



**CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y DE ESTUDIOS AVANZADOS DEL  
INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

**UNIDAD DE GENÓMICA AVANZADA**

Ensamble de comunidades de salamandras neotropicales

Tesis que presenta

Biól. Zeltzin Corina Rodríguez Ortíz

para obtener el Grado de

**Maestra en Ciencias**

en la Especialidad de Biología Integrativa

**Director de la Tesis:** Sean M. Rovito

Irapuato, Guanajuato

Marzo 2020

El presente trabajo se desarrolló en el Laboratorio de Genómica y Biodiversidad de Vertebrados en la Unidad de Genómica Avanzada del CINVESTAV Irapuato, bajo la dirección del Dr. Sean M. Rovito y con la asesoría de los doctores Rafael Montiel Duarte y Luis José Delaye Arredondo. Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca para estudios de maestría No. 829464 otorgada durante el periodo comprendido entre Marzo de 2017 a Mayo de 2019.

## AGRADECIMIENTOS

A mi tutor Sean Rovito por enseñarme a hacer las cosas bien aunque tomen más tiempo. Le agradezco el buscar conmigo un proyecto que fuera de mi interés y el acompañarme durante el aprendizaje de los métodos y temas nuevos.

A los doctores Rafael Montiel Duarte y Luis José Delaye Arredondo por su interés en el proyecto y aportaciones al mejoramiento del mismo.

Al Dr. Juan Luis Parra por recibirme en su laboratorio durante mi estancia académica, las discusiones que tuvimos sobre los alcances del proyecto fueron decisivas para la continuación de esta tesis. Le agradezco también por su hospitalidad y paciencia mientras escribimos algunos códigos.

Al Dr. Jean-Philippe Lessard, quien amablemente me compartió su código de los modelos nulos basados en procesos.

A los doctores Jorge Antonio Gómez Díaz y Fabricio Villalobos Camacho, cuyo curso de Ecología Numérica amplió mi visión acerca de los métodos y estudios de la ecología de comunidades.

Al Laboratorio de Genómica y Biodiversidad de Vertebrados, sobre todo a Jorge por los datos de mediciones, su ayuda con las patas y las discusiones continuas y a Mayela por todo el trabajo que realiza por nosotros. A Freddy, Paul, Julio, Hairo, Mari, Mizra y Chris por el excelente ambiente de trabajo, las discusiones, el apoyo y las salidas a campo.

# Índice general

RESUMEN .....	6
ABSTRACT .....	8
INTRODUCCIÓN .....	10
1.1 Ensamble de comunidades .....	10
1.2 Diversidad beta .....	12
1.3 Combinación de componentes en estudios de diversidad beta .....	15
1.4 Ensamble de comunidades de anfibios .....	17
1.5 Modelos nulos .....	17
1.6 Modelo de estudio .....	18
HIPÓTESIS .....	23
OBJETIVOS .....	23
Objetivo general .....	23
Objetivos específicos .....	23
MATERIALES Y MÉTODOS .....	24
Registros de Presencia .....	24
Caracteres morfológicos .....	24
Filogenia .....	27
Métricas de Diversidad Beta .....	28
Modelos nulos basados en procesos .....	29
Variables ambientales .....	30
Significancia de los valores observados .....	32
RESULTADOS .....	35
Registros de presencia .....	35
Patrones de Diversidad Beta .....	37
DISCUSIÓN .....	53
Patrones de $\beta D$ .....	53
Relevancia de los métodos .....	61
Características de las comunidades de Bolitoglossini .....	63
CONCLUSIONES .....	66
PERSPECTIVAS .....	67
REFERENCIAS .....	68

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Mapa de la distribución de los géneros de Bolitoglossini	20
<b>Figura 2.</b> Formas de las patas de salamandras	25
<b>Figura 3.</b> Riqueza de especies de las comunidades de Bolitoglossini	356
<b>Figura 4.</b> Análisis de componentes principales de los caracteres morfológicos con escala en las variables	36
<b>Figura 5.</b> Histogramas de los valores de disimilitud de los tres componentes de $\beta D$	37
<b>Figura 6.</b> $\beta D$ taxonómica alta de acuerdo al modelo de distancia Euclideana Q0 y Q75.	41
<b>Figura 7.</b> $\beta D$ taxonómica alta de acuerdo al modelo de precipitación Q0 y Q75.	43
<b>Figura 8.</b> $\beta D$ taxonómica alta de acuerdo al modelo de temperatura Q0 y Q75.	44
<b>Figura 9.</b> $\beta D$ filogenética alta de acuerdo al modelo de distancia Euclideana Q0 y Q75.	46
<b>Figura 10.</b> $\beta D$ filogenética alta de acuerdo al modelo de precipitación Q0 y Q75.	48
<b>Figura 11.</b> $\beta D$ filogenética alta de acuerdo al modelo de temperatura Q0 y Q75.	49
<b>Figura 12.</b> $\beta D$ funcional baja de acuerdo a los modelos de distancia Euclideana y temperatura Q0 y Q75.	51
<b>Figura 13.</b> $\beta D$ funcional alta de acuerdo al modelo de precipitación Q0 y Q75.	52
<b>Figura 14.</b> $\beta D$ filogenética baja del modelo nulo de precipitación cuantil 0. Principales barreras entre las regiones biogeográficas.	57

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Resumen estadístico de los tres componentes de $\beta D$	38
<b>Tabla 2.</b> Número de pares de comunidades con $\beta D$ alta y baja para cada modelo nulo en los diferentes componentes	39

## RESUMEN

El estudio de los patrones de diversidad y los procesos que los producen es fundamental para entender el origen y mantenimiento de la biodiversidad. El ensamble de comunidades, es decir el medio por el cual la composición de especies de una comunidad es determinada, está influenciado por diferentes procesos. En una escala local, la filtración ambiental e interacciones bióticas juegan un papel importante en el establecimiento de las comunidades, mientras que en una escala regional son la especiación, extinción y dispersión los procesos determinantes del ensamble de comunidades. La diversidad beta ( $\beta D$ ) es una forma de analizar los procesos involucrados en el ensamble de comunidades. La  $\beta D$  representa el cambio en la composición de especies entre comunidades y puede ser analizada en sus tres componentes (taxonómico, filogenético y funcional). El enfoque de las tres componentes de  $\beta D$  permite usar información de la identidad, historia evolutiva y funcionalidad ecológica de las especies. Las salamandras neotropicales (tribu Bolitoglossini) son un grupo rico en especies, de amplia distribución y con gran diversidad de morfologías por lo que son adecuadas para analizar los patrones de  $\beta D$  en búsqueda de determinar la importancia de los procesos ecológicos e históricos en el ensamble de sus comunidades. Se calculó la  $\beta D$  entre comunidades de 50 x 50 km distribuidas desde México a Panamá utilizando datos de presencia, filogenia y morfología de las especies de la tribu. Los valores observados de  $\beta D$  taxonómica, filogenética y funcional se compararon con modelos nulos basados en procesos. Esta clase de modelos nulos simulan comunidades aleatorias a partir de la delimitación del acervo de especies de acuerdo a algún proceso que tenga impacto en la distribución de las especies. Dos procesos fueron incorporados en los modelos nulos: dispersión (estimado con la distancia geográfica entre comunidades) y filtración ambiental (estimada con precipitación y temperatura). Las comunidades de salamandras neotropicales presentaron  $\beta D$  alta en los tres componentes. Los modelos nulos basados en procesos permitieron distinguir que los pares de comunidades con  $\beta D$  baja significativa se localizan en distancias cercanas o dentro de la misma región biogeográfica, a diferencia de los casos de  $\beta D$  alta cuyas comunidades pueden estar separadas incluso por barreras geográficas. Diferentes combinaciones de los patrones de  $\beta D$  taxonómica, filogenética y

funcional son discutidos junto con las propiedades de los organismos. Nuestros resultados sugieren que la dispersión juega un papel importante en el ensamble de comunidades de salamandras neotropicales (al menos en la escala regional analizada). Lo anterior responde a los numerosos casos de endemismo en Bolitoglossini, la reducida capacidad de dispersión de estos organismos y la presencia de barreras biogeográficas en la distribución de las salamandras neotropicales. Asimismo, se implementaron por primera vez en análisis de  $\beta D$  a los modelos nulos basados en procesos, los cuales enriquecieron la interpretación de los patrones observados.

## ABSTRACT

Studying diversity patterns and the processes that produce them is crucial to understanding the origin and maintenance of biodiversity. Community assembly (the procedure by which the species composition of a community is determined) is influenced by different processes. At local scale, environmental filtering and biotic interactions play an important role in community assembly, while on a regional scale the most important processes in community assembly are speciation, extinction and dispersal. Beta diversity ( $\beta D$ ) is an approach to analyze the processes involved in the assembly of communities. The  $\beta D$  represents the change in species composition between communities and can be analyzed in its three components (taxonomic, phylogenetic and functional). An approach using the three components of  $\beta D$  allows us to use information of the identity, evolutionary history and ecological functionality of species. The Neotropical salamanders (Bolitoglossini tribe) are a group rich in species with a wide distribution and high morphological diversity, making them a good model to assess the patterns of  $\beta D$  to determine the importance of ecological and historical processes in the assembly of their communities.  $\beta D$  was calculated between 50 x 50 km size communities distributed from Mexico to Panama using presence, phylogeny and morphology data of Bolitoglossini species. The observed values  $\beta D$  of taxonomic, phylogenetic and functional  $\beta D$  were compared with process-based null models. This class of null models simulates random communities based on the delimitation of the species pool according to some process that has an impact on the distribution of species. Two processes were incorporated into the null models: dispersal (estimated with the geographical distance between communities) and environmental filtering (with precipitation and temperature as proxies). Neotropical salamander communities showed high  $\beta D$  in all three components. The process-based null models made it possible to observe that the pairs of communities with significant low  $\beta D$  are located at close distances or within the same biogeographic regions, unlike the cases of high  $\beta D$  whose communities may be separated even by geographical barriers. Different combinations of taxonomic, phylogenetic and functional  $\beta D$  patterns are discussed along with the properties of organisms. Our results suggest that dispersal plays an important



role in the community assembly in Neotropical salamanders (at least on the regional scale analyzed). This is in agreement with the high degree of endemism in Bolitoglossini, their reduced dispersal capacity and the presence of biogeographic barriers in the distribution of Neotropical salamanders. In addition, process-based null models were implemented for the first time in  $\beta$ D analysis, which enriched the interpretation of observed patterns.

## INTRODUCCIÓN

### 1.1 Ensamble de comunidades

Un problema central en la ecología ha sido entender la importancia de los procesos que generan los patrones de diversidad y en específico la influencia de dichos procesos en el ensamble de comunidades (Kraft *et al.*, 2007; Cavender-Bares *et al.*, 2009; Baselga *et al.*, 2012). Una comunidad es un grupo de poblaciones que coexisten en espacio y tiempo y que pueden interactuar de manera directa o indirecta (Emerson, Gillespie, 2008). Según Mittelbach y Schemske (2015), el ensamble de comunidades es el medio por el cual la composición de especies de una comunidad es determinada. Bajo el enfoque de la hipótesis Gleasoniana, el ensamble de las comunidades está determinado por la autoecología de las especies, la distribución de recursos y hábitats y aspectos históricos que han moldeado el acervo de especies (Graves y Rahbek, 2005). Desde el punto de vista de los modelos de ensamble por competencia, son las interacciones y la explotación de recursos los procesos determinantes (Graves y Rahbek, 2005). Cavender-Bares *et al.* (2009) resumen que dentro del ensamble de comunidades, la composición y la diversidad, hay tres perspectivas en las que se pueden estudiar los factores: procesos ecológicos, históricos y estocásticos.

El ensamble de comunidades no es solamente una sucesión de pasos que determinan la composición de especies, sino el conjunto de procesos que están interactuando pero que sin embargo son distinguibles en diferentes escalas geográficas y temporales (Kraft *et al.*, 2015). El rol de cada uno de los procesos será reflejado en los análisis acorde a la escala en la que se estudie el ensamble de comunidades. Barton *et al.* (2013) mencionan que los ecólogos seleccionan escalas de muestreo que reflejen la biología de los organismos. En su trabajo, ellos resumen que factores como el aislamiento continental, los gradientes latitudinales y la composición de los hábitats actúan diferencialmente en escalas globales, regionales y locales (respectivamente).

Análisis en una escala local pueden identificar a la filtración ambiental y las interacciones bióticas como los procesos que actúan en la composición de las comunidades (Swenson, 2011a). La filtración ambiental se refiere a aquellas condiciones abióticas y bióticas que un

organismo debe tolerar para completar su ciclo de vida (Emerson y Gillespie, 2008). Este concepto asume que existe una distinción en la capacidad de los organismos para establecerse y persistir en un ciertos lugares, y que ciertos atributos fisiológicos podrían ser seleccionados en ambientes similares en diferentes regiones (Cavender-Bares *et al.*, 2009; Kraft *et al.*, 2015).

En una escala regional se pueden identificar a la especiación, extinción y dispersión como procesos que influyen en el ensamble de comunidades. La especiación y la extinción actúan directamente sobre el acervo de especies a partir del cual se formarán las comunidades; la especiación incrementa el número de especies mientras que la extinción lo disminuye (Emerson y Gillespie, 2008; Mittelbach y Schemske, 2015). La dispersión es un proceso que depende de la capacidad de los organismos y las barreras geográficas a las que se enfrenten (Lessard *et al.*, 2012a, Peixoto *et al.*, 2013). Tradicionalmente, la dispersión es el proceso que precede a la filtración ambiental e interacciones bióticas en el ensamble de comunidades, siendo que las especies se dispersan de un acervo regional a una comunidad local.

También hay procesos estocásticos como los que afectan la demografía (nacimientos, muertes y progenie) y los que provocan una deriva ecológica (cambios aleatorios en la abundancia de las especies e incluso extinciones locales debido a la disminución del tamaño de hábitat) que influyen en el ensamble de comunidades. Bajo este punto de vista las diferencias en las especies no se relacionan con sus interacciones o una especialización por hábitats ni tampoco con el ensamble de las comunidades (Cavender-Bares *et al.*, 2009; Vellend, 2010; Chase *et al.*, 2011).

En conclusión, el ensamble de comunidades responde a diferentes procesos que actúan sobre un acervo regional de especies a partir del cual se establecerán las comunidades. La importancia de dichos procesos en el ensamble de comunidades puede ser identificada de acuerdo a la escala del estudio: local (filtración ambiental e interacciones bióticas) o regional (especiación, extinción y dispersión). Sin embargo, los procesos anteriores no

siguen un orden de acción e incluso pueden estar interactuando en el ensamble de las comunidades.

## 1.2 Diversidad beta

El problema del ensamble de comunidades se ha abordado principalmente desde la riqueza de especies y la estructura de las comunidades, sin embargo, métricas diferentes como la diversidad beta ( $\beta D$ ) han sido reconocidas como oportunidades para entender la influencia de los procesos históricos y actuales en la diversidad observada (Baselga *et al.*, 2012).  $\beta D$  se conoce como el cambio en la composición de una comunidad entre sitios, o bien el grado de diferenciación entre comunidades (Whittaker, 1960; Baselga, 2010; Baselga *et al.*, 2012; Calderón-Patrón *et al.*, 2012). La  $\beta D$  puede dividirse en tres componentes que capturan información distinta acerca de los procesos que intervienen en el ensamble de comunidades: taxonómico, filogenético y funcional.

### 1.2.1 Diversidad beta taxonómica

Usualmente, los análisis que comparan las comunidades se basan en la composición de las especies, es decir únicamente el componente taxonómico de la  $\beta D$ . Estudios como el de Myers *et al.* (2013) permiten comparar las diferencias en el ensamble de comunidades entre regiones templadas y tropicales. Estos autores calcularon la  $\beta D$  de árboles en Bolivia y Missouri (zona tropical y templada, respectivamente) y reportaron un mayor recambio de especies entre las comunidades de la zona tropical comparado con el de la zona templada, siendo la limitación de la dispersión el proceso que explica el patrón en las comunidades en Bolivia y las condiciones ambientales las que tienen mayor peso en el ensamble de las comunidades en Missouri. Considerando que los mecanismos que están influenciando los patrones de las comunidades son detectados de manera diferencial de acuerdo a la escala geográfica (Wang *et al.*, 2015), existen trabajos como el de Ochoa-Ochoa *et al.* (2014) en el que reportan la  $\beta D$  en diferentes escalas y regiones para las comunidades de vertebrados terrestres de México. Los grupos de vertebrados muestran diferencias en los patrones de  $\beta D$ , específicamente, la herpetofauna (anfibios y reptiles) presentó los valores más altos de recambio en las cuatro regiones en que se dividió al país. El patrón de  $\beta D$  de anfibios y reptiles está relacionado con la poca capacidad de dispersión

de estos organismos, contrario a las aves, que tienen mayor capacidad de dispersión y valores de  $\beta D$  más bajos.

El análisis de la  $\beta D$  en función de la riqueza de especies ( $\beta D$  taxonómica) ignora información de la función del sistema y de la historia evolutiva de la comunidad, es decir considera a las especies como evolutivamente independientes y ecológicamente equivalentes (Swenson *et al.*, 2012; Jarzyna y Jetz, 2016). Los dos componentes restantes de la  $\beta D$  pueden solventar los inconvenientes anteriores y por lo tanto mejorar el análisis de los procesos involucrados en la diversidad.

### 1.2.2 Diversidad beta filogenética

La  $\beta D$  filogenética se define como la semejanza filogenética entre comunidades (Duarte *et al.*, 2014). El componente filogenético de la  $\beta D$  mide el cambio de las relaciones filogenéticas en el espacio como una función de gradientes ambientales y barreras geográficas (Graham y Fine, 2008). El interés de incorporar la información filogenética de las especies ha crecido por los avances en las metodologías. Graham y Fine (2008) reconocen que con el uso de filogenias y tasa de evolución de caracteres funcionales se puede evaluar cómo los procesos ecológicos y evolutivos influyen en la distribución de especies y caracteres en las comunidades. Además, este enfoque permite analizar la contribución de la historia evolutiva de las especies en el ensamble de comunidades (Kraft *et al.* 2007; Emerson y Gillespie, 2008).

La similitud filogenética entre comunidades o regiones depende de diferentes factores o procesos. Los patrones de  $\beta D$  filogenética representan procesos evolutivos como la adaptación de nicho y la separación de las comunidades por barreras geográficas (Saladin *et al.*, 2019). González-Caro *et al.* (2014) en su análisis sobre  $\beta D$  filogenética de comunidades vegetales encontraron que los patrones de  $\beta D$  y estructura filogenética respondían al cambio en condiciones ambientales, en particular de la precipitación, respondiendo a sus predicciones en las que comunidades con menores diferencias ambientales tendrían una menor disimilitud filogenética. En el campo de las comunidades vegetales, la  $\beta D$  filogenética se ha utilizado para conocer el rol de la especialización del

hábitat, la historia biogeográfica y los procesos evolutivos en el establecimiento de los patrones filogenéticos (Baldeck *et al.*, 2016).

En resumen, los patrones de  $\beta$ D filogenética incluyen información sobre similitud filogenética que se comparte entre regiones o comunidades, lo cual depende de su conexión en el pasado, los eventos de especiación y extinción de cada comunidad, los gradientes ambientales y dispersión de las especies.

### 1.2.3 Diversidad beta funcional

La  $\beta$ D funcional indica las diferencias que existen entre comunidades debido a caracteres medibles que representan la ecología y desempeño de los organismos (Bishop *et al.*, 2015).

El análisis de la disimilitud de la diversidad funcional entre comunidades ha sido reconocido como importante para dilucidar los procesos en el ensamble de comunidades. Inicialmente, la diversidad filogenética era vista como un *proxy* de la diversidad funcional (Swenson, 2011b). Sin embargo, para realizar inferencias sobre los procesos ecológicos es necesario conocer la señal filogenética que hay sobre los nichos de las especies (Wang *et al.*, 2013), aunque en realidad existen múltiples ejemplos en que la relación entre la filogenia y funcionalidad de las especies no es directa. La señal filogenética en los caracteres funcionales de las especies indica si las especies cercanamente relacionadas tienen similitudes en dichos caracteres; encontrar señal filogenética permite extender la interpretación de los patrones de diversidad filogenética a la diversidad funcional (Stegen *et al.*, 2012). Swenson (2011b), encontró correlación entre diversidad beta filogenética y funcional entre comunidades de árboles en India cuando la señal filogenética en los caracteres funcional era alta.

La  $\beta$ D funcional puede brindar luz acerca de la estructura y diversidad de las comunidades al alimentarse de caracteres morfológicos y/o fisiológicos que son indicativos de las estrategias ecológicas de las especies (Swenson *et al.*, 2011). Por ejemplo, Weinstein *et al.* (2014) encontraron  $\beta$ D funcional baja entre ensambles de colibríes de diferentes clados, patrón que puede ser provocado por convergencia en las características funcionales que ellos recabaron para representar aspectos de la fisiología, vuelo, alimentación y

comportamiento de las aves. En el caso de las plantas, los caracteres asociados con el reparto de recursos permitieron a Yang *et al.* (2015) identificar diferencias en los patrones de  $\beta$ D, siendo la  $\beta$ D funcional más alta que la  $\beta$ D filogenética porque la mayoría de los caracteres tenían una señal filogenética débil. La selección de caracteres es importante para poder determinar las diferencias entre comunidades y a partir de ellas la relevancia de los procesos ecológicos en el ensamble de comunidades. De otra forma, los caracteres podrían ser insuficientes para explicar el ensamble de las comunidades (Bishop *et al.*, 2015).

La composición de especies no indica por sí sola la similitud funcional entre comunidades. Uno de los trabajos pioneros en incorporar el componente funcional fue realizado por Swenson *et al.* (2011) en comunidades vegetales de Puerto Rico. Ellos encuentran que la  $\beta$ D funcional de los árboles aumenta con los cambios en elevación. Los autores atribuyen la disimilitud a que las características de las especies son más divergentes de lo esperado o a la variación fenotípica entre las poblaciones que conforman cada comunidad. Villéger *et al.* (2011) analizaron la diversidad en una perspectiva paleoecológica al comparar la riqueza y función de biotas bentónicas marinas en tres periodos de tiempo. El enfoque de espacio multidimensional que Villéger *et al.* (2011) desarrollaron (el cual sigue siendo utilizado para el análisis de  $\beta$ D funcional) les permitió observar que existe un aumento en la diversidad funcional de las biotas marinas y que la disimilitud entre las muestras de Cámbrico y Silúrico con las del presente es significativamente alta.

### 1.3 Combinación de componentes en estudios de diversidad beta

Ya que los componentes de la  $\beta$ D proveen diferentes vistas de los procesos ecológicos y evolutivos que estructuran las comunidades (da Silva *et al.*, 2014; Graham *et al.*, 2009), el número de análisis de  $\beta$ D donde se incorporan más de un componente ha aumentado. Bishop *et al.* (2015) estudiaron la  $\beta$ D taxonómica y funcional de comunidades de hormigas en un gradiente elevacional al sur de África. La disimilitud taxonómica entre las comunidades aumenta con la distancia, sin embargo, la  $\beta$ D funcional al ser comparada con un modelo nulo muestra que los patrones en la diferencia funcional son aleatorios, probablemente debido a que los caracteres que fueron analizados no están definiendo el

ensamble de dichas comunidades. Cilleros *et al.* (2016) analizaron la  $\beta$ D taxonómica y funcional de comunidades de peces de ríos en la Guyana Francesa y Francia, comparando los procesos que cambian entre ensamblajes tropicales y templados. El ensamble de las comunidades encontradas en la región tropical parece estar influenciado por la poca dispersión promoviendo un alto recambio de especies pero no así de funciones, mientras que en la región templada, el ensamble de las comunidades de peces se debe en mayor medida a la filtración ambiental que incrementa la  $\beta$ D funcional aunque el recambio de especies no sea alto.

El trabajo de Weinstein *et al.* (2014) es uno de los pocos que consideran los tres componentes de  $\beta$ D. Ellos analizaron las comunidades de colibríes encontradas en Ecuador y Colombia bajo una serie de combinaciones de los componentes para realizar hipótesis de los patrones ambientales y de dispersión que podían esperarse con dichas combinaciones de  $\beta$ D en sus tres componentes. Al incluir los tres componentes de  $\beta$ D compilaron datos de presencia de las especies, filogenia y una serie de caracteres morfológicos que analizaron con métricas de  $\beta$ D y luego compararon con modelos nulos. Los autores establecieron hipótesis sobre los patrones de distancia ambiental y geográfica que podían esperar entre las comunidades dados los valores de  $\beta$ D. Entre sus resultados reportan que cuando los tres componentes presentan valores altos (disimilitud de las comunidades); se debe a que las comunidades se encuentran aisladas y se han establecido con diferencias en las condiciones ambientales, este patrón fue el más común entre las comunidades analizadas. Además, reportan que la importancia relativa del ambiente y distancia geográfica varía entre los componentes de  $\beta$ D, siendo la distancia geográfica que separa a las comunidades de mayor relevancia para la  $\beta$ D taxonómica, lo que sugiere que la limitación de la dispersión podría influenciar la disimilitud de las comunidades.

Los componentes de  $\beta$ D capturan información relevante para el entendimiento de los procesos en el ensamble de comunidades. Los avances metodológicos han permitido un incremento en los estudios que consideran no solamente la diferencia en la composición entre comunidades sino también los datos filogenéticos y funcionales de las especies.



#### 1.4 Ensamble de comunidades de anfibios

Baselga *et al.* (2012) reconocen a los anfibios como un grupo que debido a sus restricciones fisiológicas permiten identificar el rol de los procesos en los patrones de distribución. En los trabajos sobre el ensamble de comunidades en anfibios, se han identificado relaciones entre los gradientes ambientales y la distancia entre comunidades como predictores del ensamble (da Silva *et al.*, 2014). Estudios como el de Saladin *et al.* (2019) permiten reconocer las diferencias en los procesos ecológicos y evolutivos en los patrones de  $\beta$ D filogenética entre vertebrados ectotermos y endotermos; mencionan que los ectotermos (anfibios y reptiles) presentan nichos ambientales reducidos y su capacidad de dispersión es menor con respecto a otros vertebrados como aves y mamíferos. Para entender los procesos ecológicos y evolutivos en el ensamble de comunidades se requiere que la unidad de estudio comprenda comunidades locales muestreadas en una extensión geográfica amplia (Lessard *et al.*, 2012b). Lo anterior, sumado a los requerimientos de los anfibios y la cantidad de datos morfológicos y evolutivos que los anfibios proporcionan, ubica a los anfibios como un modelo de estudio adecuado para el ensamble de comunidades.

#### 1.5 Modelos nulos

Los modelos nulos permiten determinar si los patrones en el ensamble de comunidades son diferentes de lo que se espera al azar. Generalmente se realizan simulaciones para formar comunidades con las que se pueden comparar las comunidades observadas. Las comunidades simuladas se construyen con la aleatorización de un acervo de especies, el cual es el conjunto de especies con el potencial de establecerse en una comunidad (Karger *et al.*, 2016). A pesar de que el correcto establecimiento del acervo de especies en los modelos nulos puede ser determinante para concluir sobre la importancia de los procesos, los modelos nulos comúnmente incluyen un acervo que se compone del total de especies del estudio o de una región, siendo que dichas especies no necesariamente tienen el potencial de formar parte de una comunidad dada (Kraft *et al.*, 2015).

Sin embargo, existe la alternativa de modelos nulos que permiten inferir la importancia de los procesos al incorporarlos en la construcción de las simulaciones además de incluir las

variaciones en el acervo de especies. Lessard *et al.* (2016) propusieron los modelos nulos basados en procesos como una herramienta en la que variables que representan algún proceso como la filtración ambiental y dispersión son utilizadas para delimitar los acervos de especies y con ellos dar un enfoque más realista en las comparaciones de modelos nulos con los patrones observados. Lessard *et al.* (2016) usaron este enfoque para inferir los procesos importantes en la estructura de comunidades de colibríes (diversidad alfa). El modelo nulo con temperatura como variable provocó más cambios en el número de comunidades con estructura más diferentes de lo esperado, identificando a la restricción térmica como el principal factor que determina la estructura de las comunidades de colibríes.

#### 1.6 Modelo de estudio

Plethodontidae es la familia más rica de salamandras y comprende el 64% del total de salamandras en el mundo con 478 especies (AmphibiaWeb, 2020). Se distribuye principalmente en dos regiones: el sureste de los Montes Apalaches en el este de Norteamérica y en las tierras altas de Mesoamérica (Kozak, 2017). Las especies de esta familia no tienen pulmones por lo que deben mantener su piel húmeda para realizar respiración cutánea provocando que la fisiología y comportamiento de estos organismos dependan en gran medida de las condiciones ambientales (Feder y Burggren, 1992; Heying, 2003). Las salamandras prefieren microhábitats húmedos y protegidos y mantienen un comportamiento nocturno (Pough *et al.*, 1992; Rome *et al.*, 1992; Shoemaker *et al.*, 1992). Este grupo de salamandras ocupa microhábitats diversos: acuáticos, semiacuáticos, fosoriales, terrestres, arborícolas y cavernícolas (Wake, 2009; Bruce, 2011). Las salamandras pletodóntidas tienen una baja capacidad de dispersión. Smith y Green (2005) revisaron las distancias máximas de dispersión de algunas salamandras entre ellas *Plethodon* (13 m) hasta *Eurycea* (600m).

Las filogenias actuales sugieren que Mesoamérica fue colonizada desde Norteamérica templada siendo las zonas montañosas más fáciles de colonizar (Wiens *et al.*, 2007). La estimación sobre la divergencia de las salamandras neotropicales y sus ancestros templados ubica este suceso hace 47 millones de años (Shen *et al.*, 2016). Las salamandras

pletodóntidas neotropicales se agrupan en un taxón denominado Bolitoglossini (tribu), dentro del cual Rovito *et al.* (2015) reconocen dos clados: Centroamericano (*Bradytriton*, *Cryptotriton*, *Dendrotriton*, *Nototriton*, *Nyctanolis* y *Oedipina*) y de México (o extendido; *Bolitoglossa*, *Chiropterotriton*, *Ixalotriton*, *Parvimolge*, *Pseudoeurycea* y *Thorius*). Ambos clados se dividieron hace cerca de 42 millones de años de acuerdo con las estimaciones de los mismos autores. *Bolitoglossa* es el género más diverso de Bolitoglossini y el de más amplia distribución, desde el norte de México hasta Brasil y Bolivia.

La tribu Bolitoglossini comprende 309 especies en 14 géneros, representando el 41% de la diversidad mundial de salamandras (AmphibiaWeb, 2020). La distribución de Bolitoglossini se extiende desde el noreste de México hasta el centro de Bolivia, incluye especies que se encuentran en sitios al nivel del mar y otras que alcanzan altitudes sobre los cuatro mil metros (Figura 1; Alberch, 1981; Wake, 2009; Rovito, 2017). La distribución de Bolitoglossini en Mesoamérica ha sido dividida por Rovito *et al.* (2015) en seis áreas: Sierra Madre Oriental (México), Eje Volcánico Transversal (México), tierras altas del sur de México, Bloque Maya (México, Guatemala y Belice), Bloque Chortís (Guatemala, El Salvador, Honduras y Nicaragua) y Bloque Chorotega (Nicaragua, Costa Rica y Panamá), las principales barreras entre estas áreas son el Istmo de Tehuantepec, el sistema de fallas Motagua–Polochic y la depresión de Nicaragua (Figura 1). Dos géneros de Bolitoglossini se distribuyen desde el este del Canal de Panamá en la región de Sudamérica (Figura 1).

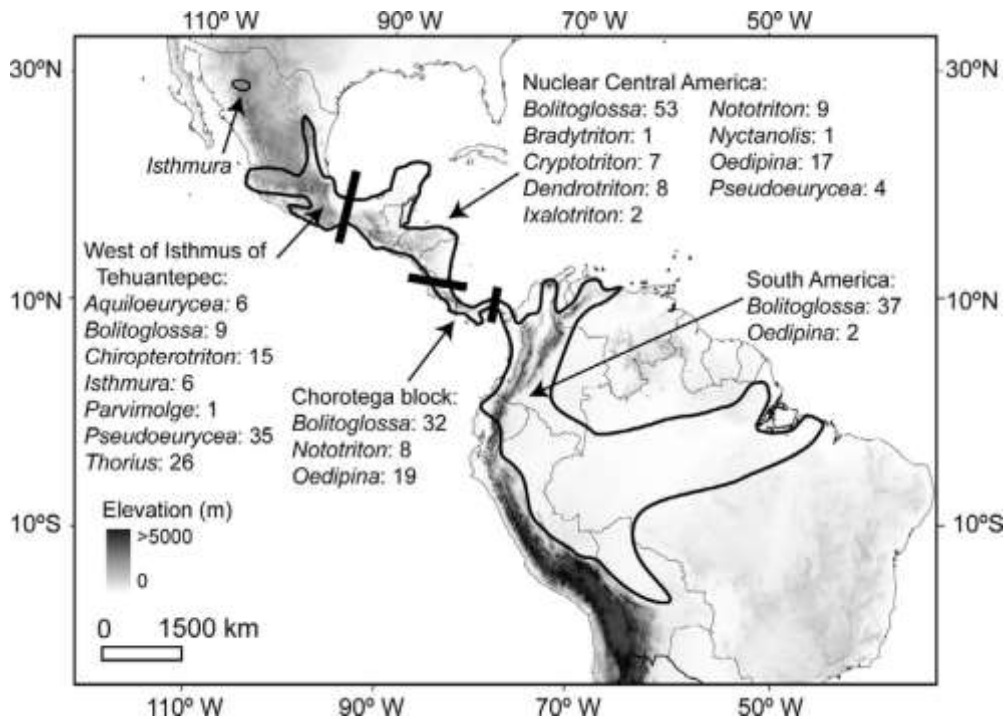


Figura 1: Mapa de la distribución de los géneros de Bolitoglossini. Figura de Rovito *et al.* (2015).

Los estudios sobre las comunidades de salamandras apulmonadas se han centrado en ensambles (conjunto de especies de un género en simpatria), sobre todo en el este de Estados Unidos. Bruce (2011) resume que los ensambles de *Desmognathus* van de dos a seis especies coexistentes; para *Plethodon*, Adams (2007) menciona que se sabe que sus ensambles se conforman por más de cinco especies. En el este de Norteamérica, hay comunidades compuestas por hasta 13 especies de cinco géneros diferentes (Kozak *et al.*, 2009). Kozak *et al.* (2009) encontraron que en comunidades de Plethodontidae en el este de Norteamérica los clados de *Desmognathus*, *Plethodon* y Spelerpini presentan morfologías similares (más de lo que se esperaría bajo un modelo nulo). El ambiente de los montes Apalaches (en el este de Norteamérica) ha permitido la coexistencia de múltiples especies que habitan en el bosque, márgenes y dentro de las corrientes de agua (Bruce, 2011). Se ha propuesto que los ensambles de especies del mismo género en Plethodontidae se han generado mayormente por las interacciones que las especies desarrollan en la comunidad; aun así, otros aspectos como la historia geológica y

ambiental, la dispersión y las interacciones bióticas con otros organismos pueden afectar la construcción de los ensamblajes (Bruce, 2011).

El patrón de riqueza de las comunidades de salamandras plelodóntidas cambia en el oeste de Norteamérica y en la región tropical. Las especies en las zonas templadas pueden tener rangos de distribución amplios mientras que en las zonas tropicales la mayoría de las especies están separadas en rangos elevacionales y geográficos más limitados (Wake *et al.*, 1992; Bruce, 2011). A pesar del gran número de especies neotropicales, la riqueza de especies por comunidad (o en simpatria) es menor a la reportada para la región este de la distribución templada de Plethodontidae con un aproximado de 5–6 especies (Wake y Lynch, 1976). Wake *et al.* (1992) reportaron la composición de las comunidades de salamandras dentro de cinco transectos elevacionales en México y Guatemala. Los transectos abarcaron en conjunto altitudes desde el nivel del mar hasta más de 4000 m y la longitud de los transectos varió entre 50–150 km. Señalan que sus transectos comparten pocas especies a excepción del de Chiapas y Guatemala-Pacífico que están separados por la menor distancia entre los transectos estudiados.

A diferencia de las salamandras de regiones templadas, todas las especies de Bolitoglossini tienen desarrollo directo y solo existe una especie acuática: *Pseudoeurycea aquatica* (Wake *et al.*, 1992). Entre las especies de salamandras neotropicales, las diferencias en morfología indican la preferencia por el microhábitat. Wake *et al.* (1992) discuten que hay una diferenciación en la morfología y microhábitats de las especies, por ejemplo, *Ixalotriton* tiene patas alargadas que le proporcionan una capacidad inusual de rápido movimiento, utiliza superficies verticales como troncos y rocas. Los mismos autores reconocen que en el gradiente elevacional se pueden identificar patrones en la morfología y hábitat de las salamandras: las especies más terrestres se distribuyen en elevaciones altas, en las tierras bajas son las especies principalmente arborícolas y fosoriales, y en las alturas medias hay especies que viven dentro y debajo de troncos y en bromelias.

Los estudios acerca de las comunidades de salamandras neotropicales se han concentrado en la caracterización de las especies que las conforman (Wake y Lynch, 1976; Wake, 1987;

Wake *et al.*, 1992; García-París *et al.*, 2000), pero ninguno ha evaluado la similitud entre ellas. En trabajos como el de Adams (2007) y Bruce (2011) se ha analizado la co-ocurrencia de las especies en transectos o localidades definidas, y las conclusiones provienen de la comparación de la estructura local con modelos nulos para descartar alguna de las hipótesis del ensamble de comunidades (neutral o por competencia o nicho). Al usar pseudocomunidades para comparar los ensambles de *Plethodon*, Adams (2007) se dio cuenta de que las simulaciones con acervos de especies completos es algo irrealista porque muchas especies están separadas geográfica y ecológicamente por lo que en su trabajo separó acervos de especies por provincias fisiográficas para realizar sus simulaciones.

La implementación de modelos nulos basados en procesos no se ha realizado en análisis de  $\beta$ D. Conjuntar el análisis de  $\beta$ D y modelos nulos adecuados puede proporcionar una gran oportunidad para entender los procesos que han establecido las comunidades de Bolitoglossini, un grupo que debido a sus requerimientos para sobrevivir, la distribución que ocupan en la región neotropical y la riqueza de especies y formas se muestra como un buen modelo para dicho fin. El interés de este proyecto se centra en determinar qué procesos se han involucrado en el ensamble de las comunidades de las salamandras neotropicales, haciendo uso de una novedosa metodología al evaluar los tres componentes de  $\beta$ D entre comunidades de Bolitoglossini a lo largo de su distribución haciendo uso de modelos nulos basados en procesos.

## HIPÓTESIS

Debido a las restricciones fisiológicas de las salamandras, estos organismos dependen de ciertas condiciones ambientales para sobrevivir. Por lo que se espera que la filtración ambiental sea el proceso más relevante en el ensamble de comunidades de las salamandras neotropicales.

## OBJETIVOS

Objetivo general

Identificar la importancia de los procesos de dispersión y filtración ambiental en el ensamble de comunidades de salamandras neotropicales.

Objetivos específicos

1. Recabar datos de morfología y registros de presencia de especies de salamandras neotropicales.
2. Evaluar la diversidad beta filogenética, taxonómica y funcional entre pares de comunidades en la distribución de las salamandras de Bolitoglossini.
3. Distinguir patrones de  $\beta D$  significativa utilizando modelos nulos basados en diferentes procesos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Registros de Presencia

Los datos de presencia de las especies de Bolitoglossini se obtuvieron del trabajo de nuestro grupo y de VertNet ([www.vertnet.org](http://www.vertnet.org)) en donde se conjuntan bases de datos públicas. Las localidades fueron revisadas para que coincidieran con la elevación reportada de las especies y aquellas para las que no se tenía confianza fueron descartadas. Algunos especímenes obtenidos de VertNet fueron georreferenciados usando la elevación de la localidad y Google Earth.

Las salamandras neotropicales se distribuyen desde México a Bolivia, en dicha extensión se probaron cuadrículas de celdas de 10 x 10, 20 x 20 y 50 x 50 km usando ArcMap versión 10.3 y QGIS versión 2.18.13. Sobre las cuadrículas se graficaron los registros de presencia de las especies. Se eligió el tamaño de 50 x 50 km porque así se capturó el mayor número de especies para el estudio manteniendo una escala local (Yang *et al.*, 2015). Solamente las celdas (en adelante 'comunidades') con tres o más especies fueron seleccionadas para los análisis de diversidad beta.

### Caracteres morfológicos

Las salamandras neotropicales presentan una gran variedad de formas y ocupan diversos hábitats. Para estimar la diversidad beta funcional se seleccionaron rasgos morfológicos que podrían indicar el papel ecológico que juegan las especies. La longitud hocico-cloaca y el largo de la cola y patas son potenciales indicadores del tipo de hábitat que ocupan las salamandras (Hillman *et al.*, 2009; Wake, 2009). El ancho y largo de la cabeza podrían indicar el tamaño de las presas del individuo (Adams y Rohlf, 2000). Los caracteres anteriores también se reconocen por capturar la mayor variación en la forma del cuerpo (Baken y Adams, 2019). La extensión de la membrana interdigital de las patas se relaciona con la capacidad de escalar (Jaekel y Wake, 2007; Adams y Nistri, 2010; Salvidio *et al.*, 2015; Adams *et al.*, 2017; Baken y Adams, 2019).

Se midieron dos índices para estimar la cantidad de membrana interdigital. El primero, la sinuosidad como fue descrita en el trabajo de Jaekel y Wake (2007); se calcula como el



perímetro de la pata desde la punta del primer dígito a la punta del quinto dígito dividida entre el diámetro o ancho de la pata. El valor mínimo de sinuosidad ( $\pi/2$ ) corresponde a una pata con membrana interdigital completa cuando la pata es ancha como en *Bolitoglossa*. Sin embargo, en patas estrechas como en *Oedipina*, el valor de sinuosidad será mayor a  $\pi/2$  a pesar de que los organismos tengan una pata completamente palmeada porque la forma de la pata no asemeja un semicírculo (Figura 2). Para estimar la cantidad de membrana en patas estrechas se midió el porcentaje de membrana interdigital (FA/TA) obtenido dividiendo el área de la pata (*foot area*, FA) entre el área total de la pata (*total area*, TA). Este parámetro toma valores cercanos a 1 cuando la membrana es completa y valores alrededor de 0.5 indican una menor membrana interdigital. Ambas mediciones fueron tomadas para todos los individuos de las especies del análisis de  $\beta$ D funcional.

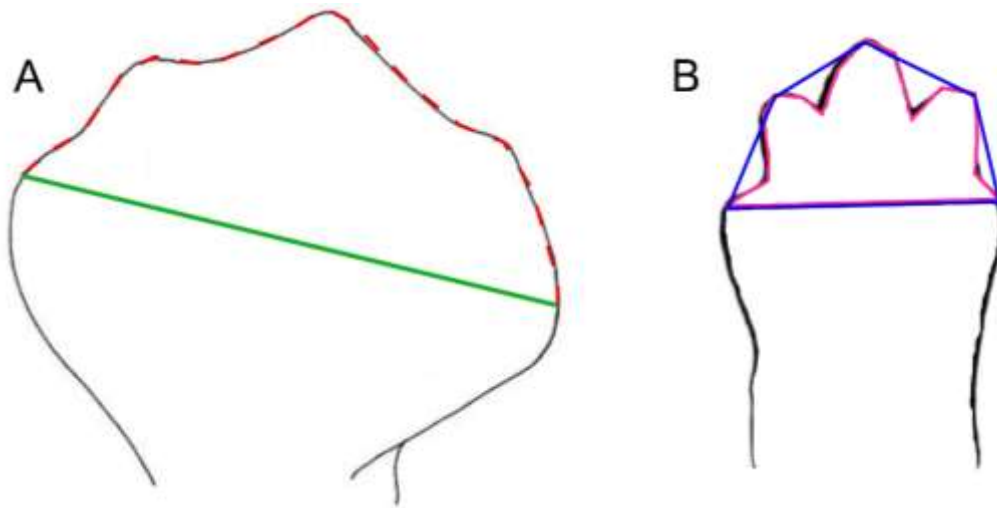


Figura 2. Dos formas distintas de patas de salamandras. La pata de *Bolitoglossa* (A) se asemeja a un semicírculo, mientras que la pata en *Oedipina* (B) con membrana interdigital, ocupa una extensión menor a un semicírculo debido a que es más angosta. Se muestran áreas y longitudes utilizadas en la estimación de la membrana interdigital: ancho de la pata (en verde), distancia entre la punta del dígito uno y cinco (en rojo), área de la pata (FA; en rosa) y el área total que podría ocupar la pata (TA; en azul).

Las mediciones se realizaron en los especímenes de la colección del laboratorio y de museos (AMNH, ANSP, CRE, CVULA, EBUAP, FMNH, IBH, KUMNH, LACM, MCZ, MVZ, NMW, QCAZ, SMF, UCR, UF, ULABG, UMMZ, UIMNH, USNM, UTA) por otros miembros del laboratorio usando vernier. La medición de la sinuosidad de la membrana interdigital se hizo a partir de fotografías de la pata derecha de los especímenes en el programa Icy versión 2.0.1.0 (Chaumont *et al.*, 2012). Con la intención de incrementar el número de especies con datos morfológicos se revisaron los artículos de descripciones de las especies de donde se obtuvieron mediciones para 90 especies más, cuyos especímenes están depositados en diversos museos (AMNH, BM, CNHM, FMNH, MCZ, SMF, UIMNH, UMMZ, USNM, ZSZMNH, abreviaturas consultadas en <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/Museum-abbreviations>).

Se mantuvieron las mediciones que fueran suficientes para el análisis de  $\beta$ D funcional al considerar que algunos de los caracteres tienen una fuerte correlación entre sí. La longitud de la extremidad delantera se descartó por la fuerte relación que tiene con la longitud de la extremidad trasera ( $r$  de Pearson = 0.995). De esa forma la cantidad de especies con casos completos de mediciones aumentó y los cálculos de diversidad beta funcional se benefician de la información. Para reducir el número de caracteres morfológicos se realizó un análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés). Los dos primeros componentes principales fueron seleccionados como nuevas variables para el cálculo de la  $\beta$ D funcional, de acuerdo con sus requerimientos como se podrá leer más adelante.

Se recolectaron mediciones para más de 2500 especímenes provenientes de museos, descripciones previas y los ejemplares colectados por el grupo de trabajo. Este conjunto de datos está limitado por la cantidad de especímenes que cuentan con mediciones morfológicas por lo que la  $\beta$ D funcional es la que tiene la menor cantidad de datos aún con el esfuerzo que se hizo para encontrar más mediciones de las descripciones. Cabe destacar que, para algunas especies, no se conocen más ejemplares que aquellos con los que se describió la especie e incluso hay especies que no se han visto en décadas.

## Filogenia

La filogenia usada en este estudio incluye todas las especies de Bolitoglossini para las cuales se tienen las secuencias mitocondriales de citocromo b y/o la subunidad 16S del ribosoma. La filogenia contiene 286 especies, tres de ellas de los géneros *Hemidactylum*, *Eurycea* y *Batrachoseps* como grupos externos. Las secuencias se alinearon usando MUSCLE v.3.8 (Edgar, 2004) con los parámetros default. Los genes mitocondriales se dividieron a partir de los mejores modelos de sustitución y esquemas de partición obtenidos con el programa PartitionFinder v2 (Lanfear *et al.*, 2012).

El árbol filogenético ultramétrico se estimó con RAxML restringiendo su topología al árbol de especies de Rovito *et al.* (2015). Eso se hizo para mantener las relaciones entre especies encontradas en el estudio de Rovito *et al.* (2015), el cual usó más loci por especie, pero solamente para una porción de las especies del presente estudio. Posteriormente se corrió BEAST (versión 1.7.4), con la partición seleccionada, un reloj relajado lognormal para cada partición y un árbol Yule como prior. Debido a que no se cuenta con fósiles de salamandras neotropicales, la calibración de la filogenia se hizo considerando el tiempo de divergencia de *Hemidactylum* y *Batrachoseps* + Bolitoglossini, datado en 53 millones de años. Los análisis de BEAST se corrieron por 50 000 000 de generaciones, muestreando cada 10 000 generaciones y eliminando las primeras 1000 muestras como *burn-in* al estimar el árbol consenso. La filogenia fue podada para incluir únicamente las especies presentes en las comunidades seleccionadas.

Para realizar los cálculos de  $\beta D$  se construyeron matrices de comunidades donde se concentran las observaciones de las especies en cada sitio o comunidad, con las especies como columnas y los sitios en las filas de la matriz. Se generaron dos matrices en R, una con el total de especies y comunidades del estudio y otra con la fracción de comunidades de las especies con información de morfología. Las matrices de comunidades para los análisis de  $\beta D$  taxonómica y filogenética incluyeron 227 especies en 107 comunidades. Después de recuperar las especies con mediciones completas, la matriz de comunidades de  $\beta D$  funcional cubrió 91 especies en 64 comunidades.

## Métricas de Diversidad Beta

Existen múltiples métricas para calcular  $\beta D$ . Para este proyecto se buscaron aquellas métricas que consideran la composición de especies y no la riqueza, porque el número de especies entre dos comunidades puede ser el mismo sin que la identidad de las especies se comparta (Rosabal *et al.*, 2016). Las métricas que dependen de la proporción de especies compartidas entre las comunidades comparadas evitan artefactos por diferencias en la riqueza de las comunidades. (Koleff *et al.*, 2003; Moura *et al.*, 2017). Para el caso de datos de presencia-ausencia se puede utilizar cualquier índice de disimilitud (Koleff *et al.*, 2003). Para medir la disimilitud entre comunidades se calculó el índice de Sorensen con el paquete de R betapart (Baselga *et al.*, 2017). Este índice junto con el de Simpson y Jaccard han sido utilizados ampliamente en la literatura del análisis de las diferencias de las comunidades (Weinstein *et al.*, 2014; Baselga y Leprieur 2015; Peixoto *et al.*, 2017). Los índices de disimilitud toman valores entre 0 y 1, donde 0 refleja que las comunidades son iguales mientras que 1 que ambas son completamente diferentes.

La  $\beta D$  filogenética se calculó usando PhyloSor, un índice análogo al de Sorensen, ya que considera la proporción de la longitud de las ramas compartidas entre comunidades (Bryant *et al.*, 2008; Peixoto *et al.*, 2013). Este índice toma valores cercanos a uno para indicar que las comunidades tienen solo una pequeña proporción de ancestría compartida hasta cero que corresponde a comunidades compuestas por los mismos taxa. Moura *et al.* (2017) así como otros autores (Weinstein *et al.*, 2014 Guevara *et al.*, 2016) han utilizado PhyloSor para medir el recambio filogenético entre comunidades.

El cálculo de la  $\beta D$  funcional se basa en el volumen de la intersección de envolturas convexas (*convex hull* en inglés) en un espacio funcional de múltiples dimensiones. Básicamente lo que realiza este análisis es calcular la envoltura convexa que agrupa todas las características de las especies en una comunidad y encontrar la intersección con la envoltura convexa de otra comunidad, todo esto ocurriendo en un espacio con número de dimensiones igual al de los caracteres funcionales usados. El algoritmo requiere que el número de puntos por comunidad sea estrictamente mayor al de dimensiones, es por eso que siendo tres el número mínimo de especies por comunidad, los dos primeros

componentes principales del PCA de los caracteres morfológicos se trataron como las dimensiones en el análisis de  $\beta$ D funcional. Todos los cálculos de los componentes de diversidad beta se realizaron en R con las funciones del paquete betapart (Baselga *et al.*, 2017).

Modelos nulos basados en procesos

La finalidad del uso de modelos nulos es preguntar cuál es la distribución de los valores esperados de  $\beta$ D cuando el ensamble de comunidades es aleatorio mientras se conservan otras propiedades como la riqueza de las especies en cada comunidad. Posteriormente la distribución del modelo nulo permite responder si los valores observados son diferentes al modelo nulo y cuánto (Chase *et al.*, 2011; capítulo 14, Vellend *et al.*, 2011).

Los modelos nulos basados en procesos (Lessard *et al.*, 2012b, 2016) parten de la premisa de que los acervos de especies comunes que incluyen el total de especies del estudio no son realistas o no representan lo que ocurre en la naturaleza. Este es un problema que se puede comprender de manera teórica, sin embargo, nosotros lo detectamos en la práctica (al igual que Adams, 2007). Ya que el conjunto de especies que conforman Bolitoglossini es amplio y se concentran en números reducidos en cada comunidad o unidad de área como la que nosotros utilizamos, cuando ese acervo se utilizó por completo en la construcción del modelo nulo, las comunidades simuladas presentaron disimilitud total entre ellas para la mayoría de los pares, sin que se obtuviera una distribución contra la cual comparar las observaciones.

Los modelos nulos comunes se alimentan del acervo de especies regional, el cual consiste típicamente en el total de las especies dentro del estudio. Cuando esto ocurre, la diferencia entre los valores observados y el modelo nulo se puede interpretar como un patrón que ocurre en escala más amplia (Lessard *et al.*, 2012b). El modelo nulo basado en procesos permite usar un acervo delimitado por un proceso que se cree está influyendo en la composición del acervo, es decir que el acervo de especies está constituido por las especies con mayor probabilidad de estar en un ensamble dado cierto proceso.

Para delimitar el acervo regional se pueden utilizar el *dispersion field*. El *dispersion field* de una celda “focal” se define como el conjunto de otras celdas con las que comparte al menos una especie y es una de las formas de conocer el acervo de especies disponible para cada comunidad. La lógica detrás de este método es que si dos celdas comparten una especie, las demás especies de una de las celdas podrían estar en la otra. Por lo tanto, todas las especies en las celdas del *dispersion field* podrían estar en la celda focal.

Una vez que el *dispersion field* ha quedado establecido, los modelos nulos incluyen la probabilidad de las especies de pertenecer a una comunidad con base en algún proceso. Para esto se puede usar cualquier variable que brinde información acerca de las especies como rango geográfico, capacidad de dispersión o preferencias de hábitat, características que representan algún proceso que intervenga en el ensamble de comunidades (Karger *et al.*, 2016). La delimitación de los acervos de especies de Bolitoglossini de manera más realista ecológicamente, podría permitir interpretar los patrones de  $\beta D$  en una escala menor, a partir de un modelo nulo que no refleja lo esperado al azar sino “lo esperado bajo un modelo particular del mundo” (Colwell y Winkler, 1984).

#### Variables ambientales

Para determinar el papel de las condiciones ambientales en el ensamble de las comunidades de Bolitoglossini se incluyó a la temperatura del trimestre más húmedo del año y la precipitación del mes más húmedo (WorldClim variables bio8 y bio13 respectivamente; Hijmans *et al.*, 2005) como variables en la construcción de modelos nulos. Se eligieron ambas variables para representar la filtración ambiental actuando sobre las especies, considerando que las salamandras neotropicales son dependientes tanto de la humedad y temperatura en el ambiente para su actividad (Wake, 1987). En salamandras de la familia Plethodontidae el forrajeo sucede cuando hay un aumento en la humedad del ambiente (Marshall y Camp, 2006) por lo que la precipitación durante el mes más húmedo del año podría ser más informativa que la del promedio anual, así como la

temperatura del trimestre donde se espera mayor actividad de los organismos podría ser una variable más relevante para incluir.

Usando QGIS (versión 2.18.13) se extrajeron los valores de las variables climáticas de todo registro individual de las especies dentro de cada celda. Con la mediana de los valores de precipitación y temperatura de cada comunidad se calculó la diferencia en los valores de cada par de comunidades y se generaron matrices de disimilitud entre celdas. Además de las variables ambientales se calculó la distancia Euclidiana entre coordenadas de las comunidades para formar parte de los modelos nulos. Todos los valores de disimilitud se transformaron para expresarse en probabilidad de similitud con la siguiente fórmula:

$$Xi = \frac{Xmax - Xi}{Xmax}$$

donde Xi es cada uno de los valores de similitud y Xmax el valor máximo de la matriz.

Para realizar los modelos nulos basados en procesos, primero se delimitó el acervo de especies de cada comunidad usando su *dispersion field* (explicado antes). El acervo de especies de una comunidad “focal” contiene todas las especies dentro de su *dispersion field*. Después, se seleccionó una comunidad dentro del *dispersion field* basado en una distribución de probabilidad de la similitud de las comunidades del *dispersion field* con la focal. Los procesos que elegimos para delimitar los modelos nulos de salamandras neotropicales fueron la capacidad de dispersión de las especies estimado con la distancia geográfica entre comunidades y la temperatura y precipitación como variables que reflejan las condiciones ambientales preferidas por las especies. Entonces, bajo el proceso de dispersión las comunidades más cercanas a la focal tienen mayores probabilidades de ser seleccionadas, mientras que las variables de temperatura y precipitación seleccionan comunidades con valores similares a la comunidad focal en dichas variables.

Posteriormente se muestreó aleatoriamente una especie de la comunidad seleccionada (de manera implícita hay una ponderación por las especies de acuerdo a su incidencia en el acervo de especies). La selección de comunidades dentro del *dispersion field* y el muestreo de especies se realizaron hasta completar la riqueza empírica de la comunidad

focal. Este procedimiento se repitió 500 veces por cada comunidad en la matriz de comunidades, es decir que todos los sitios del estudio fueron tratados como comunidad focal.

Por último, los modelos nulos se restringieron usando la similitud en cada variable entre las comunidades del *dispersion field* con la local. Se seleccionaron únicamente las comunidades dentro del *dispersion field* con 75, 95 y 99 porcentaje de similitud en cada variable con la comunidad focal.

En resumen, se construyeron modelos nulos basados en dos procesos (dispersión medida con la distancia geográfica y la filtración ambiental estimada con dos variables: precipitación y temperatura) usando cuatro niveles de restricción (cuantiles 0, 75, 95 y 99). Se obtuvieron dos conjuntos de matrices de comunidad simuladas, uno con la extensión de 227 especies x 107 comunidades (para  $\beta D$  taxonómica y filogenética) y otro con matrices de 164 especies x 91 comunidades (para  $\beta D$  funcional). Posteriormente se calculó la  $\beta D$  de los tres componentes a las matrices de comunidad simuladas siguiendo el mismo método de las matrices originales.

Significancia de los valores observados

Los valores observados de  $\beta D$  fueron comparados con la expectativa usando beta desviación. La beta desviación sirve como medida de cuan diferente es un valor observado de la expectativa nula. Se calculó de la siguiente manera:

$$\text{beta desviación} = \frac{\beta D \text{ observado} - \text{promedio de } \beta D \text{ simulado}}{\text{desviación estándar } \beta D \text{ simulado}}$$

Siendo el promedio y la desviación estándar la de los valores simulados para cada una de las observaciones por par de comunidades, es decir que el número de valores simulados por cada valor observado es 500 (el número de réplicas del modelo nulo).

Valores mayores a 0 indican que lo observado es más alto de lo esperado, mientras que valores menores a 0 significan que la  $\beta D$  es más baja de lo esperado. Valores significativamente altos y bajos de lo esperado están por arriba de 1.96 y -1.96 respectivamente, bajo un nivel  $\alpha = 0.05$  suponiendo una distribución normal de los valores



simulados (Swenson *et al.*, 2011; Xing y He, 2019). La beta desviación ha sido utilizada ampliamente en la literatura como medida de la desviación de los valores observados con respecto a la expectativa del modelo nulo (Swenson, 2014) y este método se siguió para la  $\beta D$  taxonómica porque la  $\beta D$  simulada representaba una distribución discreta.

Para estimar la significancia de los patrones de  $\beta D$  filogenética y funcional se calcularon p-valores empíricos a partir de la comparación de los valores observados y las simulaciones (Nekola y White, 1999), usando las siguientes fórmulas:

$$\text{cola izquierda} = \frac{\text{número de simulaciones} < \text{observado}}{\text{total de simulaciones}}$$

$$\text{cola derecha} = \frac{\text{número de simulaciones} > \text{observado}}{\text{total de simulaciones}}$$

Para cada valor observado se calcularon ambas colas. Los p-valores menores a 0.025 calculados con la cola izquierda corresponden a observaciones de  $\beta D$  más bajas que lo esperado, mientras que aquellos p-valores menores a 0.025 calculados con la cola derecha son las observaciones de  $\beta D$  más altas que lo esperado.

Cuando este procedimiento se realiza múltiples veces, como en el caso del presente estudio en el que existen miles de comparaciones de valores de disimilitud y modelos nulos, es necesario utilizar una herramienta diferente para identificar si entre los p-valores existen falsos positivos. FDR (*false discovery rate*, por sus siglas en inglés) es un método que calcula la proporción de errores cometidos al rechazar hipótesis nulas, es decir error tipo I (Benjamini y Hochberg, 1995).

Siguiendo el método de Benjamini-Hochberg (1995) se ajustaron los p-valores para limitar el número de falsos positivos que son reportados como significativos. En el método de FDR se ordenan los p-valores de menor a mayor y se les asigna una posición ( $i$ ); el valor ajustado del p-valor más grande no cambia; el ajuste del siguiente p-valor es el valor más bajo entre el anterior p-valor ajustado o el valor crítico resultado de la fórmula:

$$P(i) \leq \frac{i}{m} \alpha$$

Siendo  $P(i)$  el p-valor,  $i$  la posición de la prueba,  $m$  el total de pruebas realizadas y  $\alpha$  el nivel de significancia. Durante el ajuste, el valor de los p-valores aumenta de forma que solo los verdaderos positivos serán menores al alfa establecido después del ajuste.

Las comparaciones múltiples deben ser corregidas para evitar el incremento de p-valores significativos cuando las observaciones no son diferentes de lo esperado bajo los modelos nulos (Pike, 2010). Tras la corrección se seleccionaron los pares de comunidades de valores observados con p-valores corregidos menores a  $\alpha = 0.025$ , por tratarse de una prueba de dos colas.

Cuando se restringe la similitud de las comunidades bajo diferentes procesos, el número de especies dentro del acervo para cierto *dispersion field* se ve reducido y por lo tanto las opciones para generar comunidades simuladas. El efecto del modelo nulo en la capacidad de generar matrices simuladas se pudo experimentar en el conjunto de datos para la  $\beta D$  funcional. Debido a la falta de datos, algunas especies fueron eliminadas, lo que provocó que las comunidades de esta parte del estudio fueran menos. Cuando se realizan los modelos nulos puede ocurrir que, a comparación con otros componentes, una comunidad del conjunto de  $\beta D$  funcional tenga menos comunidades en su *dispersion field* y por lo tanto especies en su acervo; así que cada vez que la restricción aumenta, el número de comunidades de dónde se toman especies es menor, lo que provoca que la riqueza empírica de la comunidad no se pueda alcanzar en las simulaciones. Por esta razón, para el caso del modelo nulo por distancia Euclidiana en el cuantil 75, se eliminaron tres comunidades con la problemática expuesta anteriormente. No se realizaron modelos nulos con cuantiles 95 y 99 porque al eliminarse comunidades algunas de las especies que solo se distribuían en ellas también se descartaron de la matriz de comunidad de la  $\beta D$  funcional (modelo nulo distancia Euclidiana 95: 67 comunidades x 105 especies). Para poder visualizar los pares con diversidad beta significativamente mayor o menor de lo esperado, se realizaron mapas con líneas conectando los pares de comunidades utilizando R.

## RESULTADOS

### Registros de presencia

Se obtuvieron más de 3000 registros para un total de 227 especies, que fueron organizados en celdas de 50 x 50 km, extendiéndose desde México al Istmo de Panamá. El número de comunidades con tres o más especies que fueron usadas para el estudio fue 107, cuya riqueza va de tres a 19 especies por comunidad, la mediana fue de cinco especies (Figura 3).

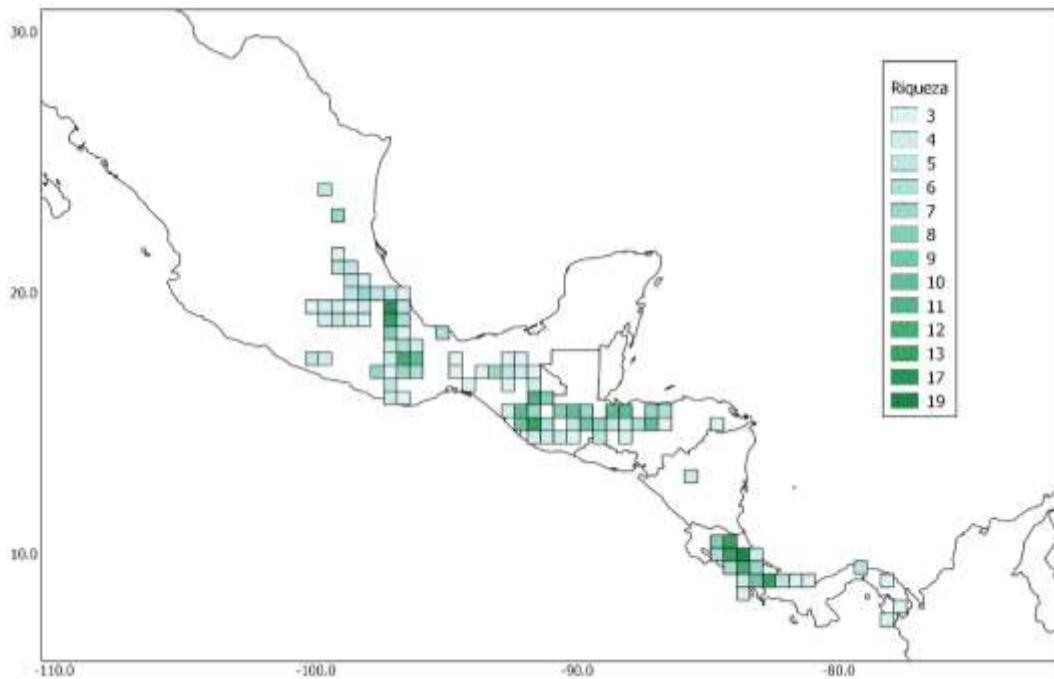


Figura 3. Riqueza de especies de las comunidades de Bolitoglossini.

Del análisis de componentes principales se seleccionaron los dos primeros componentes que capturan el tamaño del cuerpo de las salamandras y forma de la pata con una varianza acumulada de 0.86. El primer componente principal representa el tamaño del cuerpo, y está compuesto por la longitud hocico-cloaca, largo de la cola y patas, ancho de la cabeza y de la pata y FA/TA con valores negativos entre -2.07 y -1.48 (Figura 4). Valores altos en los *scores* de las especies en el PC1 indican organismos de tamaños pequeños y, en menor grado, con membrana extensa. El segundo componente principal está conformado por los dos estimadores de la forma de la pata. Ambas variables tienen

direcciones opuestas en el PC2 (sinuosidad -0.18 y FA/TA 1.78), siendo la sinuosidad la más ortogonal al tamaño del cuerpo; valores grandes positivos indican un FA/TA alto y una sinuosidad baja (ambos asociados con una pata con mucha membrana). Las variables que componen ambos PC no son completamente colineales, lo anterior se denota en la diferencia de la magnitud y dirección de cada vector que representa cada variable (Figura 4). Por esta razón cada variable otorga información independiente acerca de la morfología de las salamandras por lo que es importante capturar sus mediciones en los organismos (Figura 4).

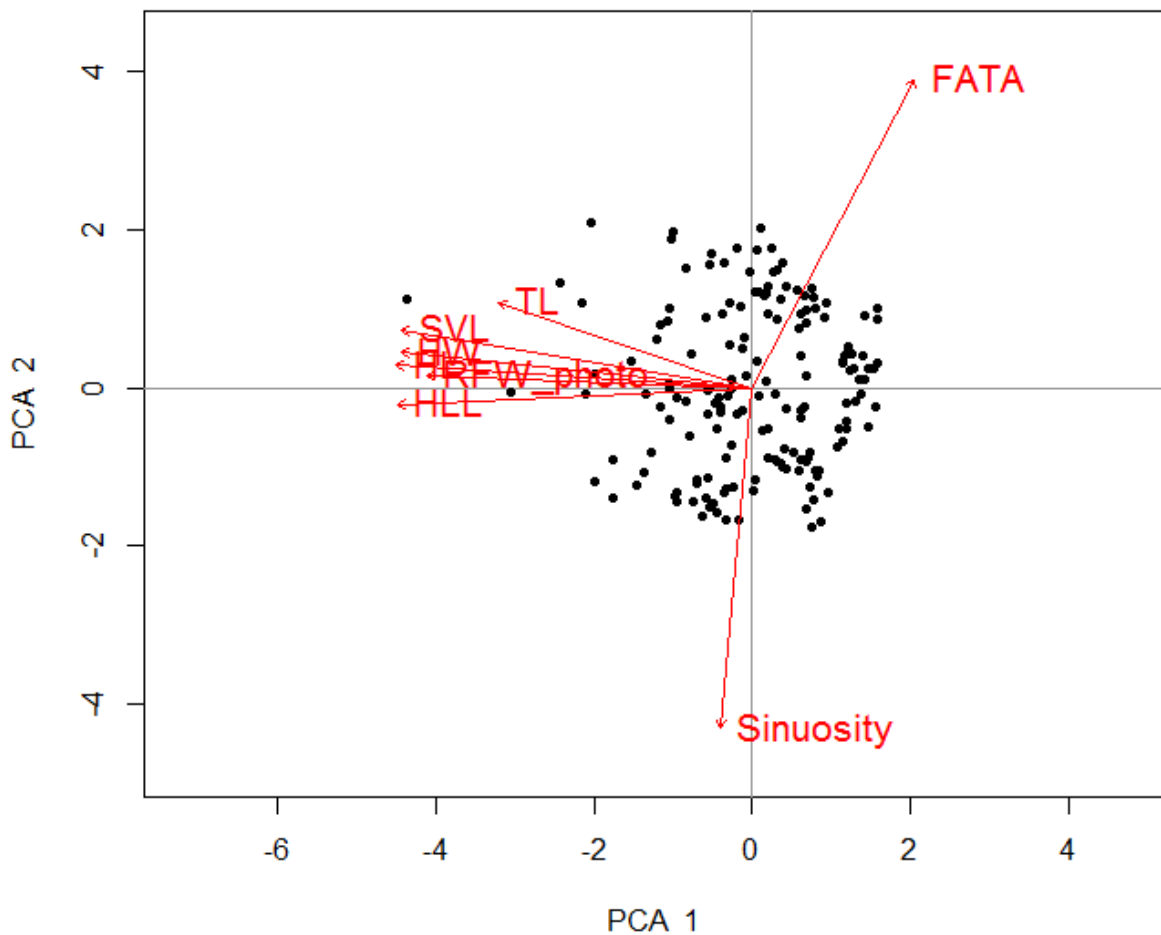


Figura 4. Análisis de componentes principales de los caracteres morfológicos con escala en las variables, cada punto representa una de las especies del estudio. Componente principal 1 captura el tamaño del cuerpo y componente principal 2 la extensión de la membrana interdigital.

## Patrones de Diversidad Beta

De manera general, existe una gran disimilitud en la composición de especies entre comunidades. Los índices calculados toman valores de 0 a 1, donde cero se refiere a una similitud completa y uno a la total disimilitud de las comunidades.

El componente taxonómico de la  $\beta D$  presenta una completa disimilitud para la mayoría de los pares de comunidades que se observa en la forma del histograma con tendencia al valor 1 (Figura 5). El resumen estadístico de los tres componentes de  $\beta D$  de todas las comparaciones entre pares de comunidades se encuentra en la Tabla 1. La diversidad de especies en el clado Bolitoglossini incluida en el estudio y el valor de riqueza reducido por comunidad explican que exista un alto recambio de especies entre comunidades. Los patrones de  $\beta D$  filogenética no muestran una disimilitud completa entre ningún par de comunidades (Tabla 1, Figura 5). Esto indica que todas las comunidades están compuestas por especies correspondientes a los dos clados de Bolitoglossini. El patrón de  $\beta D$  funcional también muestra que existen múltiples pares de comunidades con grandes diferencias en las características de las especies.

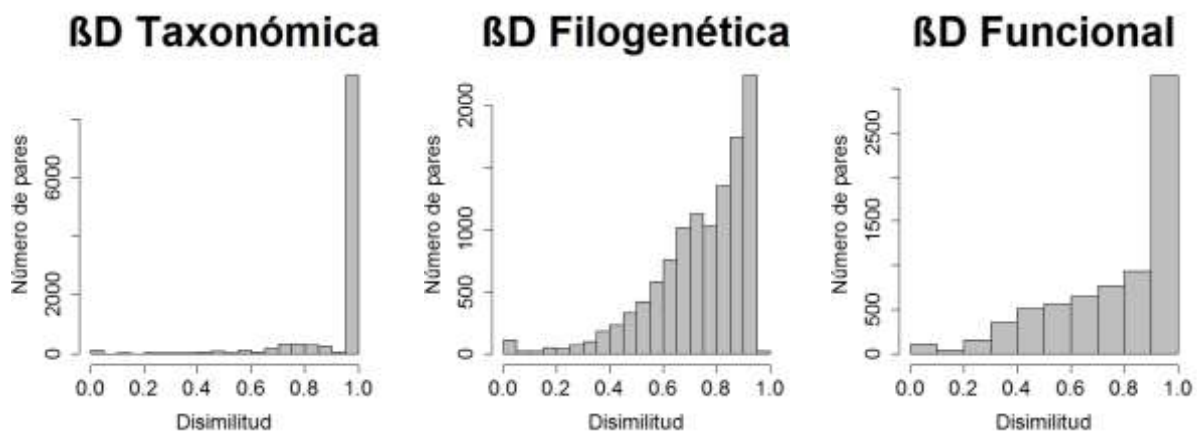


Figura 5. Histogramas de los valores de disimilitud de los tres componentes de  $\beta D$ . Nótese cómo cambia la escala en la frecuencia de cada componente, siendo que en la  $\beta D$  taxonómica la gran mayoría de los pares de comunidades comparados tienen una disimilitud completa.

Tabla 1. Resumen estadístico de la  $\beta D$  en sus tres componentes entre todos los pares de comunidades del estudio.

	1er cuantil	Mediana	Media	3er cuantil	Max.
Taxonómica	1.0000	1.0000	0.9447	1.0000	1.0000
Filogenética	0.6485	0.7808	0.7394	0.8859	0.9548
Funcional	0.6358	0.8770	0.7888	1.0000	1.0000

Los cálculos de  $\beta D$  fueron realizados entre cada par de comunidades dentro del estudio, es decir que para cada componente de  $\beta D$  existen más de 5000 valores observados. Como se describió anteriormente, la mayoría de estas comparaciones tienen una disimilitud taxonómica total, por esta razón se decidió seleccionar las observaciones de aquellos pares de comunidades entre los que existe al menos una especie compartida siguiendo la definición de *dispersion field*. Los pares seleccionados comprenden 922 para  $\beta D$  taxonómica y filogenética y 777 para el componente funcional.

En la Tabla 2 se presenta el número de pares con  $\beta D$  significativamente alta y baja de cada componente en los modelos nulos elaborados. El acervo de especies para realizar las simulaciones con los modelos nulos se restringió al eliminar el 0%, 75%, 95% y 99% de las comunidades de cada *dispersion field* por su disimilitud con la comunidad focal en cada una de las variables. Los modelos nulos de  $\beta D$  filogenética y funcional en los cuantiles 95 y 99 resultaron en valores únicos porque el acervo de especies fue muy limitado haciendo las comunidades simuladas homogéneas o iguales. Por lo tanto, solo se analizaron los resultados del cuantil 0 (Q0, incluyendo todas las comunidades dentro del *dispersion field*), ponderadas por su similitud a la comunidad focal y el cuantil 75 (Q75, solo el 25% de las comunidades dentro del *dispersion field* más similares a la comunidad focal en su valor de la variable incluido en el modelo).

Una vez realizada la filtración de los pares de comunidades que comparten especies, encontramos un mayor número de observaciones que son significativamente más

similares de lo esperado ( $\beta D$  baja). Con el aumento en la restricción de los modelos nulos, el número de pares significativos disminuye en la  $\beta D$  alta y baja del componente taxonómico, patrón que también se encontró en la  $\beta D$  filogenética cuando se analizó su beta desviación.

Tabla 2. Número de pares de comunidades con  $\beta D$  alta y baja para cada modelo nulo en los diferentes componentes. De acuerdo a los valores corregidos por FDR para  $\beta D$  filogenética y funcional, y por beta desviación para  $\beta D$  taxonómica.

Modelo nulo - <i>cuantil</i>	$\beta D$ taxonómica alta	$\beta D$ taxonómica baja	$\beta D$ filogenética alta	$\beta D$ filogenética baja	$\beta D$ funcional alta	$\beta D$ funcional baja
Distancia Euclideana Q0	5	86	12	75	0	8
Distancia Euclideana Q75	2	55	27	119	0	19
Precipitación Q0	5	90	12	77	0	4
Precipitación Q75	13	101	15	92	1	4
Temperatura Q0	6	87	12	76	0	5
Temperatura Q75	14	108	14	102	0	9

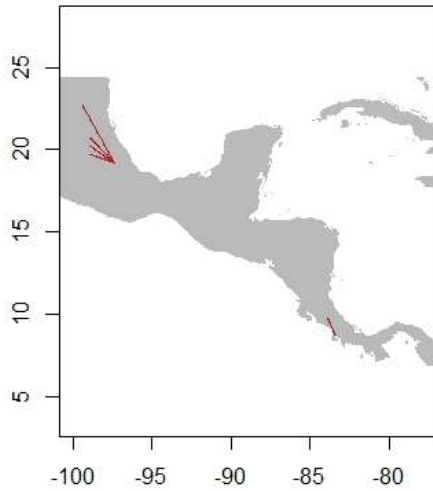
Después de la exclusión de los pares de comunidades con  $\beta D$  taxonómica = 1, es decir aquellas comunidades que no comparten ninguna de sus especies en común, se observan más pares de comunidades con composiciones similares. El patrón anterior se puede encontrar en los tres componentes de  $\beta D$ , modelos nulos y cuantiles (Figuras 6–13).

Los pares con mayor recambio de especies ( $\beta D$  taxonómica) se encuentran en el centro de México, entre un conjunto de comunidades al norte y oeste de una focal. El patrón anterior se muestra en los modelos de distancia Euclidiana, precipitación y temperatura en ambos cuantiles (Figuras 6–8;  $\beta D$  taxonómica alta). Lo mismo ocurre en una región de Costa Rica donde se observan pares únicos de comunidades con  $\beta D$  alta (en el caso del modelo de distancia Euclidiana; Figura 6) o varios pares de comunidades por modelo como en los modelos nulos de precipitación y temperatura (Figuras 7–8).

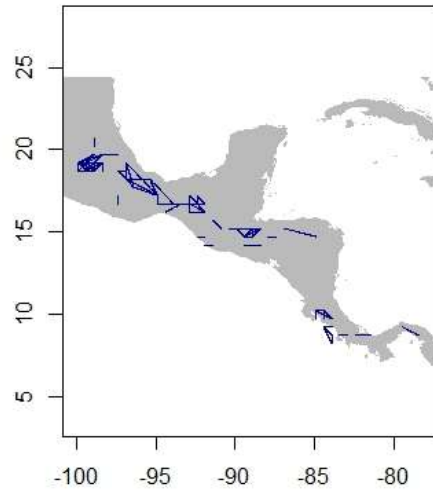
En el modelo de distancia Euclidiana el número de pares con  $\beta D$  taxonómica significativamente alta disminuye cuando la restricción aumenta en el cuantil 75. No solamente existe un cambio en el número de pares con diferencias en su composición, sino que también en la identidad de las comunidades. Por ejemplo, los pares que son significativamente diferentes en Costa Rica no son los mismos en el cuantil 0 y 75. Entre los cuantiles 0 y 75 del modelo de distancia Euclidiana de la  $\beta D$  taxonómica baja (Figura 6), se distingue que los pares del cuantil 75 se encuentran a distancias más largas que los pares en el cuantil 0. Los pares con las distancias más largas que se encuentran en diferentes regiones biogeográficas se separan a través del Istmo de Tehuantepec y la zona de fallas Motagua-Polochic.



## Distancia Euclidiana Q 0

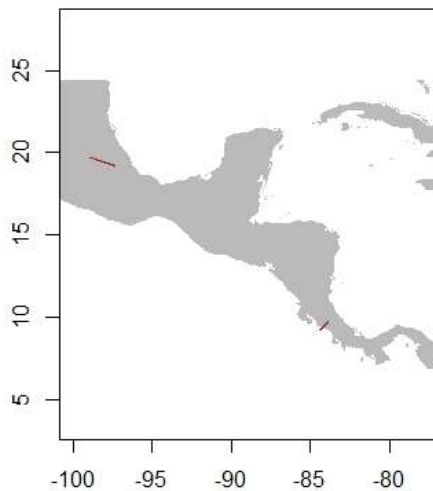


$\beta D$  Taxonómica alta

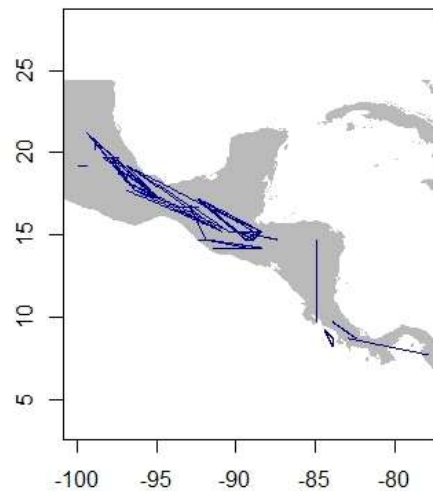


$\beta D$  Taxonómica baja

## Distancia Euclidiana Q 75



$\beta D$  Taxonómica alta



$\beta D$  Taxonómica baja

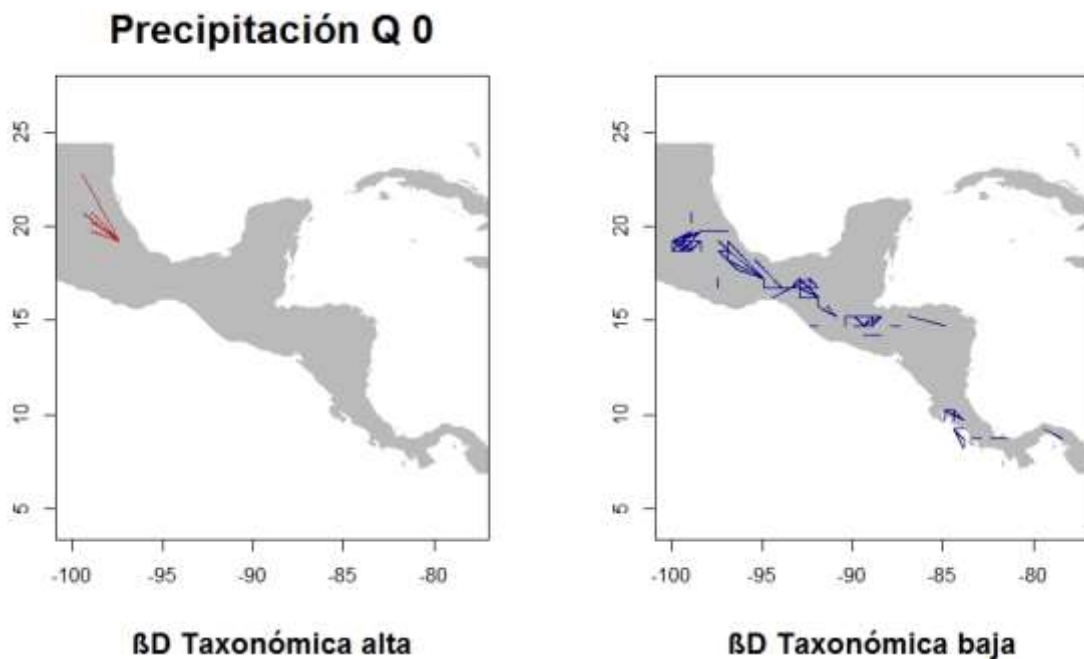
Figura 6. Pares de comunidades con  $\beta D$  taxonómica alta (líneas rojas) y baja (líneas azules) de acuerdo al modelo de distancia Euclidiana Q0 y Q75.

De acuerdo al modelo nulo de precipitación cuantil 0, solo existen comunidades más diferentes en su composición que lo esperado en la región centro de México. Cuando la restricción del mismo modelo aumenta en el cuantil 75, otros pares de comunidades

emergen con  $\beta D$  taxonómica alta en el centro y sur de México, Bloque Maya y Chorotega (Figura 7).

Los patrones generales de  $\beta D$  alta y baja se mantienen en los modelos nulos de filtración ambiental (precipitación y temperatura), pero se puede notar que existen diferencias en cuáles son los pares de comunidades que son significativos entre ellos. Al igual que en el modelo de distancia Euclidiana Q0, los modelos de precipitación y temperatura presentan pares de comunidades con  $\beta D$  taxonómica baja en distancias cortas y dentro de las mismas regiones biogeográficas (Figuras 7 y 8).

Una diferencia notable entre los tres modelos Q75 de la  $\beta D$  taxonómica baja es que los pares con composición similar en distancia Euclidiana están separados por distancias largas como se mencionó anteriormente (Figura 6) a comparación de los pares de los modelos de precipitación y temperatura (Figura 7 y 8, respectivamente).



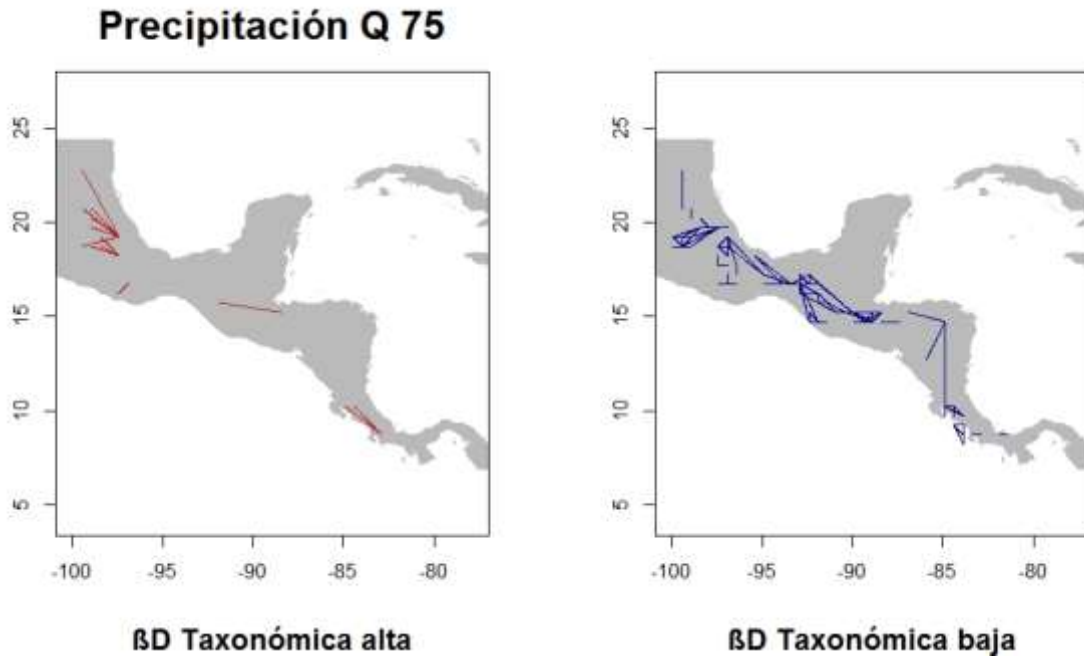


Figura 7. Pares de comunidades con  $\beta D$  taxonómica alta (líneas rojas) y baja (líneas azules) de acuerdo al modelo de precipitación Q0 y Q75.

Un patrón similar, excepto que con diferentes pares, se repite en el modelo de temperatura Q75 (Figura 8). Los pares de comunidades con  $\beta D$  taxonómica alta en el modelo de temperatura Q75 en el centro de México se diferencian de los pares en modelos anteriores en que las comunidades que son diferentes se localizan al oeste de una comunidad focal y no al norte principalmente (Figura 8). Bajo el mismo modelo (temperatura Q75), los pares con  $\beta D$  taxonómica alta en el Bloque Chorotega se encuentran a distancias más largas a comparación de los pares significativamente diferentes en los modelos anteriores.

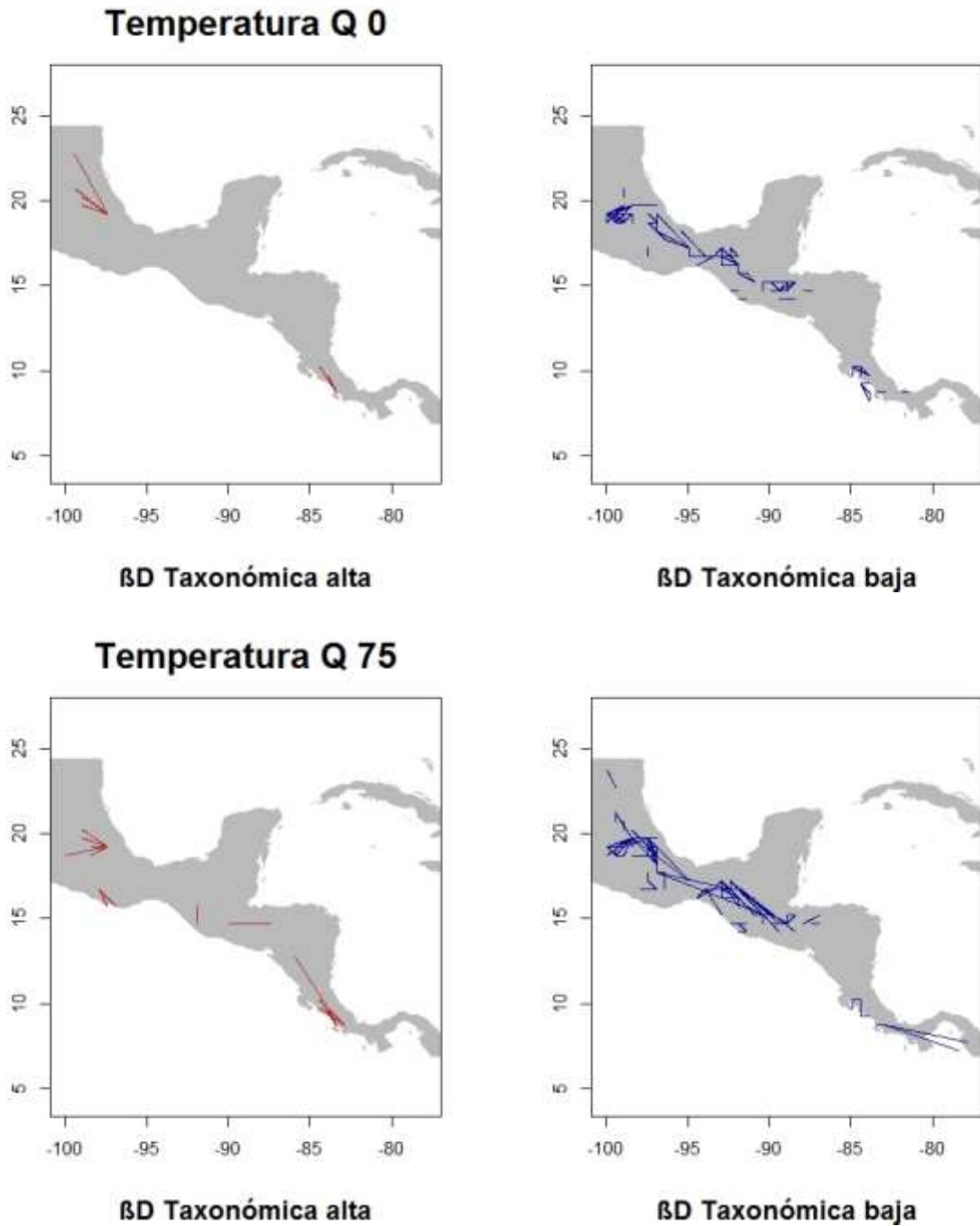


Figura 8. Pares de comunidades con  $\beta D$  taxonómica alta (líneas rojas) y baja (líneas azules) de acuerdo al modelo de temperatura Q0 y Q75.

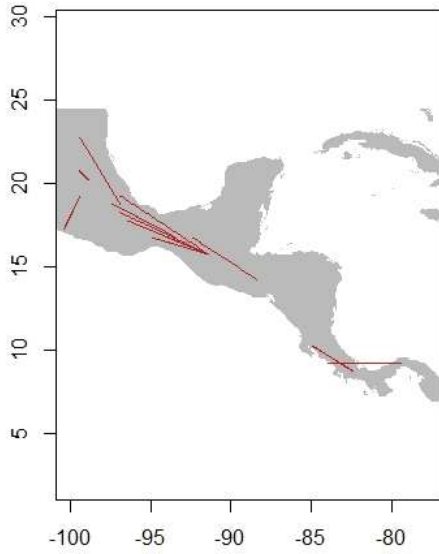
Otro patrón destacable de la  $\beta D$  taxonómica baja es que las comunidades se mantienen en distancias cercanas y dentro de regiones biogeográficas sobre todo en los modelos con

cuantil 0. Cuando la restricción aumenta, la distancia entre los pares con  $\beta D$  tiende a aumentar. Lo anterior se puede observar con más facilidad en el modelo de distancia Euclidiana Q75 (Figura 6) y en algunas zonas como entre los Bloques Chortís y Chorotega en el modelo de precipitación Q75 (Figura 7).

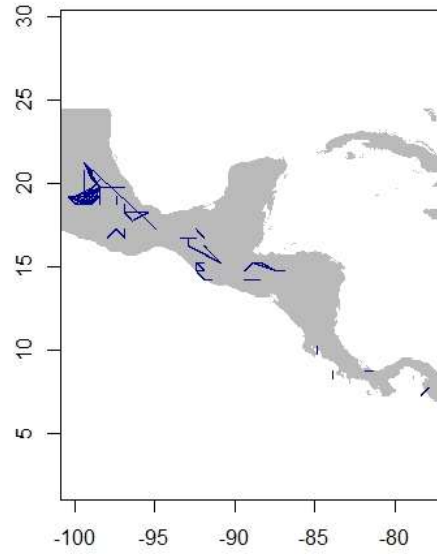
En el patrón de  $\beta D$  filogenética baja se mantiene el comportamiento que en  $\beta D$  taxonómica en el que los pares con mayor similitud corresponden a comunidades cercanas. En general, los patrones de  $\beta D$  filogenética y taxonómica difieren en que los pares con  $\beta D$  filogenética alta se encuentran a distancias mayores en comparación con las comunidades con  $\beta D$  taxonómica alta. La mayor distancia entre los pares se observa entre comunidades en diferentes regiones biogeográficas con  $\beta D$  filogenética alta, mientras que los pares con  $\beta D$  taxonómica alta se localizan dentro de la misma región. Además, existen más pares con  $\beta D$  filogenética alta usando los modelos de distancia Euclidiana Q0 y Q75 y en los modelos con cuantil 0 de precipitación y temperatura (Tabla 2).

Los pares de comunidades con  $\beta D$  filogenética alta aumentan en el modelo de distancia Euclidiana con el aumento de Q0 a Q75 (Figura 9). Además de un número mayor de pares significativos, la ubicación de los pares en el modelo de distancia Euclidiana Q75 es diferente. Por ejemplo, surgen pares de comunidades entre el Bloque Maya y Chortís; entre Chorotega y Chortís y varias comunidades con  $\beta D$  filogenética alta dentro del Bloque Chorotega. En el modelo de distancia Euclidiana en ambos cuantiles, se observa una gran cantidad de pares de comunidades en México Central con relaciones filogenéticas cercanas (Figura 9). La concentración de los pares con  $\beta D$  filogenética baja en el modelo de distancia Euclidiana es más notable en la región de México Central y se mantiene entre Q0 y Q75 solo que con un mayor número de pares en el cuantil 75.

## Distancia Euclidiana Q 0

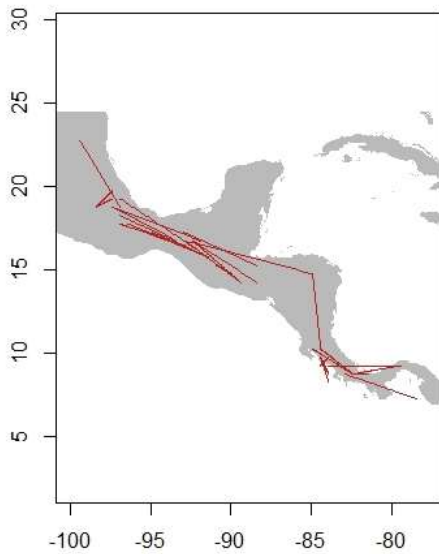


**βD Filogenética alta**

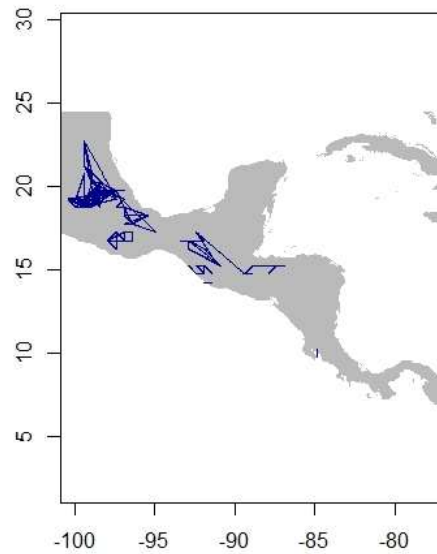


**βD Filogenética baja**

## Distancia Euclidiana Q 75



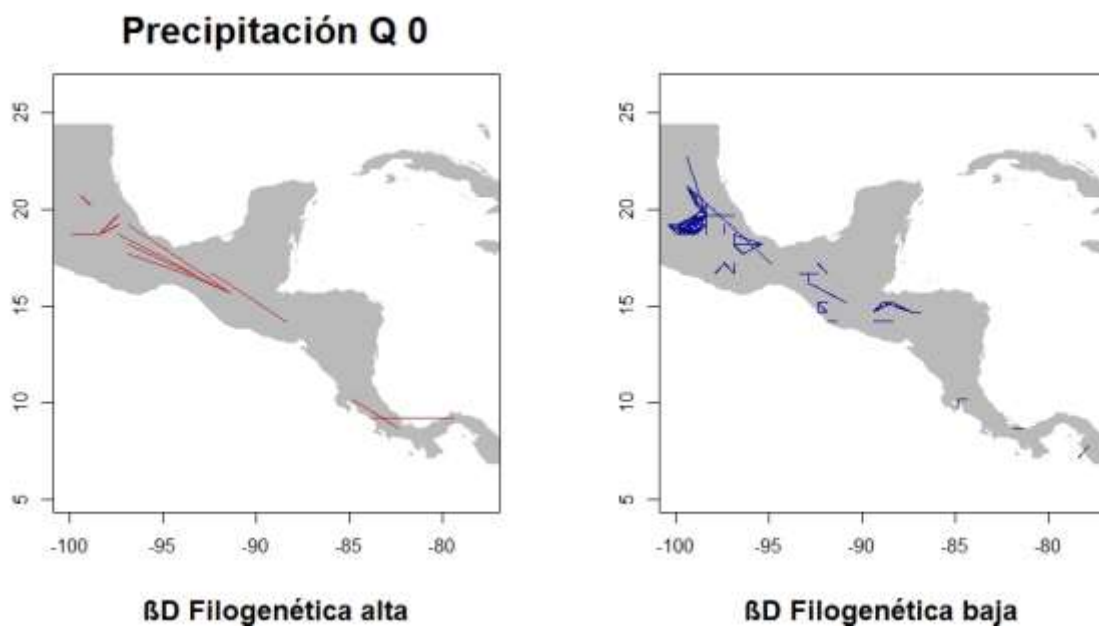
**βD Filogenética alta**



**βD Filogenética baja**

Figura 9. Pares de comunidades con  $\beta D$  filogenética alta (líneas rojas) y baja (líneas azules) de acuerdo al modelo de distancia Euclidiana Q0 y Q75.

Los patrones de  $\beta$ D filogenética alta se repiten en los modelos del proceso de filtración ambiental (precipitación y temperatura; Figuras 10 y 11). Tanto en los modelos de distancia Euclidiana como en los de precipitación y temperatura, las comunidades con mayor recambio filogenético se distribuyen a través de barreras como el Istmo de Tehuantepec y el sistema de fallas Motagua-Polochic (Figura 1, 9–12), aunque también existen comunidades compuestas por taxa menos relacionadas que lo esperado en distancias cortas, incluso en celdas contiguas en regiones que presentan una gran cantidad de géneros como lo que se observa en el centro de México (Figura 1, 10 y 11).



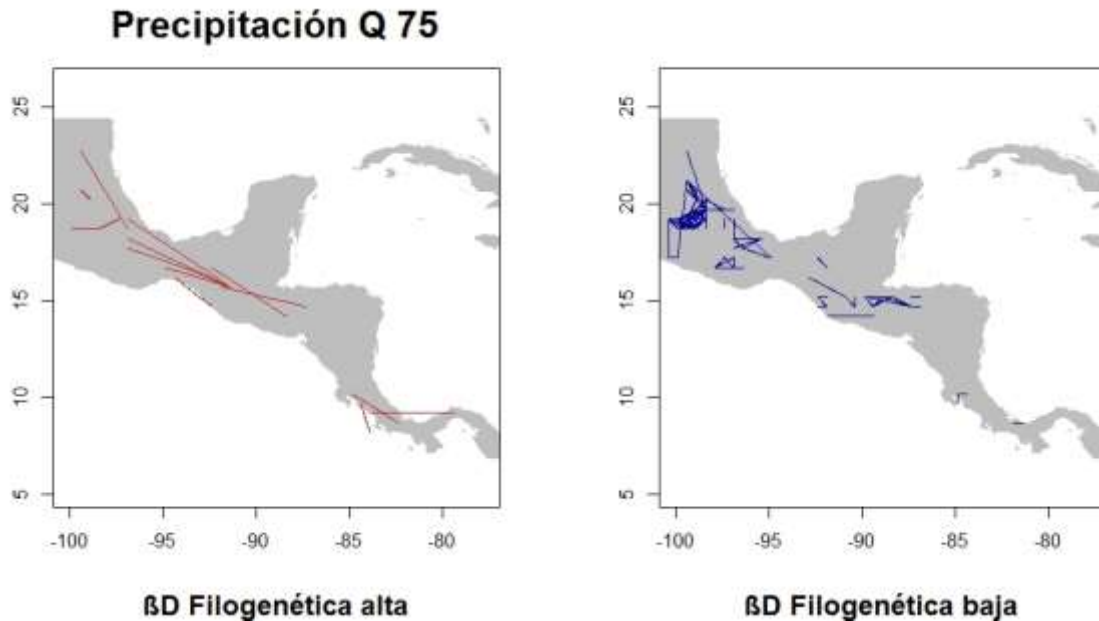


Figura 10. Pares de comunidades con  $\beta D$  filogenética alta (líneas rojas) y baja (líneas azules) de acuerdo al modelo de precipitación Q0 y Q75.

Los patrones de  $\beta D$  filogenética baja en los modelos nulos de precipitación y temperatura también son muy parecidos y cambian únicamente en la localización de algunos pares de comunidades que son significativos para uno u otro modelo. Las comunidades con  $\beta D$  filogenética baja se pueden encontrar dentro de regiones biogeográficas. El centro de México tiene la mayor densidad de comunidades cuyas especies comparten más historia evolutiva que lo esperado de acuerdo a los modelos de precipitación y temperatura en ambos cuantiles. Los pares significativos de  $\beta D$  filogenética baja también se distribuyen dentro del sur de México, Bloque Maya, Bloque Chortís y Bloque Chorotega (Figuras 10 y 11). Es interesante como en estos modelos de filtración ambiental y distancia Euclidiana no existen pares de comunidades con  $\beta D$  filogenética baja separados por el Istmo de Tehuantepec, patrón que sí ocurre en la  $\beta D$  taxonómica baja.



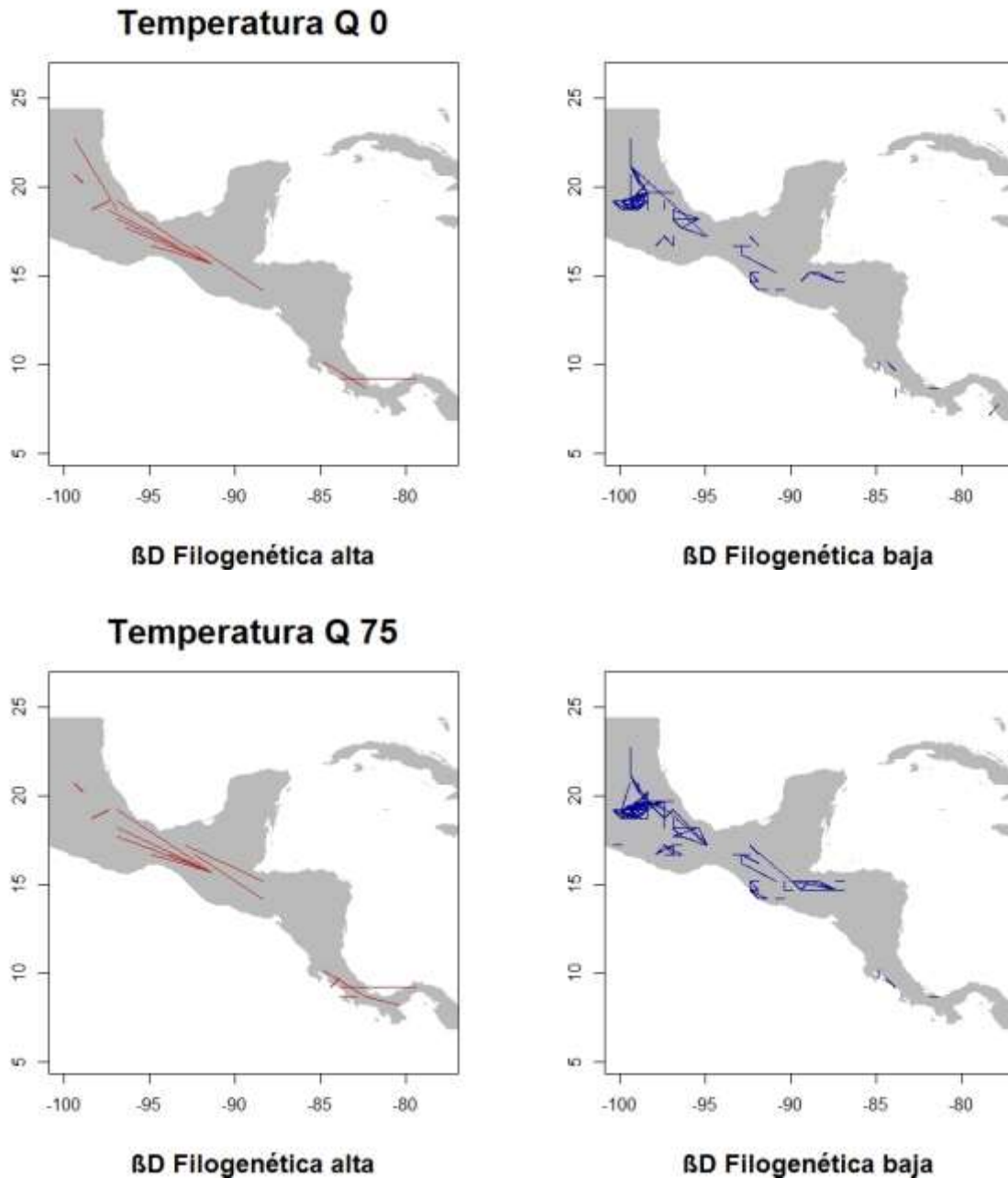
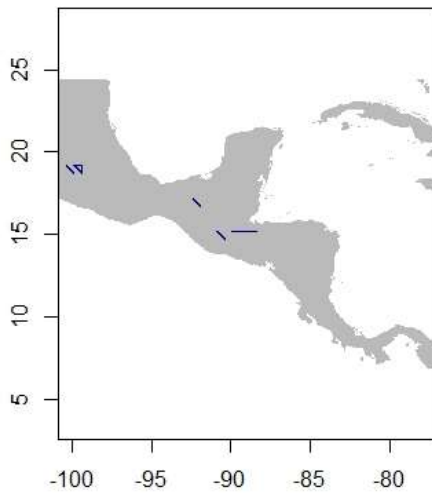


Figura 11. Pares de comunidades con  $\beta D$  filogenética alta (líneas rojas) y baja (líneas azules) de acuerdo al modelo de temperatura Q0 y Q75.

La  $\beta D$  funcional se caracteriza por el reducido número de pares de comunidades con  $\beta D$  significativa. En su mayoría las comunidades son más similares en la morfología de sus especies que lo esperado por sus modelos nulos. En el modelo de distancia Euclidiana, la

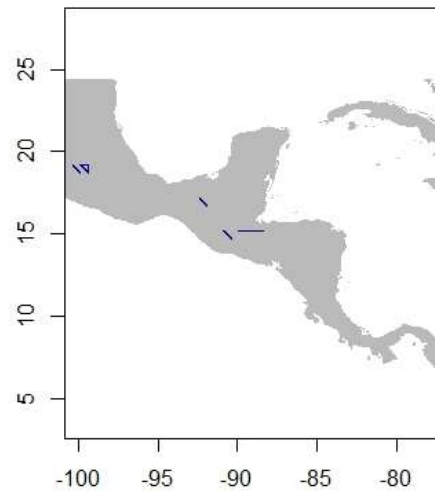
diferencia entre los cuantiles 0 y 75 radica tanto en el número de pares significativos como en la distancia que separa a las comunidades (Figura 12). En el modelo de distancia Euclidiana Q75 hay más pares con similitud funcional dentro del centro y sur de México, bloque Maya y bloque Chorotega, así como un par de comunidades con  $\beta D$  funcional baja entre el Bloque Maya y Chortís. El modelo de temperatura tiene un comportamiento parecido al de distancia Euclidiana, excepto en que carece de pares entre distancias largas.

**Distancia Euclidiana Q 0**



**$\beta D$  Funcional baja**

**Distancia Euclidiana Q 75**



**$\beta D$  Funcional baja**

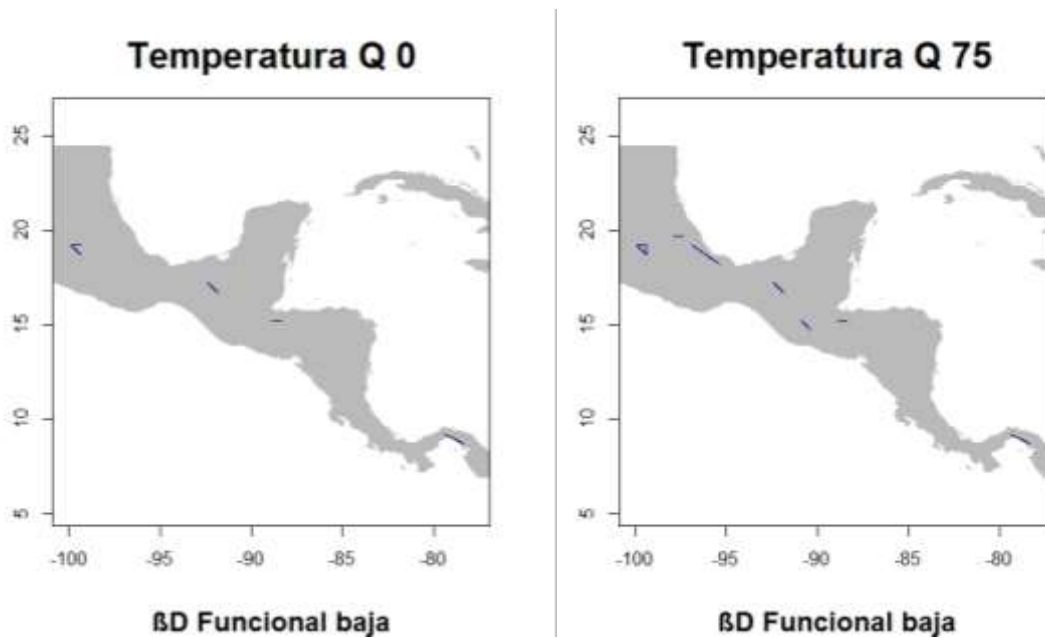


Figura 12. Pares de comunidades con  $\beta D$  funcional baja (líneas azules) de acuerdo a los modelos de distancia Euclidiana y temperatura Q0 y Q75.

De acuerdo al modelo de precipitación Q0 hay solo pocos pares significativos de  $\beta D$  baja en el centro de México, Bloque Maya y Bloque Chortis, ninguno en Chorotega o al sur de México (Figura 13). Es bajo el modelo de precipitación Q75 donde se observa el único par de comunidades con  $\beta D$  funcional alta, localizado en el Bloque Chorotega. En el mismo modelo de precipitación Q75, cuatro pares de comunidades contiguas tienen  $\beta D$  funcional baja, los pares se localizan en cada una de las regiones biogeográficas mencionadas anteriormente (Figura 13).

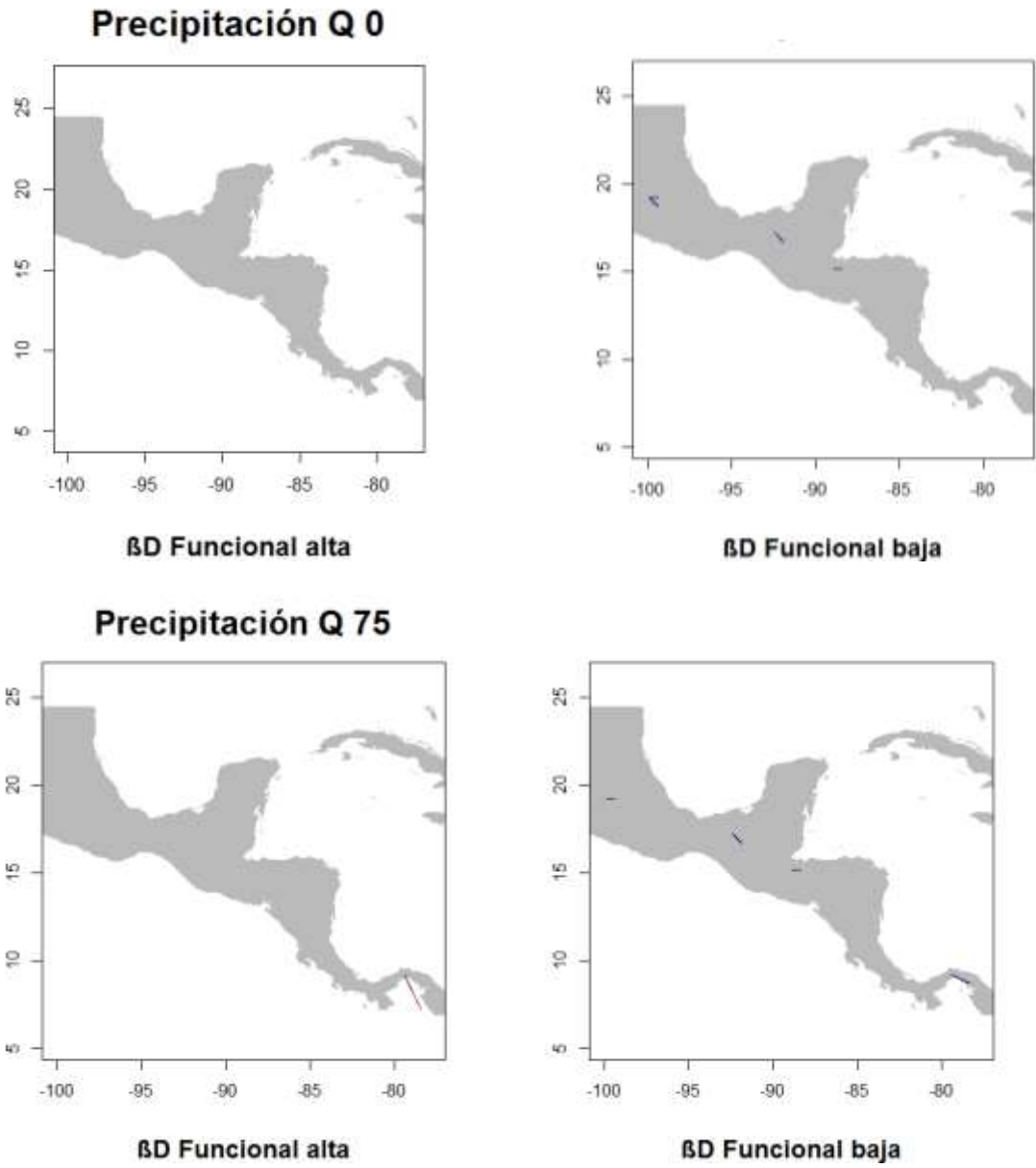


Figura 13. Pares de comunidades con  $\beta D$  funcional alta (líneas rojas) y baja (líneas azules) de acuerdo al modelo de precipitación Q0 y Q75. No existen pares con  $\beta D$  alta en Q0.

## DISCUSIÓN

La  $\beta$ D ha permitido avanzar en el entendimiento de los procesos que dan lugar al ensamblaje de las comunidades (Weiher *et al.* 2011; Myers *et al.* 2013). Existen estudios de  $\beta$ D en los que las salamandras neotropicales han sido consideradas como parte de las comunidades de anfibios (Hernández-Salinas y Ramírez-Bautista, 2012; da Silva *et al.*, 2014; Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014; Meza-Parral y Pineda *et al.*, 2015; Cruz-Elizalde *et al.*, 2016). Varios de los estudios en donde se analiza el recambio de especies de anfibios, se enfoca en la diferenciación de acuerdo a tipos vegetales, la comparación entre regiones en distintos estados de conservación o al respecto de los patrones de la fauna en una escala global. Este es el primer trabajo de  $\beta$ D en comunidades de salamandras neotropicales en el que, usando datos morfológicos y filogenéticos, se analizan los procesos que participan en el ensamblaje de sus comunidades. Los patrones de  $\beta$ D sugieren que el ensamblaje de comunidades está ocasionado en mayor medida por la dispersión de los organismos.

### Patrones de $\beta$ D

Encontramos que las comunidades de salamandras neotropicales tienen patrones de  $\beta$ D alta en los tres componentes (Tabla 1), comportamiento que ya ha sido reportado para anfibios por otros autores (McKnight *et al.*, 2007, Baselga *et al.*, 2012). El gran recambio de especies entre comunidades puede deberse a que la tribu Bolitoglossini tiene un número elevado de especies endémicas. Por ejemplo, García-París *et al.* (2000) reportan 12 especies que solo se distribuyen en la región Cerro de la Muerte-Tapantí en Costa Rica. Baselga *et al.* (2012) establecen que mientras más pequeñas sean las áreas de distribución de los organismos, mayores serán los endemismos y con eso el recambio espacial. Los valores altos de  $\beta$ D en anfibios también se ha relacionado con las regiones montañosas (Baselga *et al.*, 2012), heterogeneidad del ambiente y distancia entre comunidades (Meza-Parral y Pineda, 2015). La mayoría de las especies de Bolitoglossini se concentran en regiones montañosas, y las diferencias en elevación y hábitat pudieron haber promovido la diversidad de la tribu (Wake y Lynch, 1976).

Existen dos regiones con comunidades con  $\beta D$  más alta de lo esperado (distancia Euclidiana Q0; Figura 6). En el eje neovolcánico transversal en México hay cuatro comunidades conectadas a una celda con la mayor riqueza de especies en la región. Esta región en México contiene múltiples géneros (*Isthmura*, *Parvimolge*, *Bolitoglossa*, *Pseudoeurycea*, *Thorius*, *Chiropterotriton*, y *Aquiloeurycea*); Wake y Lynch (1976) lo consideraron como probablemente la más importante zona en la radiación de Bolitoglossini y en el trabajo de Rovito *et al.* (2015) sitúan al eje neovolcánico transversal dentro del rango ancestral de todas las salamandras neotropicales. En Costa Rica ocurre lo mismo entre un par de comunidades con 10 especies de diferencia. Wake y Lynch (1976) reconocen estas áreas y las denominan centros de alta diversificación. La región de Costa Rica contiene en su mayoría especies de *Bolitoglossa*, *Oedipina* y *Nototriton* en elevaciones desde el nivel del mar hasta los 2200 metros (Wake y Lynch, 1976; Rovito *et al.*, 2015). Las especies presentan una fuerte zonación en la elevación, lo que podría estar provocando divergencia en sitios con un gradiente de altitud e incrementando con eso la disimilitud en composición de las comunidades.

Con las variables de temperatura y precipitación se repiten las regiones con valores altos de  $\beta D$ , sin embargo, se diferencian del modelo de distancia Euclidiana porque con el aumento en la restricción de los procesos, surgen pares significativos dentro de los bloques Maya y Chortís (Figura 7 y 8,  $\beta D$  taxonómica alta, Figura 1). Este comportamiento puede deberse al funcionamiento de los modelos nulos: cuando no existe restricción, la distribución de valores simulados es más diversa y las observaciones de  $\beta D$  no son más diferentes de lo que se espera por azar, mientras que al reducir la opción de especies dentro del *dispersion field* debido a la similitud ambiental de las comunidades, la distribución nula de las simulaciones es más estrecha y por lo tanto la  $\beta D$  de las observaciones es más alta que la de la distribución nula. Además, en esta región comienzan a concentrarse especies diferentes del género *Bolitoglossa* y de géneros que son endémicos a Centroamérica como *Dendrotriton*, *Nototriton*, *Cryptotriton* y *Oedipina* que al distribuirse de manera diferente provocan diferencia en la composición de las comunidades. Las explicaciones anteriores sugieren que los modelos nulos basados en

procesos usando la información realista de los acervos de especies permiten distinguir el efecto de las variables en los patrones de  $\beta D$ . Al delimitar la similitud ambiental entre comunidades se puede encontrar que existen pares de comunidades con alto recambio de especies, sobre todo en regiones reconocidas por su alta diversidad. Las variables utilizadas como delimitación dentro de los modelos nulos representan los procesos que están influyendo en la generación de los patrones. El efecto de dichos procesos se puede observar en escalas diferentes. Los procesos ecológicos requieren que la escala sea local para poder reflejar su importancia, a su vez, la restricción mediante los cuantiles da a conocer el peso de esa importancia en los patrones estudiados. Lo anterior se puede observar por ejemplo con los cambios en el patrón de  $\beta D$  taxonómica baja en el modelo de distancia Euclidiana entre el Q0 y Q75. El cambio en el patrón de pares similares se debe a la modificación de la expectativa de la distancia entre comunidades, entonces dicha variable se considera relevante en los cambios de composición de las comunidades.

El patrón de  $\beta D$  baja se compone por pares de comunidades que son más similares que lo esperado dentro de todas las regiones, excepto en el bloque Chortís donde hay menos pares significativos (Figura 6–8,  $\beta D$  taxonómica baja). Bajo el modelo de distancia Euclidiana Q75 (Figura 6) los pares con  $\beta D$  baja están separados por distancias largas que incluso atraviesan regiones biogeográficas. Para explicar el patrón de  $\beta D$  baja entre pares de comunidades separadas por barreras biogeográficas, debe considerarse la metodología y la biología de los organismos. El tipo de modelo nulo restringe las opciones de especies para generar las simulaciones y los valores observados de  $\beta D$  de pares que son similares son significativos, la similitud o el bajo recambio de especies entre dichas comunidades puede deberse a que comparten algunas especies que son de amplia distribución. Por ejemplo, en la Figura 6 (Distancia Euclidiana Q75) se puede ver que entre una comunidad en el bloque Chorotega y otra en Chortís existe  $\beta D$  taxonómica baja, al observar las especies que las componen a cada una, resalta que *Bolitoglossa striatula* está compartida entre ellas. Una distancia mayor separa a un par de comunidades en Oaxaca, México y otra comunidad en Guatemala, aún con el Istmo de Tehuantepec como barrera, la

similitud entre ellas podría estar explicada por compartir *B. rufescens*, una especie pequeña que se encontró en 17 de nuestras comunidades.

En los patrones de  $\beta$ D taxonómica baja, el modelo nulo de distancia Euclidiana Q75 muestra el patrón más diferente de pares más similares que lo esperado al azar. Lessard *et al.* (2016) proponen que los modelos nulos basados en procesos son herramientas útiles para determinar la importancia de los procesos en los patrones que se estudian. En su trabajo, la restricción del *dispersion field* por temperatura ocasionó los mayores cambios en la significancia de la estructura de las comunidades de colibríes. Sus resultados sugieren que la temperatura actúa como un filtro en la estructura filogenética de sus comunidades. Los patrones de  $\beta$ D baja en las comunidades de salamandras en los modelos de precipitación y temperatura no cambiaron sustancialmente con la restricción del Q0 y Q75, a diferencia de los pares de comunidades en el modelo de distancia Euclidiana. Lo anterior indica que la capacidad de dispersión de los organismos es un proceso determinante en el ensamble de comunidades de salamandras neotropicales.

Un aspecto interesante de las comunidades con  $\beta$ D filogenética y taxonómica baja es que se mantienen dentro de las mismas regiones biogeográficas; en menor medida se pudieron encontrar pares de comunidades con  $\beta$ D baja entre regiones biogeográficas y siempre siendo contiguas (Figura 14). Las comunidades con recambio alto se encontraron separadas por barreras biogeográficas, como se puede ver en los mapas de  $\beta$ D filogenética alta que hay pares a ambos lados del Istmo de Tehuantepec y el sistema de fallas Motagua-Polochic (Figura 9–11 y 14). La  $\beta$ D baja entre las comunidades dentro de las regiones biogeográficas podría deberse a la poca capacidad que han tenido las especies para atravesar las barreras entre las regiones y por lo tanto a la historia particular que los clados han desarrollado dentro de cada una de las regiones.



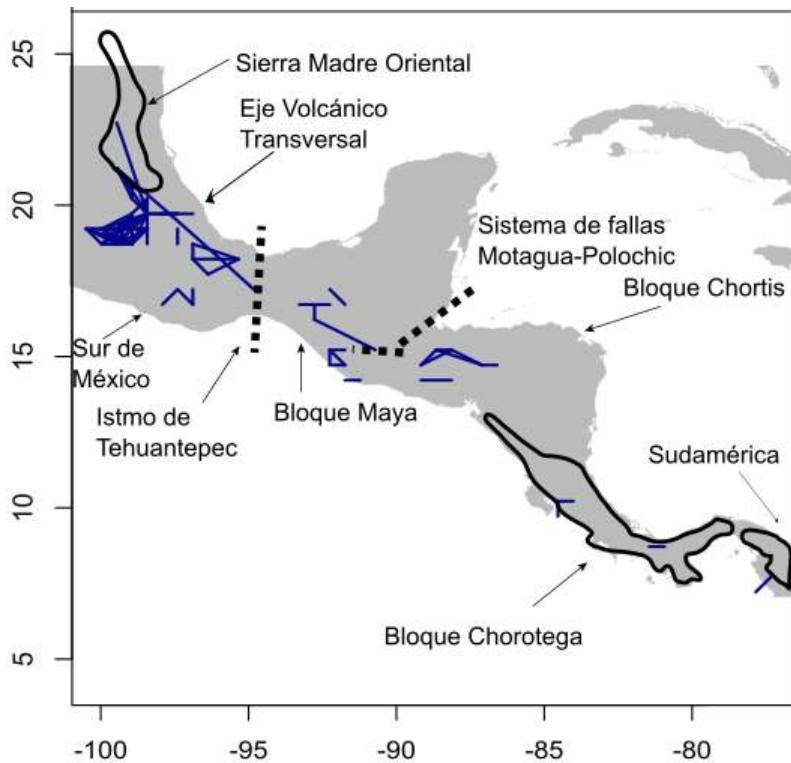


Figura 14. Pares de comunidades con valores significativos de  $\beta D$  filogenética baja del modelo nulo de precipitación cuantil 0. Principales barreras entre las regiones biogeográficas.

Un patrón que distingue a los pares con  $\beta D$  filogenética y taxonómica alta es que los pares de  $\beta D$  filogenética alta están a una distancia más grande. La reducida capacidad de dispersión de las salamandras neotropicales hace pensar que el sitio en donde se encuentra una especie es probablemente cerca del lugar en donde se originó (Rovito, 2017). Entonces, las especies más relacionadas filogenéticamente podrían estar ocupando comunidades cercanas geográficamente. Lo anterior explica el gran número de pares de comunidades con  $\beta D$  filogenética baja en distancias cortas y las comunidades con  $\beta D$  filogenética alta separadas por grandes distancias (Figura 9–11). Este patrón se repite no solo bajo el proceso de dispersión sino también con los modelos nulos que consideran la precipitación y temperatura.

Funcionalmente, la  $\beta D$  de las comunidades no fue significativamente alta después de que los datos observados fueran comparados con los modelos nulos, solo un par de comunidades surgió como significativamente alto en el modelo nulo de precipitación. Pocos pares con  $\beta D$  baja son significativos bajo cualquiera de los modelos, posiblemente porque a comparación con el conjunto de datos utilizados en la  $\beta D$  taxonómica y filogenética, la  $\beta D$  funcional tiene menos comunidades y éstas a su vez contienen solo la fracción de especies con datos de morfología completa. Por lo que se puede esperar que las simulaciones generadas con los modelos nulos basados en procesos no tuvieran una distribución amplia de valores. Los datos simulados probablemente estuvieran muy cerca del valor observado de  $\beta D$  y por lo tanto no se pudiera detectar una diferencia significativa de la expectativa. El reducido número de pares significativos de  $\beta D$  funcional también pueden deberse a que en general no existen grandes diferencias en la morfología de las especies entre comunidades. La disimilitud funcional entre comunidades podría ser una respuesta a la diversidad de formas que presentan las salamandras neotropicales y de las diferencias en condiciones ambientales y hábitats disponibles en cada celda. Sin embargo, si en cada una de las comunidades existen especies representantes de los diferentes hábitats que usan las salamandras, es de esperar que las diferencias entre comunidades no sean mayores de una distribución generada al azar. Entre los linajes de Bolitoglossini existe convergencia en la forma del cuerpo (Parra-Olea *et al.*, 2004; Jaekel y Wake, 2007; Baken y Adams, 2019). Por ejemplo, Wake (1987) menciona que hay especies de *Nototriton* habitantes de bromelias más parecidas a aquellas de *Dendrotriton* que ocupan el mismo hábitat que a sus congéneres terrestres. Lo anterior sugiere que a pesar de que dos comunidades no sean similares en la composición de especies, pueden serlo funcionalmente. Swenson *et al.* (2012) discuten que la convergencia evolutiva de las comunidades puede generar diversidad funcional baja, patrón que también puede encontrarse si entre las comunidades hay un ambiente homogéneo. Dependiendo de la divergencia de las especies, es de esperarse conservación de nicho entre especies cercanamente relacionadas que fueron separadas por barreras geográficas, o bien, que

exista una divergencia de los nichos que ocupan las especies si éstas se extienden en una región amplia con heterogeneidad ambiental (Rovito, 2017).

Los pocos pares de  $\beta$ D funcional baja presentan también baja  $\beta$ D filogenética y taxonómica y son comunidades cercanas geográficamente. La  $\beta$ D funcional baja puede entonces deberse a la cercanía de los sitios que contribuye a que las condiciones ambientales sean similares y se compartan especies entre las comunidades; además la similitud en condiciones puede promover una posible conservación de nicho o que la diversidad funcional no aumente en las especies que son diferentes entre comunidades (Swenson, 2011a) (Figuras 12 y 13).

Los patrones de  $\beta$ D en sus tres componentes sugieren que la dispersión de las salamandras es probablemente el proceso más importante en el ensamble de las comunidades, que se refleja en la distancia entre las comunidades. La proximidad entre localidades dentro de una región, así como barreras, pueden influir en la dispersión y por lo tanto en la similitud entre comunidades locales (Chase, 2003). Por ejemplo, los pares de comunidades con  $\beta$ D alta taxonómica y filogenética se encuentran separados por distancias mayores (Figura 6–8 y Figura 9–11, respectivamente), es decir que la distancia entre comunidades está influyendo en la similitud entre ellas. Las comunidades con  $\beta$ D funcional baja son sitios geográficamente cercanos, dentro del mismo conjunto de elevaciones en el Eje Volcánico o en las tierras bajas en la frontera de Guatemala y Honduras (Figuras 12 y 13). Como se mencionó anteriormente, los patrones observados de  $\beta$ D en las comunidades sugieren que la composición de ellas depende también de la historia biogeográfica. Aunque en los mapas no se muestren, la mayoría de los pares de comunidades con  $\beta$ D taxonómica alta se encuentran atravesando barreras geográficas. Lo anterior corresponde al alto recambio de especies que ha ocurrido entre regiones por la diversificación de las especies dentro de cada región. Por ejemplo, un gran número de especies de *Bolitoglossa* se han generado al interior de regiones biogeográficas pero debido a sus restricciones fisiológicas no cruzaron barreras hacia otras regiones. Géneros como *Parvimolge*, *Ixalotriton* y *Bradytriton* que se originaron dentro de una región (Eje Volcánico y Bloque Maya para los últimos dos) y cuyas especies no fueron capaces de

atravesar las barreras biogeográficas, están contribuyendo a la  $\beta$ D filogenética alta entre regiones biogeográficas. *Parvimolge*, *Bradytriton* y *Nyctanolis* se caracterizan por ser géneros monotípicos que además representan ramas largas en la filogenia de Bolitoglossini (Rovito *et al.*, 2015), por lo que se espera que dichas especies contribuyan en gran medida a la  $\beta$ D filogenética cuando éstas se distribuyen en alguna de las comunidades.

Se sabe que la distancia entre comunidades está relacionada con la similitud de éstas, se trata de un fenómeno conocido como decaimiento de la similitud entre comunidades (Qian y Ricklefs, 2012). El decaimiento de la similitud con la distancia se refiere a que la similitud en la composición de dos sitios disminuye conforme se incrementa la distancia entre ellos (Nekola y White, 1999; Soininen *et al.*, 2007; Calderón-Patrón *et al.*, 2012). Este fenómeno responde a tres mecanismos: la diferencia en condiciones de los sitios, la cantidad de barreras entre sitios y la capacidad de dispersión de las especies (Soininen *et al.*, 2007).

Los mecanismos anteriores se reflejan en el área extensa que estamos considerando para los cálculos de  $\beta$ D. Aunque probablemente existan comunidades alejadas con similitud en condiciones ambientales (quizás porque las salamandras prefieren esas condiciones), por el hecho de que los organismos estudiados tienen una reducida capacidad de dispersión, tienen una baja probabilidad de alcanzar lugares con las condiciones adecuadas (Wake, 2009; Rovito, 2017). Es importante considerar no solamente la capacidad de los organismos para dispersarse sino las propiedades del sitio (Lessard *et al.*, 2012a) y las regiones que ocupan las salamandras neotropicales son reconocidas como centros de alta complejidad topográfica y gran variedad biológica (Townsend, 2014), características que en conjunto han permitido el surgimiento de los patrones de diversidad de las salamandras neotropicales.

Según Soininen *et al.* (2007), los patrones en el decaimiento de la similitud se pueden alterar cuando se estudian diferentes “provincias evolutivas”, donde las comunidades no comparten una historia evolutiva. Como se mencionó antes, los pares con mayor

recambio filogenético ocurren atravesando barreras como por ejemplo aquellas comunidades separadas por el Istmo de Tehuantepec. Esta barrera es de gran importancia para Bolitoglossini porque separa los dos clados de la tribu, y se ha asociado con eventos de vicarianza para otros grupos (Morrone, 2005; Figura 1 y 14). La  $\beta$ D filogenética tiende a incrementarse cuando existe aislamiento histórico (Penone *et al.*, 2016); al respecto Zhang *et al.* (2013) encontraron en un análisis de  $\beta$ D filogenética que los valores más altos de disimilitud ocurrían entre parcelas de bosques localizadas en extremos espaciales de su área de estudio, incluso reportan que existe un recambio filogenético basal y no solamente un recambio de especies congéneres.

Los anfibios y entre ellos las salamandras neotropicales comparten restricciones fisiológicas y de dispersión. Características por las que se espera que los cambios en variables como la temperatura y precipitación sean las que delimiten la similitud en la composición de las comunidades (da Silva *et al.*, 2014). Es probable que el proceso de filtración ambiental no tuviera un gran peso en el ensamble de nuestras comunidades porque abarcan diferentes rangos de elevación de las especies en cada una de las celdas. Como se mencionó antes, Bolitoglossini se concentra en regiones montañosas donde se cree que las diferencias en altura y condiciones ambientales jugaron un papel importante en la diversificación. Es posible que en una escala más local, al capturar comunidades que se separan por la zonación elevacional, sean las variables de la filtración ambiental las que jueguen un rol importante en el ensamble de las comunidades de salamandras neotropicales.

Relevancia de los métodos

De acuerdo a Koleff *et al.* (2003), es preferible que los análisis de  $\beta$ D se realicen entre unidades que tengan un tamaño comparable, por lo cual nosotros usamos celdas del mismo tamaño. La extensión del muestreo abarcó la mayoría de la distribución de Bolitoglossini en comunidades que evitaban caer en una escala fina, lo cual favorece el entendimiento de los procesos ecológicos y evolutivos en el ensamble de las comunidades (Lessard *et al.*, 2012b).

La riqueza de las comunidades que aquí se presenta (mediana = 5) no difiere con las reportadas previamente a pesar de que la escala no es local y que la delimitación de sus posiciones fue arbitraria. Wake (2009), encontró que la comunidad más diversa en el Volcán Tajumulco, en Guatemala estaba conformada por siete especies en elevaciones altas, el transecto elevacional completo en Tajumulco incluye nueve especies (Schmidt, 1936).

Al incluir información morfológica y evolutiva además de la composición de las especies, el enfoque de diversidad beta en sus tres componentes tiene grandes ventajas para poder inferir los procesos que han generado la diversidad y realizar mejores inferencias sobre el ensamble de comunidades (Webb *et al.*, 2002; Stegen y Hurlbert, 2011; Swenson, 2011b). Además, el analizar los procesos por separado para cada uno de los componentes también puede dar luz sobre la importancia de factores estocásticos y determinísticos en cada patrón (Zhang *et al.*, 2013). A pesar de eso, este enfoque no ha sido aplicado ampliamente en los estudios, siendo la mayoría de realizados en comunidades vegetales y algunos vertebrados como aves y peces (Swenson *et al.*, 2012; Villéger *et al.*, 2012; Weinstein *et al.*, 2014). Además del trabajo de Riemann *et al.* (2017) sobre diversidad funcional de un ensamble de ranas en Madagascar, el estudio que ahora presentamos sería probablemente el único sobre  $\beta D$  funcional en anfibios, específicamente en salamandras.

Los modelos nulos basados en procesos se han utilizado por su mayor realismo al elegir un acervo de especies definido explícitamente (Lessard *et al.*, 2016). El acervo de especies es el resultado de utilizar información de las especies que a su vez permite determinar la importancia de las variables con que fue establecido. En este caso, los modelos nulos basados en procesos fueron una alternativa que nos permitió realizar comparaciones de los datos observados con la expectativa a partir de la distribución de las especies y de la similitud ambiental de las comunidades. En los modelos nulos comunes, se asume que todas las especies en el acervo de especies son capaces de dispersarse a cada una de las comunidades y que todas las comunidades comparten el mismo acervo de especies (Lessard *et al.*, 2012b). El uso del *dispersion field* evita las suposiciones anteriores que no necesariamente se cumplen en las salamandras neotropicales.

Lessard *et al.* (2016) expresan que no existe una manera sencilla de decidir el nivel de restricción del *dispersion field* y con ello los modelos nulos. Los cuantiles 95 y 99 redujeron la variación de las simulaciones al punto en que el resultado de los modelos nulos consistía en valores únicos en lugar de distribuciones de valores contra los cuales comparar la diversidad beta observada. Probablemente la baja incidencia o presencia de las especies de salamandras en las comunidades, que puede ser vista como un *proxy* de su probabilidad de dispersión (Lessard *et al.*, 2012a) sea la principal causa de la fuerza de la restricción de los modelos nulos. En promedio, las especies podían encontrarse en tres comunidades, aunque hubo especies que solo se distribuyeron en una comunidad. La importancia de estas especies de baja incidencia en los modelos nulos destaca cuando las comunidades del *dispersion field* son filtradas por la similitud de las variables de cada modelo nulo. Si ciertas comunidades son descartadas con ellas lo son también sus especies, y al perder la opción de incluir especies diferentes a las de otras comunidades, la variación de la expectativa disminuye. Por otro lado, las especies con mayor incidencia son las que están conectando un mayor número de comunidades dentro del *dispersion field*. La comunidad que forma más pares con otras comunidades se encuentra en Chiapas, México, entre sus especies se cuentan *Bolitoglossa mexicana*, *B. rufescens* y *B. occidentalis* (incidencia de 22, 17 y 9 comunidades respectivamente), especies que se encuentran en tierras bajas (Wake *et al.*, 1992; Rovito *et al.*, 2009). García-París *et al.* (2000) reportan que las cinco especies con mayor distribución en un transecto en Cerro de la Muerte-Tapantí, Costa Rica corresponden a elevaciones debajo de los 1500 metros, tres de ellas ocurren bajo los 700 metros abajo del paso entre montañas. Schmidt (1936) explica que las especies que se encuentran en las zonas bajas tienen una distribución continua por toda la costa Pacífica desde El Salvador, Guatemala y Chiapas.

Características de las comunidades de Bolitoglossini

Los análisis sobre comunidades de salamandras neotropicales se han realizado sobre transectos que generalmente son divididos en rangos de elevación. Es probable que las comunidades que fueron establecidas en este trabajo estén capturando varias

comunidades delimitadas en dichos rangos de elevación, sin embargo, en algunos casos es posible comparar estudios previos con nuestros resultados.

Nuestra comunidad con el número más alto de especies contiene 19 especies de los géneros *Bolitoglossa*, *Nototriton* y *Oedipina* y se encuentra en Costa Rica. Es en esta misma región donde Wake y Lynch (1976) reportaron para su transecto Tapantí de 60 km de longitud 21 especies y para el transecto Irazú de aproximadamente 55 km 11 especies pertenecientes a los mismos géneros. García-París *et al.* (2000) compilaron datos de las especies encontradas en un transecto elevacional en Cerro de la Muerte, Costa Rica. Dicho transecto abarcó elevaciones desde 1100 hasta 3500 msnm en una extensión de aproximadamente 35 km, donde fueron encontradas 18 especies. Cuatro especies coocurriendo entre los 2600–2800 msnm son reportadas en el mismo trabajo, así como 11 especies entre 1200–1600 msnm.

Entre las comunidades que analizamos se encuentra una región en México que se caracteriza por su diversidad, se localiza en los estados de Puebla y Veracruz. En esta región, una sola de las comunidades contiene 17 especies pertenecientes a los géneros *Aquiloerycea*, *Bolitoglossa*, *Chiropterotriton*, *Isthmura*, *Parvimolge*, *Pseudoeurycea* y *Thorius*. En la misma zona Wake *et al.* (1992) reportaron 15 especies de seis géneros diferentes (*Pseudoeurycea*, *Thorius*, *Chiropterotriton*, *Isthmura*, *Parvimolge* y *Bolitoglossa*) en un transecto de Veracruz, México.

La comunidad más rica en este estudio para Guatemala tiene 13 especies pertenecientes a los géneros *Bolitoglossa*, *Dendrotriton*, *Oedipina* y *Pseudoeurycea*. Wake *et al.* (1992) reportaron un transecto de Guatemala Pacífico con 15 especies de los mismos géneros. Las comunidades de Sudamérica fueron descartadas en este trabajo porque en la extensión de las celdas no se encontraron tres o más especies, patrón que Wake (1987) previamente reportó.

El entendimiento del mantenimiento y origen de la diversidad ha sido una meta en la ecología. La incorporación de datos informativos y métodos novedosos es una manera de acercarnos a resolver el problema del ensamble de comunidades. En este trabajo



utilizamos a las comunidades de salamandras neotropicales como modelo de estudio por su diversidad, extensión y requerimientos fisiológicos. Las características anteriores se reunieron en datos para el análisis taxonómico, filogenético y funcional de la diversidad beta de sus comunidades. El uso de modelos nulos basados en procesos representa un avance en la interpretación de los patrones de  $\beta D$ , porque los modelos nulos comunes no fueron útiles al reflejar en sus simulaciones comunidades que no son realistas. Los modelos nulos basados en procesos nos permitieron además inferir la importancia de las variables involucradas en el ensamble de las comunidades. Para las comunidades de Bolitoglossini la dispersión de los organismos (traducido en la distancia entre sitios), es probablemente el proceso más importante en su ensamble. La dispersión como proceso determinante del ensamble de las comunidades de Bolitoglossini se puede relacionar no solamente con la reducida vagilidad de las salamandras, sino también con la topología del terreno, la presencia de hábitats discontinuos y barreras geográficas.

## CONCLUSIONES

Usando datos de las localidades, caracteres morfológicos y la filogenia de las salamandras neotropicales, analizamos los patrones de  $\beta D$  en sus tres componentes: taxonómico, filogenético y funcional. En general, las comunidades de Bolitoglossini tienen una  $\beta D$  alta en los tres componentes. La mayoría de los casos de  $\beta D$  baja corresponden a pares de comunidades dentro de regiones biogeográficas; mientras que la  $\beta D$  alta ocurre entre comunidades en diferentes regiones.

La implementación de modelos nulos basados en procesos permitió identificar los pares de comunidades con  $\beta D$  significativamente alta o baja respecto a las simulaciones usando el *dispersion field* para cada comunidad. Este tipo de modelo nulo se ha utilizado previamente en análisis de estructura de las comunidades, pero aquí demostramos que se puede emplear en estudios de  $\beta D$ . Taxa con distribuciones restringidas y alta diversidad como las salamandras neotropicales se verían particularmente beneficiadas por el establecimiento de acervos realistas para la construcción de sus modelos nulos.

Se probaron dos clases de procesos que podían explicar el ensamble de comunidades: dispersión (por distancia Euclidiana) y filtración ambiental (estimada con la precipitación y temperatura). Los patrones de  $\beta D$  sugieren que la dispersión es el proceso más importante en el ensamble de las comunidades.

## PERSPECTIVAS

Las comunidades de este estudio fueron delimitadas por una cuadrícula sobre la extensión geográfica de *Bolitoglossini* de manera horizontal. Sin embargo, con el objetivo de mejorar las interpretaciones del ensamble de especies, los análisis de  $\beta$ D podrían realizarse en el gradiente altitudinal para capturar las diferencias entre comunidades separadas por las restricciones fisiológicas de las especies. A propósito de la fisiología de las salamandras, un carácter funcional interesante de incluir en los análisis de  $\beta$ D funcional sería la tolerancia térmica de las especies.

La restricción en los modelos nulos que se siguió podría mejorarse al realizar cortes por más cuantiles en su generación y no limitar demasiado las simulaciones. Siendo que la dispersión parece ser el proceso más importante en el ensamble de comunidades de *Bolitoglossini*, incluir una variable como la distancia costo por la topología del terreno podría reflejar patrones más realistas de la disimilitud entre comunidades.

La aplicación de  $\beta$ D es de interés no solamente para la ecología de comunidades sino también para estudios de evolución. Utilizar los tres componentes de  $\beta$ D en el estudio de la especiación es necesario para poder observar patrones de recambio de especies y linajes, así como la similitud en las características de los organismos promovidos a lo largo de rangos de elevación o gradientes ambientales.

Los procesos que moldean el ensamble de las comunidades son observados de manera diferencial de acuerdo a la escala. El estudio de los patrones desde un punto de vista más local como sería en el caso de separar comunidades por el gradiente altitudinal, podría dar luz sobre el efecto de la filtración ambiental e incluso las interacciones bióticas en el establecimiento de las comunidades.

## REFERENCIAS

- Adams, D. C., & Rohlf, F. J. (2000). Ecological character displacement in *Plethodon*: biomechanical differences found from a geometric morphometric study. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *97*(8), 4106-4111.
- Adams, D. C. (2007). Organization of *Plethodon* salamander communities: guild-based community assembly. *Ecology*, *88*(5), 1292-1299.
- Adams, D. C., & Nistri, A. (2010). Ontogenetic convergence and evolution of foot morphology in European cave salamanders (Family: Plethodontidae). *BMC Evolutionary Biology*, *10*(1), 216.
- Adams, D. C., Korneisel, D., Young, M., & Nistri, A. (2017). Natural history constrains the macroevolution of foot morphology in European plethodontid salamanders. *The American Naturalist*, *190*(2), 292-297.
- Alberch, P. (1981). Convergence and parallelism in foot morphology in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*. I. Function. *Evolution*, *35*(1), 84-100.
- Baken, E. K., & Adams, D. C. (2019). Macroevolution of arboreality in salamanders. *Ecology and Evolution*, *9*(12), 7005-7016.
- Baldeck, C. A., Kembel, S. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., John, R., Turner, B. L., Madawala, S., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Bunyavejchewin, S., Kiratiprayoon, S., Yaacob, A., Supardi, M. N. N., Valencia, R., Navarrete, H., Davies, S. J., Chuyong, B., Kenfack, D., Thomas, D. W., & Dalling, J. W. (2016). Phylogenetic turnover along local environmental gradients in tropical forest communities. *Oecologia*, *182*(2), 547-557.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, *19*(1), 134-143.

- Baselga, A., Gómez-Rodríguez, C., & Lobo, J. M. (2012). Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. *PLoS one*, 7(2), e32341.
- Baselga, A., & Orme, C. D. L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808-812.
- Baselga, A., & Leprieur, F. (2015). Comparing methods to separate components of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9), 1069-1079.
- Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J., & Leprieur, F. (2017). Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. *Package betapart, Version*, 1-4.
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal statistical society: series B (Methodological)*, 57(1), 289-300.
- Bishop, T. R., Robertson, M. P., van Rensburg, B. J., & Parr, C. L. (2015). Contrasting species and functional beta diversity in montane ant assemblages. *Journal of Biogeography*, 42(9), 1776-1786.
- Bruce, R. C. (2011). Community assembly in the salamander genus *Desmognathus*. *Herpetological Monographs*, 25(1), 1-24.
- Bryant, J. A., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A. J., Enquist, B. J., & Green, J. L. (2008). Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(Supplement 1), 11505-11511.
- Calderón-Patrón, J. M., Moreno, C. E., & Zuria, I. (2012). La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(3), 879-891.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V., & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters*, 12(7), 693-715.

- Chase, J. M., Kraft, N. J., Smith, K. G., Vellend, M., & Inouye, B. D. (2011). Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in  $\alpha$ -diversity. *Ecosphere*, 2(2), 1-11.
- Chase, J. M. (2003). Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136(4), 489-498.
- Colwell, R. K., & Winkler, D. W. (1984). A null model for null models in biogeography. *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*, 344-359.
- Cilleros, K., Allard, L., Grenouillet, G., & Brosse, S. (2016). Taxonomic and functional diversity patterns reveal different processes shaping European and Amazonian stream fish assemblages. *Journal of Biogeography*, 43(9), 1832-1843.
- Cruz-Elizalde, R., Berriozabal-Islas, C., Hernández-Salinas, U., Martínez-Morales, M. A., & Ramírez-Bautista, A. (2016). Amphibian species richness and diversity in a modified tropical environment of central Mexico. *Tropical Ecology*, 57(3), 407-417.
- da Silva, F. R., Almeida-Neto, M., & Arena, M. V. N. (2014). Amphibian beta diversity in the Brazilian Atlantic Forest: contrasting the roles of historical events and contemporary conditions at different spatial scales. *PLoS one*, 9(10), e109642.
- De Chaumont, F., Dallongeville, S., Chenouard, N., Hervé, N., Pop, S., Provoost, T., Meas-Yedid, V., Pankajakshan, P., Lecomte, T., Le Montagner, Y., Lagache, T., & Olivo-Marin, J. C. (2012). Icy: an open bioimage informatics platform for extended reproducible research. *Nature methods*, 9(7), 690.
- Duarte, L. D. S., Bergamin, R. S., Marcilio-Silva, V., Seger, G. D. D. S., & Marques, M. C. M. (2014). Phylobetadiversity among forest types in the Brazilian Atlantic Forest complex. *PloS one*, 9(8), e105043.
- Edgar, R. C. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic acids research*, 32(5), 1792-1797.

- Emerson, B. C., & Gillespie, R. G. (2008). Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(11), 619-630.
- Feder, M. E., & Burggren, W. W. (Eds.). (1992). *Environmental physiology of the amphibians* (pp. 136, 149, 205, 214, 398, 399). University of Chicago Press.
- García-París, M., Good, D. A., Parra-Olea, G., & Wake, D. B. (2000). Biodiversity of Costa Rican salamanders: implications of high levels of genetic differentiation and phylogeographic structure for species formation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(4), 1640-1647.
- González-Caro, S., Umaña, M. N., Álvarez, E., Stevenson, P. R., & Swenson, N. G. (2014). Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional-scale environmental gradients in northwest South America. *Journal of Plant Ecology*, 7(2), 145-153.
- Graham, C. H., & Fine, P. V. (2008). Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology letters*, 11(12), 1265-1277.
- Graham, C. H., Parra, J. L., Rahbek, C., & McGuire, J. A. (2009). Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19673-19678.
- Graves, G. R., & Rahbek, C. (2005). Source pool geometry and the assembly of continental avifaunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(22), 7871-7876.
- Guevara, J. E., Damasco, G., Baraloto, C., Fine, P. V., Peñuela, M. C., Castilho, C., Vincentini, A., Cárdenas, D., Wittmann, F., Targhetta, N., Phillips, O., Stropp, J., Amaral, I., Maas, P., Monteagudo, A., Jimenez, E. M., Thomas, R., Brienen, R., Duque, A., Magnusson, W., Ferreira, C., Honorio, E., De Almeida Matos, F., Arevalo, F. R., Engel, J., Petronelli, P., Vasquez, R., & ter Steege, H. (2016). Low phylogenetic beta diversity and geographic neo-endemism in Amazonian white-sand forests. *Biotropica*, 48(1), 34-46.

- Hanz, D. M., Böhning-Gaese, K., Ferger, S. W., Fritz, S. A., Neuschulz, E. L., Quitián, M., Santillán, V., Töpfer, T., & Schleuning, M. (2018). Functional and phylogenetic diversity of bird assemblages are filtered by different biotic factors on tropical mountains. *Journal of Biogeography*, *46*(2), 291-303.
- Hernandez-Salinas, U., & Ramírez-Bautista, A. (2012). Diversity of amphibian communities in four vegetation types of Hidalgo State, Mexico. *The Open Conservation Biology Journal*, *6*(1), 1-11
- Heying, H. 2003. "Plethodontidae" (On-line), Animal Diversity Web. Recuperado de <https://animaldiversity.org/accounts/Plethodontidae/>
- Hillman, S. S. , Withers, P. C., Drewes, R. C., & Hillyard, S. D. (2009). *Ecological and environmental physiology of amphibians* (pp. 26-34). Oxford University Press.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, *25*(15), 1965-1978.
- Jaekel, M., & Wake, D. B. (2007). Developmental processes underlying the evolution of a derived foot morphology in salamanders. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(51), 20437-20442.
- Jarzyna, M. A., & Jetz, W. (2016). Detecting the multiple facets of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, *31*(7), 527-538.
- Karger, D. N., Cord, A. F., Kessler, M., Kreft, H., Kühn, I., Pompe, S., Sandel, B., Sarmiento Cabral, J., Smith, A. B., Svenning, J. C., Tuomisto, H., Weigelt, P., & Wesche, K. (2016). Delineating probabilistic species pools in ecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, *25*(4), 489-501.
- Koleff, P., Gaston, K. J., & Lennon, J. J. (2003). Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, *72*(3), 367-382.



- Kozak, K. H., Mendyk, R. W., & Wiens, J. J. (2009). Can parallel diversification occur in sympatry? Repeated patterns of body-size evolution in coexisting clades of North American salamanders. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, *63*(7), 1769-1784.
- Kozak, K. H. (2017). What drives variation in plethodontid salamander species richness over space and time? *Herpetologica*, *73*(3), 220-228.
- Kraft, N. J., Cornwell, W. K., Webb, C. O., & Ackerly, D. D. (2007). Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, *170*(2), 271-283.
- Kraft, N. J., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., & Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional ecology*, *29*(5), 592-599.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y., & Guindon, S. (2012). PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular biology and evolution*, *29*(6), 1695-1701.
- Lessard, J. P., Belmaker, J., Myers, J. A., Chase, J. M., & Rahbek, C. (2012a). Inferring local ecological processes amid species pool influences. *Trends in Ecology & Evolution*, *27*(11), 600-607.
- Lessard, J. P., Borregaard, M. K., Fordyce, J. A., Rahbek, C., Weiser, M. D., Dunn, R. R., & Sanders, N. J. (2012b). Strong influence of regional species pools on continent-wide structuring of local communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*(1727), 266-274.
- Lessard, J. P., Weinstein, B. G., Borregaard, M. K., Marske, K. A., Martin, D. R., McGuire, J. A., Parra, J. L., Rahbek, C., & Graham, C. H. (2016). Process-based species pools reveal the hidden signature of biotic interactions amid the influence of temperature filtering. *The American Naturalist*, *187*(1), 75-88.

- McKnight, M. W., White, P. S., McDonald, R. I., Lamoreux, J. F., Sechrest, W., Ridgely, R. S., & Stuart, S. N. (2007). Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PLoS biology*, 5(10), e272.
- Marshall, J. L., & Camp, C. D. (2006). Environmental correlates of species and genetic richness in lungless salamanders (family Plethodontidae). *Acta Oecologica*, 29(1), 33-44.
- Meza-Parral, Y., & Pineda, E. (2015). Amphibian diversity and threatened species in a severely transformed Neotropical region in Mexico. *PloS one*, 10(3), e0121652.
- Mittelbach, G. G., & Schemske, D. W. (2015). Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(5), 241-247.
- Morrone, J. J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 76(2), 207-252.
- Moura, M. R., Costa, H. C., Argôlo, A. J., & Jetz, W. (2017). Environmental constraints on the compositional and phylogenetic beta-diversity of tropical forest snake assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 86(5), 1192-1204.
- Myers, J. A., Chase, J. M., Jiménez, I., Jørgensen, P. M., Araujo-Murakami, A., Paniagua-Zambrana, N., & Seidel, R. (2013). Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology letters*, 16(2), 151-157.
- Nekola, J. C., & White, P. S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26(4), 867-878.
- Ochoa-Ochoa, L. M., Munguía, M., Lira-Noriega, A., Sánchez-Cordero, V., Flores-Villela, O., Navarro-Sigüenza, A., & Rodríguez, P. (2014). Spatial scale and  $\beta$ -diversity of terrestrial vertebrates in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(3), 918-930.

- Parra-Olea, G., García-París, M., & Wake, D. B. (2004). Molecular diversification of salamanders of the tropical American genus *Bolitoglossa* (Caudata: Plethodontidae) and its evolutionary and biogeographical implications. *Biological Journal of the Linnean Society*, *81*(3), 325-346.
- Peixoto, F. P., Braga, P. H. P., Cianciaruso, M. V., Diniz-Filho, J. A. F., & Brito, D. (2013). Global patterns of phylogenetic beta diversity components in bats. *Journal of Biogeography*, *41*(4), 762-772.
- Peixoto, F. P., Villalobos, F., Melo, A. S., Diniz-Filho, J. A. F., Loyola, R., Rangel, T. F., & Cianciaruso, M. V. (2017). Geographical patterns of phylogenetic beta-diversity components in terrestrial mammals. *Global Ecology and Biogeography*, *26*(5), 573-583.
- Penone, C., Weinstein, B. G., Graham, C. H., Brooks, T. M., Rondinini, C., Hedges, S. B., Davidson, A. D., & Costa, G. C. (2016). Global mammal beta diversity shows parallel assemblage structure in similar but isolated environments. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*(1837), 20161028.
- Pike, N. (2011). Using false discovery rates for multiple comparisons in ecology and evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, *2*(3), 278-282.
- Pough, F. H., Magnusson, W. E., Ryan, M. J., Wells, K. D., & Taigen T. L. (1992). Behavioral Energetics. En Feder, Martin E., & Warren W. Burggren, eds. *Environmental physiology of the amphibians* (pp. 389, 399). University of Chicago Press.
- Qian, H., & Ricklefs, R. E. (2012). Disentangling the effects of geographic distance and environmental dissimilarity on global patterns of species turnover. *Global ecology and Biogeography*, *21*(3), 341-351.
- Riemann, J. C., Ndriantsoa, S. H., Rödel, M. O., & Glos, J. (2017). Functional diversity in a fragmented landscape—Habitat alterations affect functional trait composition of frog assemblages in Madagascar. *Global Ecology and Conservation*, *10*, 173-183.

- Rome, L. C., Stevens, E. D., & John-Adler, J. B. (1992). The Influence of Temperature and Thermal Acclimation of Physiological Function. En Feder, Martin E., & Warren W. Burggren, eds. *Environmental physiology of the amphibians* (pp. 205, 214). University of Chicago Press.
- Rosabal, D., Burgaz, A. R., & Reyes, O. J. (2016). Analizando la diversidad beta en ensambles de líquenes en un gradiente vertical sobre cinco especies de forófitos en la pluvisila montana de la Gran Piedra, Cuba/Partitioning beta-diversity of lichens assemblages in a vertical gradient on five tree species of the montane rainforest of Gran Piedra, Cuba. *Botanica Complutensis*, 40, 23.
- Rovito, S. M., Parra-Olea, G., Vásquez-Almazán, C. R., Papenfuss, T. J., & Wake, D. B. (2009). Dramatic declines in neotropical salamander populations are an important part of the global amphibian crisis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(9), 3231-3236.
- Rovito, S. M., Parra-Olea, G., Recuero, E., & Wake, D. B. (2015). Diversification and biogeographical history of Neotropical plethodontid salamanders. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 175(1), 167-188.
- Rovito, S. M. (2017). The geography of speciation in Neotropical salamanders. *Herpetologica*, 73(3), 229-241.
- Saladin, B., Thuiller, W., Graham, C. H., Lavergne, S., Maiorano, L., Salamin, N., & Zimmermann, N. E. (2019). Environment and evolutionary history shape phylogenetic turnover in European tetrapods. *Nature communications*, 10(1), 249.
- Salvidio, S., Crovetto, F., & Adams, D. C. (2015). Potential rapid evolution of foot morphology in Italian plethodontid salamanders (*Hydromantes strinatii*) following the colonization of an artificial cave. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(7), 1403-1409.
- Schmidt, K. P. (1936). *Guatemalan salamanders of the genus Oedipus*. Field Museum of Natural History, XX(17), 135-166.

- Shen, X. X., Liang, D., Chen, M. Y., Mao, R. L., Wake, D. B., & Zhang, P. (2016). Enlarged multilocus data set provides surprisingly younger time of origin for the Plethodontidae, the largest family of salamanders. *Systematic Biology*, *65*(1), 66-81.
- Shoemaker, V. H., Hillman, S. S., Hillyard, S. D., Jackson, D. C., McClanahan, L. L., Withers, P. C., & Wygoda, M. L. (1992). Exchange of Water, Ions, and Respiratory Gases in Terrestrial Amphibians. In Feder, Martin E., & Warren W. Burggren, eds. *Environmental physiology of the amphibians* (pp. 136, 149). University of Chicago Press.
- Smith, M. A., & M. Green, D. (2005). Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography*, *28*(1), 110-128.
- Soininen, J., McDonald, R., & Hillebrand, H. (2007). The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, *30*(1), 3-12.
- Stegen, J. C., & Hurlbert, A. H. (2011). Inferring ecological processes from taxonomic, phylogenetic and functional trait  $\beta$ -diversity. *PloS one*, *6*(6), e20906.
- Stegen, J. C., Lin, X., Konopka, A. E., & Fredrickson, J. K. (2012). Stochastic and deterministic assembly processes in subsurface microbial communities. *The International Society for Microbial Ecology Journal*, *6*(9), 1653.
- Swenson, N. G., Anglada-Cordero, P., & Barone, J. A. (2011). Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *278*(1707), 877-884.
- Swenson, N. G. (2011a). The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany*, *98*(3), 472-480.
- Swenson, N. G. (2011b). Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PloS one*, *6*(6), e21264.

- Swenson, N.G., Erickson, D.L., Mi, X., Bourg, N.A., Forero-Montaña, J., Ge, X., Howe, R., Lake, J.K., Liu, X., Ma, K., Pei, N., Thompson, J., Uriarte, M., Wolf, A., Wright, S.J., Ye, W., Zhang, J., Zimmerman, J.K. & Kress, W.J. (2012), Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 93: S112-S125.
- Swenson, N. G. (2014). *Functional and phylogenetic ecology in R* (pp. 64-75). New York: Springer.
- Townsend, J. H. (2014). Characterizing the Chortís Block Biogeographic Province: geological, physiographic, and ecological associations and herpetofaunal diversity. *Mesoamerican Herpetology*, 1(2), 204-252.
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, 85(2), 183-206.
- Vellend, M., Cornwell, W. K., Magnuson-Ford, K., & Mooers, A. Ø. (2011). Measuring phylogenetic biodiversity. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford, 194-207.
- Villéger, S., Novack-Gottshall, P. M., & Mouillot, D. (2011). The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. *Ecology Letters*, 14(6), 561-568.
- Wake, D., & Lynch, J. (1976). The distribution, ecology, and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Bulletin* 25:1-65.
- Wake, D. B. (1987). Adaptive radiation of salamanders in Middle American cloud forests. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74(2), 242-264.
- Wake, D. B., Papenfuss, T. J., & Lynch, J. F. (1992). Distribution of salamanders along elevational transects in Mexico and Guatemala. *Tulane Studies in Zoology and Botany, Supplementary Publication*, 1, 303-319.

- Wake, D. B. (2009). What salamanders have taught us about evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 333-352.
- Wang, X., Wiegand, T., Swenson, N. G., Wolf, A. T., Howe, R. W., Hao, Z., Lin, F., Ye, J., & Yuan, Z. (2015). Mechanisms underlying local functional and phylogenetic beta diversity in two temperate forests. *Ecology*, 96(4), 1062-1073.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 475-505.
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., & Bentivenga, S. (2011). Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576), 2403-2413.
- Weinstein, B. G., Tinoco, B., Parra, J. L., Brown, L. M., McGuire, J. A., Stiles, F. G., & Graham, C. H. (2014). Taxonomic, phylogenetic, and trait beta diversity in South American hummingbirds. *The American Naturalist*, 184(2), 211-224.
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological monographs*, 30(3), 279-338.
- Wiens, J. J., Parra-Olea, G., García-París, M., & Wake, D. B. (2007). Phylogenetic history underlies elevational biodiversity patterns in tropical salamanders. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1612), 919-928.
- Xing, D., & He, F. (2019). Environmental filtering explains a U-shape latitudinal pattern in regional  $\beta$ -diversity for eastern North American trees. *Ecology letters*, 22(2), 284-291.
- Yang, J., Swenson, N. G., Zhang, G., Ci, X., Cao, M., Sha, L., Li, J., Ferry Slik, J. W., & Lin, L. (2015). Local-scale partitioning of functional and phylogenetic beta diversity in a tropical tree assemblage. *Scientific reports*, 5, 12731.

Zhang, J. L., Swenson, N. G., Chen, S. B., Liu, X. J., Li, Z. S., HUANG, J. H., Mi, X. C., & Ma, K. P. (2013). Phylogenetic beta diversity in tropical forests: implications for the roles of geographical and environmental distance. *Journal of Systematics and Evolution*, 51(1), 71-85.