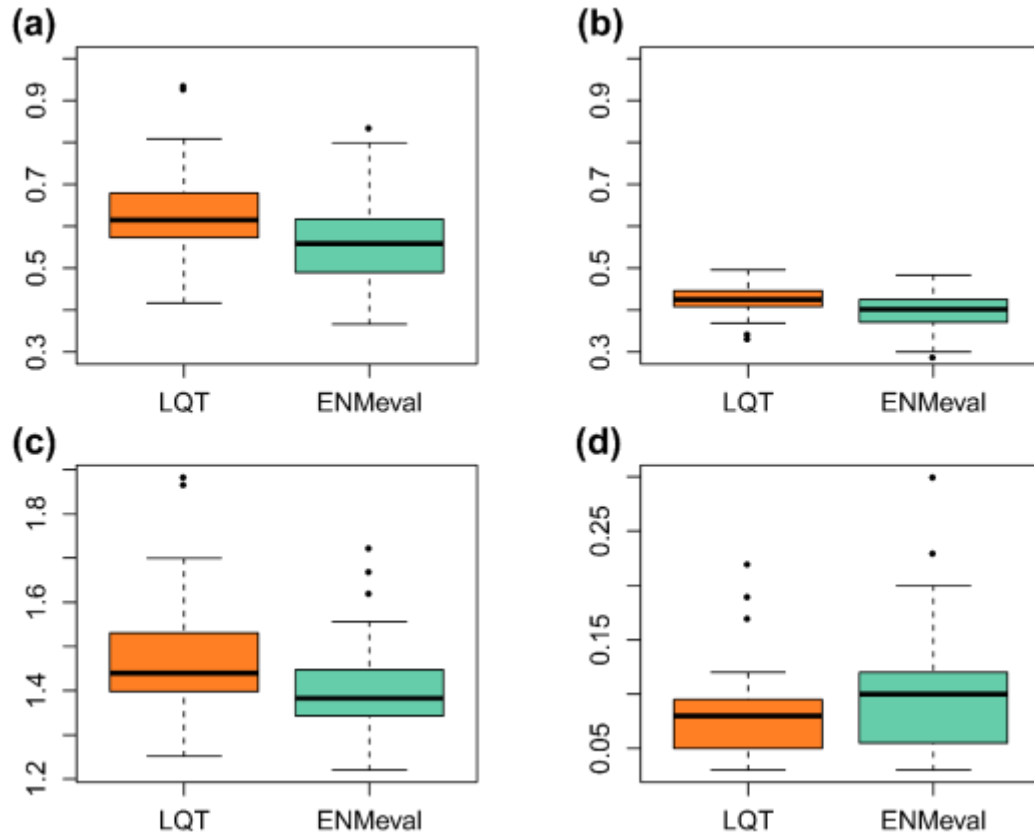


Figura 13. Gráficos de cajas para los valores de área bajo la curva (AUC) obtenidos mediante la construcción de curvas ROC (característica operativa del receptor) parciales a partir de los modelos de nicho ecológico generados para las parametrizaciones propuestas, evaluación de modelos de nicho ecológico (ENMeval) y lineal-cuadrático-umbral (LQ). a) AUC observado, b) AUC esperado, c) AUC parcial y d) desviación estándar (sd) de AUC.

1.5.3. Análisis de diversidad alfa y beta

Los análisis espaciales basados en DSB mostraron patrones de distribución alfa y beta más suavizados que al utilizar los DPB (Figuras 14 y 15). Los resultados indican concentraciones superiores de diversidad alfa a latitudes bajas y en la parte Este del Altiplano Sur (Figura 14). Este patrón resultó consistente cuando el análisis fue realizado a partir de los DPB, incluso conforme aumenta la resolución espacial. En general, los patrones espaciales indican que las zonas asociadas a cadenas montañosas poseen valores superiores de diversidad alfa para los anfibios del Altiplano Sur.

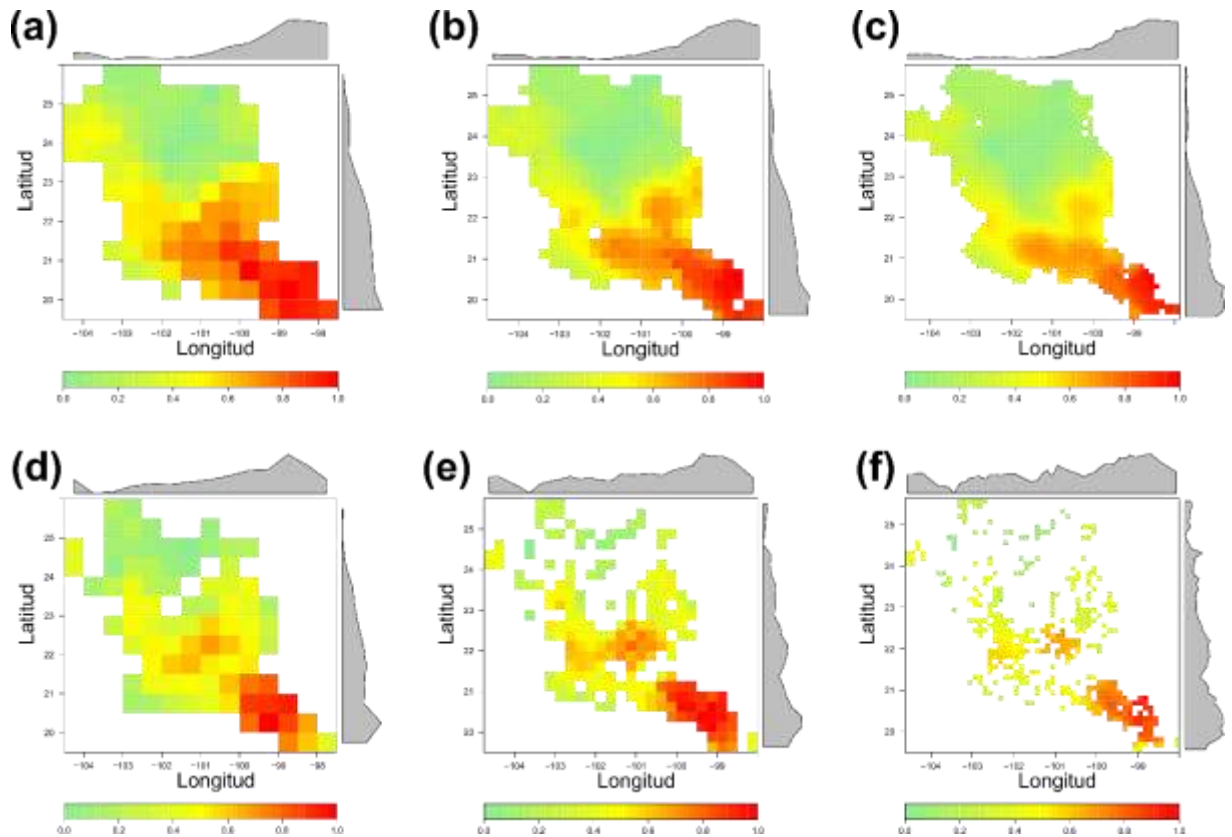


Figura 14. Mapas de diversidad alfa para los anfibios del Altiplano Sur. Análisis basados en modelos de nicho ecológico a tres resoluciones: a) $1/2^\circ$, b) $1/4^\circ$, c) $1/8^\circ$ y para datos primarios de biodiversidad a tres resoluciones d) $1/2^\circ$, e) $1/4^\circ$, f) $1/8^\circ$. El área gris corresponde a la densidad de valores longitudinales y latitudinales para cada resolución.

El componente beta indicó valores elevados a medida que aumenta la resolución espacial (Figura 15). De acuerdo a los análisis basados en MNE, este patrón fue visible para la parte central y Noreste del Altiplano Sur a resoluciones de $1/4^\circ$ y $1/8^\circ$, lo que contrasta con la resolución de $1/2^\circ$ (Figuras 15b, c, y a, respectivamente). Por lo contrario, los análisis basados en DPB no mostraron un patrón espacial consistente, sino que los valores de beta fueron superiores a medida que aumentó la resolución espacial (Figuras 15d-f). A diferencia de la diversidad alfa, la diversidad beta presentó variación espacial superior, la cual fue más evidente en el análisis basado en DPB.

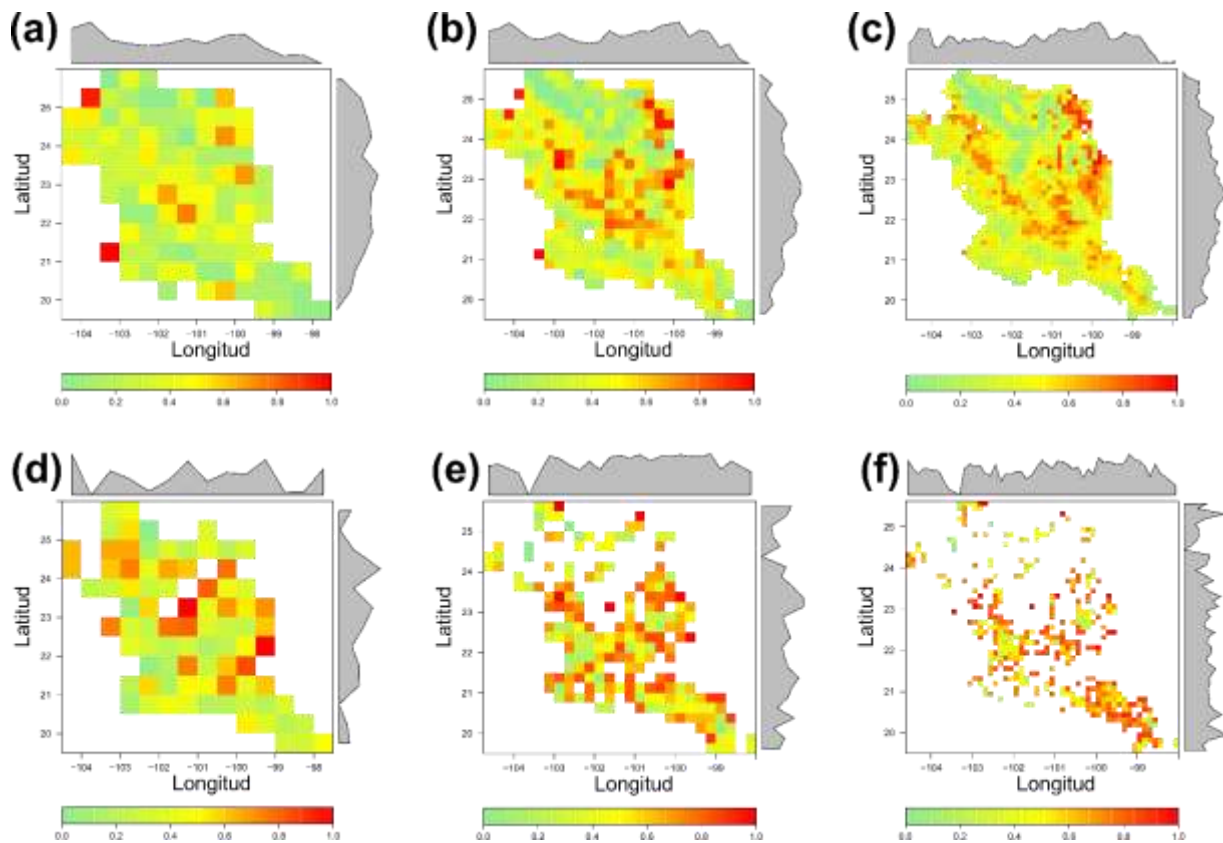


Figura 15. Mapas de diversidad beta para los anfibios del Altiplano Sur. Análisis basados en modelos de nicho ecológico a tres resoluciones: a) $1/2^\circ$, b) $1/4^\circ$, c) $1/8^\circ$) y para datos primarios de biodiversidad a tres resoluciones d) $1/2^\circ$, e) $1/4^\circ$, f) $1/8^\circ$. El área gris muestra la densidad de valores longitudinales y latitudinales para cada resolución.

De acuerdo a los resultados obtenidos, el aumento de la resolución espacial genera cambios en los componentes alfa y beta (Figuras 16 y 17). Los cálculos para las MAP a partir de DSB, subestiman alfa y sobrestiman beta; incluso, los valores de alfa también cambian cuando son calculados a partir de MAP aleatorizadas generadas mediante modelos nulos (Figura 16). Al utilizar DPB, se obtuvo una tendencia hacia la disminución de alfa; sin embargo, este patrón no fue consistente con lo esperado (Figura 16b). Por otra parte, se observó un patrón que indica el incremento de frecuencias para la diversidad alfa con el aumento de la resolución espacial, aunque para el caso de los valores promedio, estos tendieron a disminuir (Figura 16a y b). Los cálculos basados en DSB indican la disminución de alfa de manera más evidente, aunque este patrón no resultó consistente con lo esperado (Figuras 16c, d). Para el

caso de la diversidad beta, se observó una tendencia a incrementar de acuerdo al cambio de resolución espacial (Figura 17). Además, se obtuvieron valores superiores para beta a resolución fina (i.e., a $1/8^\circ$) y este patrón sí resultó consistente con lo esperado en los modelos nulos (Figura 17). Los valores de beta fueron superiores al utilizar DPB; en contraste con lo resultante a partir de los análisis basados en DSB (Figura 17). A partir de los resultados basados en los modelos nulos, se puede afirmar que las asociaciones de anfibios estudiadas no son aleatorias, además estos fueron diferentes ($p > 0.001$) a los resultantes a partir de las MAP originales (Cuadro 4).

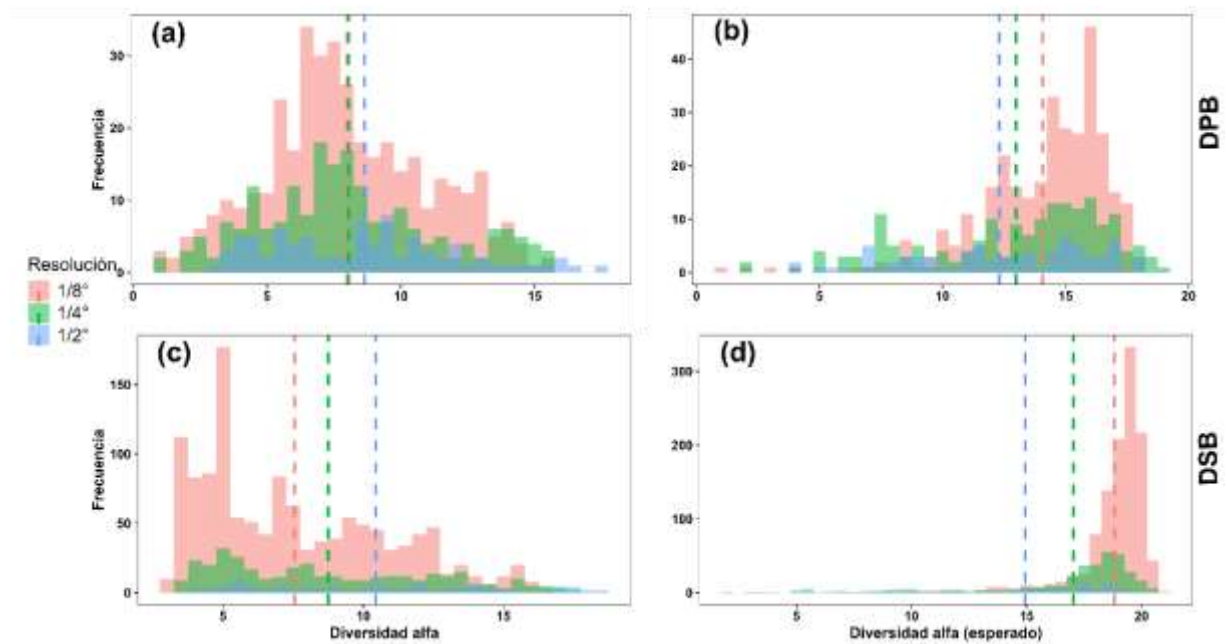


Figura 16. Histogramas para los valores de diversidad alfa, para los análisis basados en datos primarios de biodiversidad (DPB; a y b), y en datos de presencia secundarios derivados de modelos de nicho ecológico (DSB; c y d). Valores esperados calculados a partir de modelos nulos (b y d). En colores se muestran las tres resoluciones analizadas: azul ($1/2^\circ$), verde ($1/4^\circ$) y rojo ($1/8^\circ$). Las líneas punteadas representan los valores promedio para cada resolución.

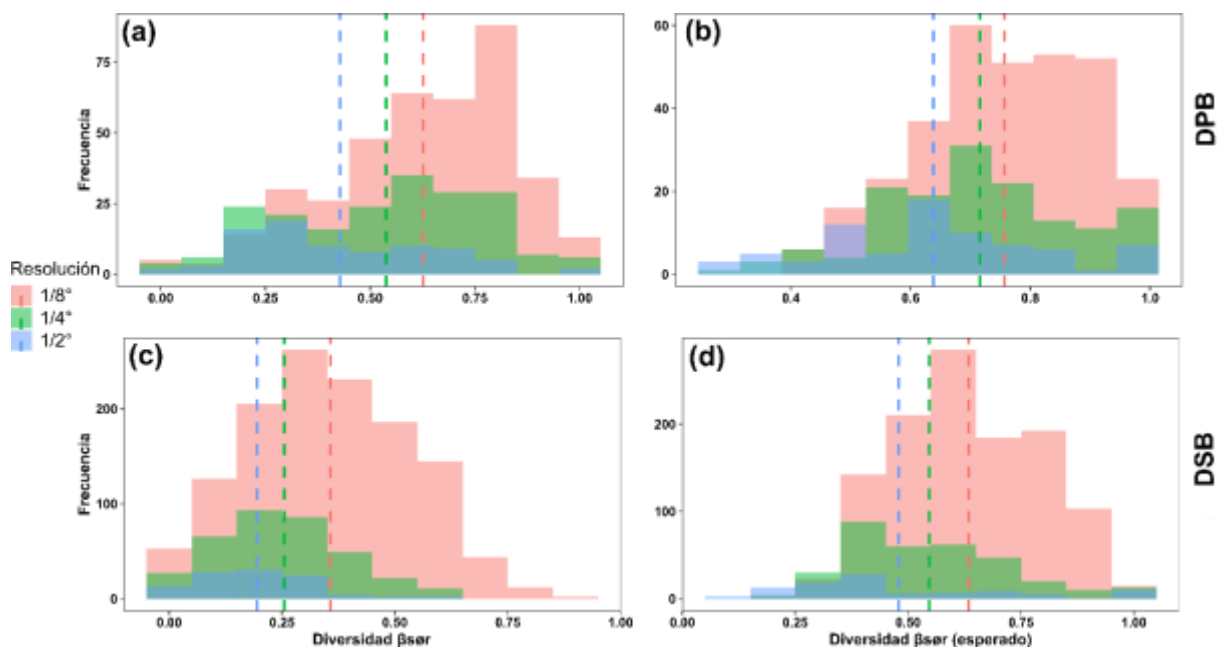


Figura 17. Histogramas para los valores de diversidad beta, para los análisis basados en datos primarios de biodiversidad (DPB; a y b), y en datos secundarios de presencia derivados de modelos de nicho ecológico (DSB; c y d). Valores esperados calculados a partir de modelos nulos (b y d). En colores se muestran las tres resoluciones analizadas: azul ($1/2^\circ$), verde ($1/4^\circ$) y rojo ($1/8^\circ$). Las líneas punteadas representan los valores promedio para cada resolución.

Cuadro 4. Modelos nulos de coocurrencia para matrices de presencia-ausencia basadas en: datos primarios de biodiversidad (DPB) y datos de presencia derivados de modelado de nicho ecológico (DSB) a tres resoluciones ($1/2^\circ$, $1/4^\circ$, $1/8^\circ$).

Modelos	Índice observado (media)	Índice esperado (media)	Error estándar del tamaño	p-valor (>)	
DOP	$1/2^\circ$	107.58	143.17	-4.4766	0.001
	$1/4^\circ$	380.32	489.96	-6.7049	0.001
	$1/8^\circ$	995.87	1164.1	-6.9201	0.001
DSB	$1/2^\circ$	229.57	307.45	-4.8303	0.001
	$1/4^\circ$	2625.1	3684	-11.322	0.001
	$1/8^\circ$	29195	44986	-27.914	0.001

En cuanto al análisis de partición de la diversidad beta, los componentes $\beta_{s\sigma r}$, β_{sim} y β_{sne} indicaron cambios a medida que aumenta la resolución espacial (Figura 18). Los resultados obtenidos indicaron valores superiores de $\beta_{s\sigma r}$ cuando el análisis se basó en DPB; en contraste, al utilizar DSB, los valores de $\beta_{s\sigma r}$ fueron inferiores (Figura 18).

Además, los patrones observados con el cambio de resolución espacial para los componentes de beta, resultaron consistentes con los patrones esperados en los modelos nulos (Figura 18).

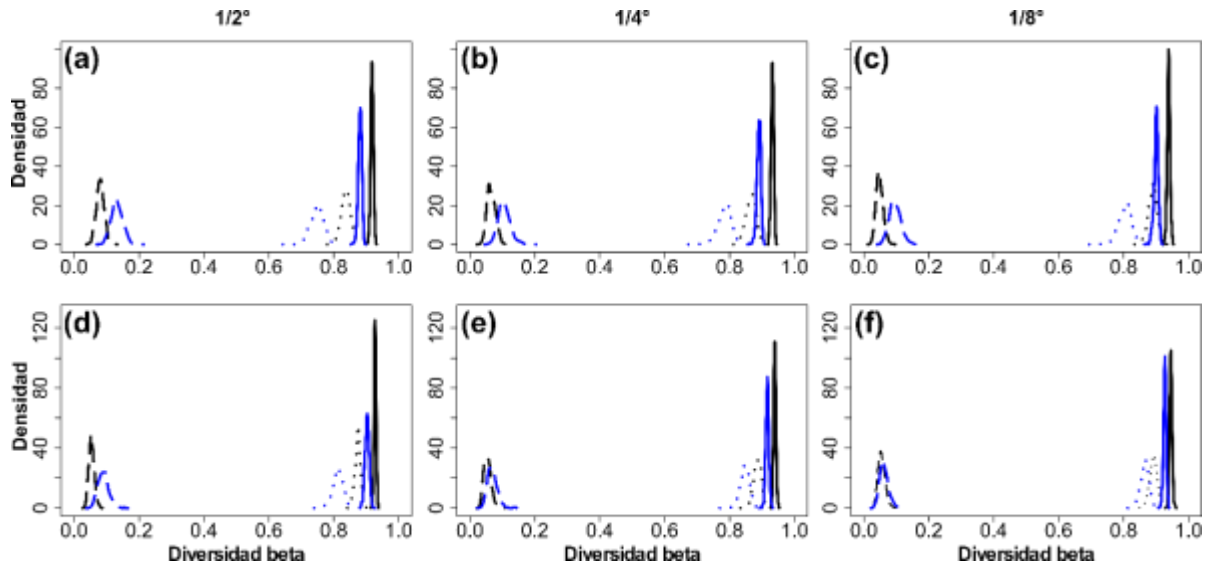


Figura 18. Partición de β_{sor} (línea sólida), β_{sim} (línea punteada) y β_{sne} (línea truncada) correspondiente a los análisis basados en datos primarios de biodiversidad (DPB; líneas negras) y datos de presencia derivados de modelos de nicho ecológico (DSB; líneas azules) a tres resoluciones (columnas, de izquierda a derecha: $1/2^\circ$, $1/4^\circ$, $1/8^\circ$). Análisis basados en los valores observados (a-c) y valores esperados a partir de modelos nulos (e-f).

1.6. DISCUSIÓN

Uno de los principales cuestionamientos en este estudio fue ¿cómo los componentes de diversidad cambian con respecto a la variación de la resolución a una escala fija de análisis espacial? Los resultados obtenidos confirman la hipótesis de que los patrones de diversidad alfa y beta cambian con la resolución espacial, y estos pueden ser dependientes de la fuente de datos (i.e., DPB o DSB). La diversidad alfa tiende a disminuir conforme aumenta la resolución espacial; sin embargo, el contraste entre DPB y DSB podría estar relacionado principalmente al muestreo insuficiente. No obstante, los análisis basados en MNE pueden resultar en estimaciones de riqueza que no están sesgadas negativamente, como ocurre con los análisis basados en DPB (Lira-Noriega et al., 2007). Sin embargo, dado que no se observó un patrón consistente con los resultados de los modelos nulos, esto sugiere que no existe un efecto claro de

la resolución sobre la diversidad alfa (Gotelli y Graves, 1996). También, lo anterior podría estar asociado a las características intrínsecas de la diversidad alfa, reflejadas en un patrón invariante de área (Lira-Noriega et al., 2007).

El componente beta incrementa a medida que los análisis se realizan a resoluciones finas, de manera más evidente al utilizar DPB. Resultados similares tuvieron Lira-Noriega et al. (2007) en un estudio para aves de México, y atribuyen un efecto dependiente del área para el componente beta. Así mismo, Olivier y Van Aarde (2014) observaron valores superiores de diversidad beta a medida que aumentan la resolución espacial en el análisis. Pese a la implementación de índices, y grupos taxonómicos diferentes, los patrones resultantes son consistentes, considerando que las medidas de diversidad beta para datos de ausencia/presencia deberían ser representados por valores entre cero y uno (Koleff et al., 2003). Desde una perspectiva macroecológica, los datos de presencia no transformados (i.e., DPB), pueden ser inadecuados para el análisis de la diversidad, debido a que las métricas de recambio están linealmente correlacionadas con la intensidad de muestreo (Guerin et al., 2018). En general, los análisis sobre la diversidad beta deben ser realizados a múltiples escalas, y contemplar la resolución espacial (Arita y Rodriguez, 2002; Olivier y Van Aarde, 2014). Asimismo, se debe considerar que algunos índices utilizados para calcular la diversidad beta pueden ignorar la identidad de las especies, debido a que esta refleja dos componentes (recambio y anidamiento); en ese sentido, la diferenciación de estos es crucial para dirigir correctamente la solución a problemas biogeográficos, ecológicos y de conservación (Baselga, 2010).

De acuerdo con los resultados del análisis de partición de la diversidad beta, se puede afirmar que los componentes $\beta_{s\sigma r}$, β_{sim} y β_{sne} también cambian en función de la resolución espacial, a pesar de haber sido realizados a escala fija. Los componentes $\beta_{s\sigma r}$ y β_{sim} aumentan y β_{sne} disminuye a resoluciones espaciales finas. Resultados similares han sido observados por Olivier y Van Aarde (2014); aunque, estos autores solo utilizaron DPB. No obstante, el análisis de la partición de los componentes de la diversidad beta puede aportar información relevante bajo una perspectiva ecológica. Por ejemplo, los aspectos relacionados a las condiciones ambientales (estacionalidad

de la temperatura, temperatura media anual, entre otros) pueden aportar información relevante para explicar la segregación geográfica y establecer cuáles podrían ser los patrones de dispersión que determinan la distribución (Neves et al., 2017). En este sentido, el uso de modelos nulos aporta información útil para apoyar hipótesis sobre los mecanismos y patrones ecológicos que pudieran dominar en las comunidades analizadas (Gotelli y Graves, 1996). Cabe destacar que los modelos nulos utilizados indican un patrón no aleatorio observado en la comunidad de anfibios analizada. Sin embargo, solo la diversidad beta mostró un patrón consistente con lo esperado en los modelos nulos generados. Esto sugiere que existe un proceso determinista posiblemente asociado al ambiente en el ensamble de anfibios a escala regional. No obstante, desde una perspectiva de dinámica de metapoblaciones, la distribución de los anfibios podría ser explicada por características reproductivas (e.g., sitios de reproducción) asociadas a procesos estocásticos y deterministas (Marsh y Trenham, 2001). Por lo tanto, estudiar los procesos que determinan la dinámica de poblaciones puede aportar información relevante para explicar los procesos asociados a la diversidad beta (Mi et al., 2016).

Finalmente, el hecho de que la diversidad alfa no indicara un patrón consistente con lo esperado mediante los modelos nulos, no permite atribuirlo a algún proceso ecológico en particular. En contraste, la diversidad beta es superior a resoluciones finas (i.e., $1/8^\circ$), este patrón aumenta considerablemente cuando los análisis son basados en DPB, debido a que existen áreas en las que no se ha muestreado. Sin embargo, estos hallazgos indican un patrón consistente con lo esperado de acuerdo a los modelos nulos generados; por lo tanto, existe evidencia positiva de algún mecanismo ecológico dominante. Por ejemplo, la idoneidad ambiental calculada a partir de MDE (en sentido correlativo).

1.7. CONCLUSIONES

El estudio de la biodiversidad requiere de múltiples enfoques que permitan una mejor comprensión de los procesos y problemas metodológicos asociados al análisis de datos. En este sentido, el MNE es una metodología crucial para analizar el efecto de la resolución espacial sobre los análisis de diversidad y contrastar con DPB. Para el caso de los análisis basados en DPB, el muestreo insuficiente resulta en el sesgo espacial, lo que hace muy difícil tener una perspectiva visual realista para posibles áreas de interés, tanto para la diversidad alfa como para beta. La diversidad beta depende de la resolución espacial, por lo que es sobreestimada a resoluciones finas; incluso, para los componentes, β_{sim} y β_{sne} . Por lo tanto, se pueden obtener resultados muy contrastantes que impactan directamente en los resultados. De manera que, los análisis sobre componentes de diversidad pueden ser artificiosos, se deben emplear con mucho cuidado; sobre todo, cuando son considerados para la toma de decisiones en la planeación de estrategias para la conservación y manejo de recursos naturales.

1.8. LITERATURA CITADA

- Arita, H.T., Rodriguez, P., 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography* 25, 541–550.
- Avila-Villegas, H., Flores de Anda, C., Lozano-Román, L.F., 2010. Distribución de la rana de madriguera (*Smilisca dentata*) en el estado de aguascalientes, México y nuevas perspectivas para su conservación. *Boletín la Soc. Herpetológica Mex.* 17, 55–60.
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S.P., Peterson, A.T., Soberón, J., Villalobos, F., 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecol. Modell.* 222, 1810–1819. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011

- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 134–143. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x
- Baselga, A., Orme, C.D.L., 2012. betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol. Evol.* 3, 808–812. doi:10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x
- Beck, J., Schwanghart, W., 2010. Comparing measures of species diversity from incomplete inventories: an update. *Methods Ecol. Evol.* 1, 38–44. doi:10.1111/j.2041-210X.2009.00003.x
- Boria, R.A., Olson, L.E., Goodman, S.M., Anderson, R.P., 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecol. Modell.* 275, 73–77. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2004. Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociol. Methods Res.* 33, 261–304. doi:10.1177/0049124104268644
- Campos, R.J.I., Flores, L.X., Lorenzo-Márquez, M.G., Pérez-Valera, B., Díaz-Flores, M.C., 2015. Herpetofauna de las sierras La Candela, Jerez de García Salinas y El Mastrante. Instituto Politécnico Nacional. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Informe final SNIB- CONABIO, proyecto No. JF226. México D. F.
- Castañeda-Gaytán, G., García-De la Peña, C., García-Vázquez, U.O., 2012. Diversidad y distribución de la herpetofauna de la sierra de Jimulco en la Reserva Ecológica Municipal Sierra y Cañón de Jimulco, Torreón, Coahuila. Universidad Juárez del Estado de Durango. Escuela Superior de Biología. Informe final SNIBCONABIO proyecto.
- CONABIO, 2001. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Curvas de nivel para la República Mexicana'. Escala 1:250000. Extraído del Modelo Digital del Terreno. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEG). México.

- Cuervo-Robayo, A.P., Téllez-Valdés, O., Gómez-Albores, M.A., Venegas-Barrera, C. S. Manjarrez, J., Martínez-Meyer, E., 2014. Precipitación anual en México (1910-2009), escala: 1:1000000. modificado por CONABIO (2015). México, D. F.
- Dávila, P., Del Coro Arizmendi, M., Valiente-Banuet, A., Villaseñor, J.L., Casas, A., 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodivers. Conserv.* 11, 421–442.
- ESRI, 2016. ArcGIS Desktop: Release 10.5 Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fernández-Badillo, L., Goyenechea, I.M., 2010. Anfibios y reptiles del valle del Mezquital, Hidalgo, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 81, 705–712.
- Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37. doi:10.1002/joc.5086
- Flores-Villela, O., Gerez, P., 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo, 2a ed. México.
- García, A., Solano-Rodríguez, H., Flores-Villela, O., 2007. Patterns of alpha, beta and gamma diversity of the herpetofauna in Mexico's Pacific lowlands and adjacent interior valleys. *Anim. Biodivers. Conserv.* 30, 169–177. doi:10.1016/0010-406X(69)91656-9
- García, E., 1998. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). "Climas" (clasificación de Köppen, modificado por García). Escala 1:1000000. México.
- García-Castillo, M.G., Rovito, S.M., Wake, D.B., Parra-Olea, G., 2017. A new terrestrial species of *Chiropetrotriton* (Caudata: Plethodontidae) from central Mexico. *Zootaxa* 4363, 489–505. doi:10.11646/zootaxa.4363.4.2
- Gotelli, N.J., Graves, G.R., 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press., Washington, D.C. doi:10.1007/s13398-014-0173-7.2

- Gotelli, N.J., Hart, E.M., Ellison, A.M., 2015. EcoSimR: Null model analysis for ecological data. R package version 0.1.0. <http://github.com/gotellilab/EcoSimR> doi:10.5281/zenodo.16522.
- Guerin, G.R., Andersen, A.N., Rossetto, M., van Leeuwen, S., Byrne, M., Sparrow, B., Rodrigo, M., Lowe, A.J., 2018. When macroecological transitions are a fiction of sampling: Comparing herbarium records to plot-based species inventory data. *Ecography (Cop.)*. 1–12. doi:10.1111/ecog.03607
- Hengl, T., De Jesus, J.M., Heuvelink, G.B.M., Gonzalez, M.R., Kilibarda, M., Blagotić, A., Shangguan, W., Wright, M.N., Geng, X., Bauer-Marschallinger, B., Guevara, M.A., Vargas, R., MacMillan, R.A., Batjes, N.H., Leenaars, J.G.B., Ribeiro, E., Wheeler, I., Mantel, S., Kempen, B., 2017. SoilGrids250m: Global gridded soil information based on machine learning. *PLoS ONE*. 12, 1–40. doi:10.1371/journal.pone.0169748
- Hernández-Austria, R., Lara-Tufiño, J.D., Cruz-Elizalde, R., Ramírez-Bautista, A., 2016. *Sarcohyala robertsororum* (Taylor, 1940). Reproduction. *Mesoamerican Herpetol.* 3, 708–710.
- IUCN, 2017. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 30 October 2017.
- Jost, L., 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113, 363–375. doi:10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x
- Jost, L., 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88, 2427–2439. doi:10.1890/06-1736.1
- Koleff, P., Gaston, K.J., Lennon, J.J., 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *J. Anim. Ecol.* 72, 367–382. doi:10.1046/j.1365-2656.2003.00710.x
- Koleff, P., Soberón, J., Arita, H.T., Dávila, P., Flores-Villela, Ó., Golubov, J., Halffter, G., Lira-Noriega, A., Moreno, C.E., Moreno, E., Munguía, M., Murguía, M., Navarro-Sigüenza, A.G., Téllez, O., Ochoa-Ochoa, L., Peterson, A.T., Rodríguez, P., 2008. Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies: en Capital natural

- de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México 323–364.
- Laffan, S.W., Lubarsky, E., Rosauer, D.F., 2010. Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography* 33, 643–647 (Versión 2.0). doi:10.1111/j.1600-0587.2010.06237.x
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Woolrich-Piña, G.A., 2018. Amphibians and reptiles of the state of San Luis Potosí, Mexico, with comparisons with adjoining states. *Zookeys* 2018, 83–106. doi:10.3897/zookeys.753.21094
- Leyte, M.A., Domínguez, L.M., 2014. Guía de los Anfibios y Reptiles de Charco Azul, Xichú, Guanajuato. ITESI, SHM A.C., y COATZIN, México, D. F.
- Lira-Noriega, A., Soberón, J., Navarro-Sigüenza, A.G., Nakazawa, Y., Peterson, A.T., 2007. Scale dependency of diversity components estimated from primary biodiversity data and distribution maps. *Divers. Distrib.* 13, 185–195. doi:10.1111/j.1472-4642.2006.00304.x
- Lobo, J.M., Jiménez-valverde, A., Real, R., 2008. AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 145–151. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring biological diversity*, Oxford: Blackwell. doi:10.1007/BF02426650
- Marsh, D.M., Trenham, P.C., 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conserv. Biol.* 15, 40–49.
- Mi, X., Swenson, N.G., Jia, Q., Rao, M., Feng, G., Ren, H., Bebbler, D.P., Ma, K., 2016. Stochastic assembly in a subtropical forest chronosequence: Evidence from contrasting changes of species, phylogenetic and functional dissimilarity over succession. *Sci. Rep.* 6, 1–10. doi:10.1038/srep32596
- Muscarella, R., Galante, P.J., Soley-Guardia, M., Boria, R.A., Kass, J.M., Uriarte, M., Anderson, R.P., 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent

ecological niche models. *Methods Ecol. Evol.* 5, 1198–1205. doi:10.1111/2041-210X.12261

Neves, D.M., Dexter, K.G., Pennington, R.T., Valente, A.S.M., Bueno, M.L., Eisenlohr, P. V, Fontes, M.A.L., Miranda, P.L.S., Moreira, S.N., Rezende, V.L., Saiter, F.Z., Oliveira-Filho, A.T., 2017. Dissecting a biodiversity hotspot: The importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. *Divers. Distrib.* 1–12. doi:10.1111/ddi.12581

Ochoa-Ochoa, L.M., Munguía, M., Lira-Noriega, A., Sánchez-Cordero, V., Flores-Villela, O., Navarro-Sigüenza, A., Rodríguez, P., 2014. Spatial scale and β -diversity of terrestrial vertebrates in Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 85, 918–930. doi:10.7550/rmb.38737

Ochoa-Ochoa, L.M., Rodríguez, P., Mora, F., Flores-Villela, O., Whittaker, R.J., 2012. Climate change and amphibian diversity patterns in Mexico. *Biol. Conserv.* 150, 94–102. doi:10.1016/j.biocon.2012.03.010

Olivier, P.I., Van Aarde, R.J., 2014. Multi-scale sampling boosts inferences from beta diversity patterns in coastal forests of South Africa. *J. Biogeogr.* 41, 1–12. doi:10.1111/jbi.12303

Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P., Kassem, K.R., 2001. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth. *Bioscience* 51, 933–938. doi:10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2

Osorio-Olvera, L., Vijay, B., Narayani, B., Soberón, J., Falconi, M., 2018. ntbox: From getting biodiversity data to evaluating species distribution models in a friendly GUI environment. R package version 0.2.5.4. <https://github.com/luismurao/ntbox>.

Owens, H.L., Campbell, L.P., Dornak, L.L., Saupe, E.E., Barve, N., Soberón, J., Ingenloff, K., Lira-Noriega, A., Hensz, C.M., Myers, C.E., Peterson, A.T., 2013. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental

- ranges on calibration areas. *Ecol. Modell.* 263, 10–18. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.04.011
- Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M., Townsend Peterson, A., 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *J. Biogeogr.* 34, 102–117. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x
- Peterson, A.T., Papeş, M., Soberón, J., 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol. Modell.* 213, 63–72. doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R., Anderson, R., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Araújo, M., 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions, en: *Ecological Modelling*. BioMed Central, pp. 231–259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- R Development Core Team, 2017. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0 <http://www.r-project.org>.
- Ramírez-Bautista, A., Hernández-Salinas, U., Mendoza-Quijano, F., Cruz-Elizalde, R., Stephenson, B.P., Vite-Silva, V.D., Leyte-Manrique, A., 2010. *Lista anotada de los anfibios y reptiles del estado de Hidalgo, México*, 1a ed. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México.
- Rodríguez, P., Soberón, J., Arita, H.T., 2003. El componente de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zool. Mex.* 89, 241–259.
- Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 504. doi:10.2307/1219727

- Sarukhán, J., Koleff, P., Carabias, J., Soberón, J., Dirzo, R., Llorente-Bousquets, J., Halffter, G., González, R., March, I., Mohar, A., Anta, S., de la Maza, J., 2009. Capital Natural de Mexico. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. doi:10.1017/CBO9781107415324.004
- SEMARNAT, 2010. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-list.
- Shaffer, H.B., McKnight, M.L., 1996. The Polytypic Species Revisited: Genetic Differentiation and Molecular Phylogenetics of the Tiger Salamander *Ambystoma tigrinum* (Amphibia: Caudata) Complex. *Evolution* (N. Y). 50, 417–433. doi:10.2307/2410811
- Shannon, C.E., 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Technical J.* 27, 379-423,623-656. doi:10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x
- Soberon, J., 1999. Linking biodiversity information sources. *Trends Ecol. Evol.* 14, 291. doi:https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01617-1
- Soberon, J., Peterson, T., 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodivers. Informatics* 2, 1–10. doi:10.1093/wber/lhm022
- Sørensen, T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *K. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Skr.* 5, 1–34.
- Spellerberg, I., Fedor, P., 2003. A tribute to Claude Shannon (1916–2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the 'Shannon–Wiener' Index. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12, 177–179. doi:10.1046/j.1466-822X.2003.00015.x

- Stone, L., Roberts, A., 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85, 74–79. doi:10.1007/BF00317345
- USGS, 2001. US Geological Survey, HYDRO1k elevation derivative database. USGS, Washington, D.C.
- Warren, D.L., Seifert, S., 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecol. Soc. Am.* 21, 335–342. doi:10.1890/10-1171.1
- Whittaker, R. H., 1972. Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon* 21, 213–251.
- Whittaker, R.H., 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains , Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30, 279–338. doi:10.1016/j.ejso.2011.11.007

2. CONCLUSIONES GENERALES

El objetivo principal de este estudio fue analizar la temporalidad de la estructura ambiental a escala local mediante el uso de sensores remotos, así como; los patrones de los componentes de diversidad alfa y beta a través de tres resoluciones espaciales ($1/2^\circ$, $1/4^\circ$ y $1/8^\circ$), a partir de datos primarios de biodiversidad y modelos de distribución basados en modelos de nicho ecológico para los anfibios en la región biogeográfica del Altiplano Sur. La precisión de las variables ambientales representa un recurso informativo relevante para estudiar la composición de anfibios en sitios de reproducción (escala local). Por otra parte, al estudiar extensiones de área amplias (escala regional), el modelado de nicho ecológico es una metodología útil, siempre y cuando, se tenga una justificación ecológico-evolutiva explícita y sin abandonar el conocimiento de historia natural de las especies. Los resultados obtenidos (desde una perspectiva local), referentes a la heterogeneidad ambiental, revelaron que existen patrones ecológicos donde la temporalidad espacial determina la composición de anfibios en sitios de reproducción. En contraste, este fenómeno muy difícilmente podría ser observado a una escala regional. No obstante, ambos enfoques se complementan y brindan información relevante para obtener así un estudio más completo. Lo anterior representa una aplicación muy útil para estudios involucrados en el manejo y conservación de los recursos naturales. Sobre todo, en la actualidad, donde se tienen inmensas fuentes de información, donde la incertidumbre generada por datos imprecisos y metodologías carentes de justificación biológica (e.g., ecológica, evolutiva), generan sesgos importantes, cuyos impactos negativos pueden afectar de diversas maneras a la biodiversidad. Por lo tanto, el estudio de la biodiversidad requiere de múltiples enfoques espaciales y temporales cruciales para obtener estimaciones realistas del estado de actual de los organismos.