



ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Patrones y causas de estructuración geográfica latitudinal de los oribátidos (Acari: Oribatida) en Patagonia y Antártica

Patterns and causes of geographical latitudinal structure of oribatid (Acari: Oribatida) in Patagonia and Antarctica

ALVARO ZÚÑIGA-REINOSO, CHRISTIAN MUÑOZ-ESCOBAR & CRISTIÁN E. HERNÁNDEZ*

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas,
Universidad de Concepción, Casilla 160 - C, Concepción, Chile

*Autor correspondiente: cristianhernand@udec.cl

RESUMEN

Tradicionalmente se ha dividido la Antártica en tres regiones biogeográficas y la Patagonia chilena e Islas Falkland/Malvinas como una gran unidad. Sin embargo, las causas subyacentes a este patrón aún son poco entendidas. En este estudio utilizamos los ácaros oribátidos para evaluar (1) las regiones biogeográficas descritas para Antártica y Patagonia, (2) el rol de la distancia en el patrón de estructuración y (3) la dinámica fuente-sumidero metacomunitaria como explicación de los patrones geográficos de los ensambles oribatológicos. El estudio utiliza una base de datos compilada de literatura de oribátidos desde la Patagonia Chilena, Islas Falkland/Malvinas, Arco de Escocia y Península Antártica. Los patrones de estructuración latitudinal fueron evaluados mediante un análisis de agrupamiento con el índice de Sørensen bajo el algoritmo UPGMA, y luego se realizó un análisis de perfil de similitud para delimitar estadísticamente las regiones biogeográficas. Para evaluar el rol de la distancia en la estructuración se correlacionó la matriz de similitud con una matriz de distancia. Finalmente, para evaluar si existe una dinámica fuente-sumidero metacomunitaria como modelador de los ensambles entre las unidades biogeográficas, se realizó un análisis de anidamiento (NODF) para la matriz total, Antártica y Patagonia. Los análisis sustentan 9 subdivisiones dentro de las cuatro regiones biogeográficas previamente propuestas: (1) Zona Templada con cinco unidades (i.e. Aysén, Última Esperanza, Magallanes, Canal Beagle e Islas Falkland/Malvinas); (2) en la Región Subantártica dos unidades (i.e. Islas Georgias del Sur y Sandwich del Sur); (3) la Antártica Marítima como un solo grupo; y (4) Antártica Continental como otro gran grupo. Nuestros resultados muestran que la distancia estructura y restringe significativamente el recambio de especies (i.e. aislamiento por distancia), y por lo tanto la distancia jugaría un rol limitante para la dispersión de nuevos colonizadores. Por otra parte, la matriz está significativamente anidada, lo que podría explicarse por una dinámica fuente-sumidero metacomunitaria. Finalmente, la dinámica fuente-sumidero metacomunitaria entre los ensambles oribatológicos podría estar modelando la presencia de las especies en la región, la cual se mantendría en gran parte por el aporte de individuos colonizadores de especies de las zonas con mayor riqueza.

Palabras clave: biogeografía, distancia geográfica, fuente-sumidero metacomunitaria, macroecología, recambio de especies.

ABSTRACT

Traditionally Antarctica has been divided into three biogeographic regions, and the Chilean Patagonia and Falkland/Malvinas as a unit. However, the underlying causes of this pattern are still poorly understood. In this study we use oribatid mites to evaluate (1) biogeographic regions described for Antarctic and Patagonia, (2) the role of distance on the structuring pattern and (3) the source-sink metacommunity dynamic as an explanation for the geographic patterns of oribatologic assemblages. The study used a database compiled from oribatids literature of Chilean Patagonia, Falkland/Malvinas Islands, Scotia Arc and Antarctic Peninsula. The latitudinal structures patterns were assessed first by cluster analysis with the Sørensen index under the UPGMA algorithm, and then by similarity profile routine to statistically delimit the biogeographic regions. To evaluate the role of distance in the biogeographic structure, was correlated the similarity matrix with a distance matrix. As a final point, to evaluate if a source-sink metacommunity dynamic models the assemblages between biogeographic units, we perform a nestedness analysis (NODF) using the total matrix, Antarctica, and Patagonia. The analysis supporting 9 subdivisions within the four previously proposed biogeographic regions: (1) Temperate Zone with five units (i.e. Aysen, Última Esperanza, Magallanes, Beagle Channel, and Falkland/Malvinas Islands); (2) Subantarctic Region with two units (i.e. South Georgia, and South Sandwich Islands); (3) Maritime Antarctic as a single group; and (4) Continental Antarctica as another single large group. Our results shows that the geographic distance significantly restricts and structured the species turnover (i.e. isolation by distance), and consequently the distance can limit the spread of new colonizers. On the other hand, the matrix is significantly nested, which could be explained by a source-sink dynamic. Finally, the source-sink metacommunity dynamic can be modeling the species richness in the region, which would be maintained largely by the contribution of individuals colonizers from species that inhabiting areas with higher species richness.

Key words: biogeography, geographic distance, macroecology, species change, metacommunity source-sink.

INTRODUCCIÓN

La Antártica no es sólo el continente sensu stricto, sino además una gran superficie de los océanos del sur y un anillo de islas oceánicas subantárticas (Peck et al. 2006). Desde comienzos del siglo XX, en base a condiciones climáticas y asociaciones vegetacionales, se han descrito y propuesto regiones biogeográficas para la Antártica (Pickard & Seppelt 1984). Sin embargo, tradicionalmente se ha seguido la propuesta de Holdgate (1970, 1977) que divide a la Antártica en tres regiones biogeográficas: Subantártica, Antártica marítima y Antártica continental. Posteriormente, Pickard & Seppelt (1984) hacen una revisión de las regiones biogeográficas preestablecidas y confirman estas tanto del punto de vista vegetacional como climático. Según la biogeografía Antártica, latitudes al norte de la región Subantártica (i.e. sobre la convergencia Antártica), son conocidas como las Zonas Templadas del Sur, representadas en parte por la Patagonia chilena e Islas Falkland/Malvinas (Holdgate 1970, 1977). Por otra parte, autores como Morrone, (2006) basados en coleópteros, catalogan a la Patagonia chilena e Islas Falkland/Malvinas como parte de la Región Andina del sur de Sudamérica austral.

El hecho que América del Sur y Antártica fueran los últimos componentes gondwánicos en separarse, ocasiona que ambos continentes estén estrechamente relacionados, tanto en sus componentes geológicos como biológicos (Lewis-Smith 1984, Block 1984, Starý & Block 1998, Chown & Convey 2006, Peck et al. 2006). La separación de este supercontinente y el posterior aislamiento geográfico-climático del continente antártico, hacen formular muchas preguntas relacionadas al desarrollo histórico de su fauna terrestre, así como también sus relaciones zoogeográficas con áreas próximas (Starý & Block 1998). Esto último, sumado a un pronunciado gradiente latitudinal convierte a esta zona geográfica del planeta en un buen modelo para realizar estudios biogeográficos, ecológicos y evolutivos. Comparativamente, la Antártica y las regiones circundantes han recibido poca atención zoogeográfica, y las unidades espaciales para la fauna serían extrapoladas desde los componentes florísticos y climáticos.

Starý & Block (1998), con el objeto de delimitar aéreas zoogeográficas, proponen como modelo de estudio a los ácaros oribátidos, los que presentan un amplio rango de distribución y poseen limitados mecanismos de dispersión. Además, dado que algunas especies de oribátidos poseen adaptaciones fisiológicas especiales, tales como la tolerancia al frío extremo y al congelamiento, así como la tolerancia a la desecación, son uno de los pocos organismos terrestres que pueden sobrevivir a las condiciones de frío extremo de la Antártica, y actualmente son los organismos mejor conocidos en cuanto a su rango de distribución dentro de dicho continente (Wallwork 1967, Block 1984, Pugh 1993, Block & Starý 1996, Starý & Block 1998). Al respecto, Wallwork (1967) describe componentes oribatológicos existentes en cada región biogeográfica descrita para la vegetación, encontrando que muchas de las especies eran endémicas de cada región, mientras que otras poseían una amplia distribución, los que en su mayoría correspondían a componentes provenientes de continentes aledaños. Por otra parte, Starý & Block (1998), describieron algunos patrones de estructuración en los oribátidos entre la Antártica y el resto de los continentes adyacentes, reportando una estrecha relación entre los componentes oribatológicos de Sudamérica y Antártica. Estos y otros autores establecen que las zonas templadas y ricas en especies tales como Sudamérica e Islas Falkland/Malvinas, estarían aportando diversidad de taxa hacia la Península Antártica (Block 1984, Starý & Block 1998). En este sentido, los taxa antárticos se encontrarían en ambientes marginales subóptimos donde experimentarían constantes eventos de extinción, haciendo imposible su automantenimiento, y solo se mantendrían por la llegada constante de individuos de otras regiones, similar a una dinámica fuente-sumidero entre poblaciones (Pulliam 1988), pero a escala comunitaria. Esta dinámica de fuente-sumidero podría influir la coexistencia y demografía regional de las especies dentro de una metacomunidad o de un grupo de comunidades conectadas por dispersión de las especies que potencialmente interactúan (ver Leibold et al. 2004). En consecuencia, la dinámica fuente-sumidero metacomunitaria (Mouquet & Loreau 2003) estaría mediada por

el transporte de individuos entre zonas de alta riqueza (fuente) hacia zonas de baja riqueza (sumidero), lo cual mantendría o aumentaría la riqueza de especies por colonización, pero dado que no todas las colonizaciones son exitosas, la riqueza de especies se podría mantener o disminuir por extinción local. Esta dinámica como tal, puede ser estudiada en base a análisis de anidamiento de la riqueza en el paisaje tanto a escala espacial (e.g. Moreno et al. 2008, Valencia-Pacheco et al. 2011) como temporal (e.g. Azeria & Kolasa 2008). En este escenario, la presencia de las especies en diferentes unidades biogeográficas, dependerá de una relación jerárquica entre las especies y su susceptibilidad a la extinción (Patterson & Atmar 1986, 2000, Bruun & Moen 2003, Whethered & Lawes 2005), su capacidad de colonización (Patterson 1990, Cook & Quinn 1995, Honnay et al. 1999, McAbendroth et al. 2005), o su sensibilidad en función a filtros ambientales (Greve et al. 2005, Driscoll 2008).

Los mecanismos naturales de dispersión de los ácaros antárticos son aún desconocidos. Sin embargo, los principales mecanismos propuestos para el transporte de estos organismos serían el viento, el agua y las aves (Marshall & Pugh 1996, Kennedy 1999), los cuales han sido descritos principalmente sobre evidencias anecdóticas y/o observaciones casuales (Hogg & Steven 2002). Aun así, existen algunos componentes oribatológicos sudamericanos que traspasan grandes distancias y pueden colonizar otras zonas pobres en especies, como las islas del arco de Escocia y la península Antártica. Según Starý & Block (1998), la colonización de los componentes oribatológicos sudamericanos habría comenzado inmediatamente después de la fragmentación de Gondwana. Es por esto que algunos autores proponen que las islas del arco de Escocia (i.e. Islas Georgias, Sándwich, Orcadas y Shetland) conforman un “trampolín” natural para la biota terrestre del continente sudamericano, jugando un rol de “fondeadero” para los organismos inmigrantes (Marshall & Pugh 1996). Por lo cual probablemente la composición oribatológica actual de las regiones Antártica Marítima y Subantártica se deba a una lenta y gradual recolonización posterior al último máximo glaciario (Starý & Block 1998).

A la fecha no existen estudios que evalúen con soporte estadístico las hipótesis de

estructuración zoogeográficas propuestas para la Antártica, y menos aún existen evaluaciones sobre los potenciales mecanismos que podrían explicar dicha estructuración y las dinámicas naturales que la dominan. Dada la baja capacidad de dispersión de los ácaros oribátidos, en el presente estudio proponemos como hipótesis general que estos organismos presentan una fuerte estructuración latitudinal, que responde al distanciamiento geográfico y a una dinámica fuente-sumidero comunitaria entre las regiones. Como objetivos nos planteamos: 1) generar una base de datos latitudinal para evaluar estadísticamente la consistencia de las regiones biogeográficas preestablecidas para Antártica y Patagonia chilena por Holdgate (1970, 1977) y Pickard & Seppelt (1984), utilizando como modelo de estudio los componentes oribatológicos de cada región; 2) evaluar el rol del aislamiento geográfico como posible causa de la estructuración latitudinal, y como limitante para recambio de especies entre Patagonia chilena y la Península Antártica; y 3) evaluar si la dinámica fuente-sumidero metacomunitaria juega un rol en el modelamiento de los ensamblajes oribatológicos presentes en la región.

MÉTODOS

Construcción de la base de datos y riqueza latitudinal

La base de datos utilizada para esta investigación consiste en un total de 107 especies de oribátidos, distribuidas en 57 géneros y 26 familias (ver Material Complementario). No se consideraron las subespecies como unidades taxonómicas particulares. La matriz de datos se construyó en base a una revisión de literatura, la que incluyó 22 publicaciones (Hammer 1962, Strong 1967, Tillbrook 1967, Covarrubias 1968, Wallwork 1967, 1972, Gressitt 1967, 1971, Block 1984, West 1984, Balogh & Balogh 1990, Pugh 1993, 1994, Starý 1995, Starý & Block 1995, 1996, 1998, Block and Starý 1996, Convey & Smith 1997, Convey et al. 2000, Marshall & Chown 2002, Hugo et al. 2006). Las especies consideradas para este trabajo incluyen taxa que han sido registradas para la porción austral de la Patagonia chilena (44°-55° S); Islas Falkland/Malvinas (51°-52° S), Islas Georgias del Sur (54° S), Islas Sándwich del Sur (56°-59° S), Islas Orcadas del Sur (60° S) y Península Antártica (61°-71° S).

Debido a la resolución de la referencia geográfica de los registros históricos de oribátidos, la matriz fue construida con una resolución de dos grados de latitud, desde los 44° S hasta los 71° S. Se trataron como unidades geográficas independientes las Islas Falkland/Malvinas e Islas Georgias del Sur, por traslaparse con unidades de la Patagonia chilena. Para cada una de estas unidades latitudinales de dos grados de latitud, más Islas Falkland/Malvinas e Islas Georgias del Sur,

se registró la presencia/ausencia de cada especie. Solo se consideraron las localidades detalladas de forma explícita en la literatura, dejando fuera las localidades poco informativas (e.g. Patagonia, Sur de Chile, Subantártica, etc.); además, se asumieron rangos distribucionales continuos entre cada registro por especie (Material Complementario). Por otro lado, se graficó la riqueza observada cada dos grados de latitud, evaluando la existencia de algún gradiente latitudinal en la riqueza de especies ajustando una regresión lineal estándar a los datos, donde se incorporaron sus respectivos límites de confianza a un 95 %, utilizando un algoritmo de bootstrap (Manly 1997) con 10000 aleatorizaciones en el programa PAST 2.15 (Hammer et al. 2001), la cual estima un intervalo de valores esperados por azar.

Evaluación de las regiones biogeográficas y los mecanismos de estructuración

Para evaluar las hipótesis de estructuración biogeográficas propuestas por Holdgate (1970, 1977) y Pickard & Seppelt (1984), se realizó un análisis de agrupamiento, a través del algoritmo de la media aritmética por pares no ponderados (UPGMA, Sneath & Sokal 1973), sobre la matriz de similitud de Sørensen (Sørensen 1948), basada en los registros de presencias/ausencias de las especies de ácaros oribátidos, por cada banda latitudinal. La elección de este índice radica en que le otorga peso a las especies compartidas, más que a las ausencias de estas entre dos sitios. Además, para establecer los grupos estadísticamente significativos ($P < 0.05$), se realizó un perfil de similitud SIMPROF (Clarke & Gorley 2006, Clarke et al. 2008), utilizando 50000 permutaciones. Este análisis evalúa si las similitudes bióticas derivan de un grupo a priori no estructurado. Para ello, se generó un perfil de similitud considerando la información de la matriz rankeada de similitud. Luego se crea un perfil simulado promedio, a través de las 50000 permutaciones, donde cada especie fue aleatorizada a lo largo de todas las muestras (unidades geográficas). El perfil promedio de similitud simulado es comparado con el perfil real, calculando la desviación absoluta (π) sumada a través de todas las categorías rankeadas. De esta forma, valores de similitud menores y/o mayores a lo esperado por azar, son evidencia que las muestras no representan un mismo ensamble de especies. Ahora bien, para evaluar su significancia, se generó un segundo perfil simulado y se calcula la desviación absoluta (π), pero esta vez con el primer perfil simulado; posteriormente estas diferencias fueron comparadas con las desviaciones absolutas entre el perfil real y el primer perfil simulado. En resumen, este análisis pone a prueba la estructura de agrupamiento basado en un modelo nulo generado por las iteraciones, pudiendo así delimitar regiones biogeográficas del punto de vista oribatológico de forma objetiva. Estos análisis fueron realizados en el programa PRIMER-E v 6.1.12 (Clarke & Gorley 2006).

Por otro lado, para evaluar los potenciales efectos de la distancia geográfica en la estructuración distribucional, se realizó una correlación entre nuestra matriz de similitud y una matriz modelo de patrón serial, esta última estructurada en función de las distancias geográficas rankeadas entre unidades latitudinales, usando la rutina RELATE (Clarke & Gorley 2006) implementada en el programa PRIMER-E v6.1.12 (Clarke and Gorley 2006). Este análisis es una versión no paramétrica del test de Mantel que calcula

el grado de relación entre dos matrices independientes rankeadas, a través del coeficiente de correlación rankeado de Spearman (y no Pearson como un test de Mantel estándar), entre pares de unidades geográficas de las matrices (matriz rankeada de Sørensen vs. matriz modelo serial).

Por último, para evaluar la hipótesis fuente-sumidero metacomunitaria, se realizó un análisis de anidamiento (Darlington 1957, Daubemire 1975) para evaluar si sitios con pequeños ensambles (Antártica) corresponden a un subconjunto de otras áreas con un mayor número de especies (Patagonia) (Darlington 1957, Atmar & Patterson 1993). Esta aproximación corresponde a un tipo de prueba indirecta en la evaluación de hipótesis histórico-geográficas, donde la dinámica metacomunitaria es analizada en un sistema espacial jerarquizado, el cual incorpora a su vez un componente temporal al analizar grandes escalas espaciales (Holling 1992). En este caso, los patrones de distribución resultantes no son aleatorios (Connor & Simberloff 1979), donde especies raras en términos de incidencia estarán presentes sólo en los ensambles con mayor riqueza, mientras que las más comunes estarán presentes en todos los sitios (Ulrich et al. 2009). En este escenario, la presencia de las especies en diferentes unidades biogeográficas, dependerá de una relación jerárquica entre las especies y su susceptibilidad a la extinción (Patterson & Atmar 1986, 2000, Bruun & Moen 2003, Whetthered & Lawes 2005), su capacidad de colonización (Patterson 1990, Cook & Quinn 1995, Honnay et al. 1999, McAbendroth et al. 2005), o su sensibilidad en función a filtros ambientales (Greve et al. 2005, Driscoll 2008). Para medir el grado de anidamiento, se utilizó el índice NODF (Almeida-Neto et al. 2008). Para ello, previamente se ordenó la matriz de acuerdo a los totales marginales o la sumatoria total de ocurrencias por filas y columnas, donde las especies comunes son ubicadas en las filas superiores y los sitios con mayor riqueza de especies en las columnas de la izquierda. Cuando los datos son organizados de esta forma, el anidamiento es expresado como una concentración de presencias en la esquina superior izquierda de la matriz (Atmar & Patterson 1993, Ulrich et al. 2009). Como característica de este índice es que además de estimar el grado de anidamiento total de la matriz, permite calcularlo de forma independientemente entre filas (NODF_f) y entre columnas (NODF_c), es decir, permite evaluar el grado de anidamiento solo entre especies (i.e. incidencia de especies) o solo entre sitios o bandas latitudinales (i.e. composición de especies), respectivamente. En el presente estudio se determinó el grado de anidamiento entre bandas latitudinales (NODF_c) para evaluar si la composición oribatológica actual de las regiones Antártica Marítima y Subantártica se debe a una lenta y gradual recolonización. Este índice varía en una escala de cero a 100, donde a mayores valores de NODF mayor será el anidamiento. Para evaluar la significancia de NODF, generamos un modelo nulo a partir del algoritmo de Monte Carlo, de forma de contrastar el valor observado con una distribución de probabilidad aleatoria. En este caso, utilizamos un modelo nulo proporcional a la incidencia, donde las probabilidades de ocurrencia están condicionadas por los totales marginales observados de columnas y filas (Gotelli 2000, Bascompte et al. 2003). Para generar la distribución de frecuencia de datos nulos, se realizó un total de 10000 iteraciones. El análisis de anidamiento fue realizado en el programa NODF (Almeida-Neto & Ulrich 2011).

RESULTADOS

La riqueza de especies disminuyó significativamente a lo largo del gradiente latitudinal ($R^2 = 0.83$; $P < 0.0001$, Fig. 1). Por otro lado, áreas correspondientes al sur de Sudamérica, Islas Falkland/Malvinas e Islas Georgias del Sur, presentaron un número de especies mayor a lo esperado por azar, mientras que desde los 56° al sur la riqueza se encuentra dentro de lo esperado por azar (Fig. 1). El análisis de agrupamiento, a través de SIMPROF, mostró nueve grupos estadísticamente significativos (Fig. 2), demostrando una alta estructuración latitudinal de los especies oribatológicas. De esta forma, la Zona Templada del Sur en la Patagonia chilena, estaría compuesta por cinco grupos zoogeográficos estadísticamente sustentados: Aysén ($44-49^\circ$ S), Última Esperanza ($50-51^\circ$ S), Magallanes ($52-53^\circ$ S), Canal Beagle ($54-$

55° S) e Islas Falkland/Malvinas (IF). Estos grupos no tendrían una relación significativa de semejanza con los grupos de Antártica sensu lato (ver Fig. 2). Por su parte, la Antártica también presenta algunos cambios en su estructuración biogeográfica. El área descrita como la región Subantártica estaría subdividida en dos unidades: Islas Georgias del Sur e Islas Sandwich del Sur ($56-59^\circ$ S). En relación al área descrita previamente como región Antártica Marítima, se encuentra constituida por las Islas Orcadas ($60-61^\circ$ S), Islas Shetland del Sur ($62-63^\circ$ S) y la porción norte de Península Antártica (hasta casi los 68° S), las cuales forman una sola gran unidad estadísticamente sustentada. Finalmente, la región Antártica Continental, comenzaría a los 68° S en la Península Antártica hacia el sur.

La distancia geográfica es un factor que condiciona el recambio de especies, ya que existe una fuerte correlación entre

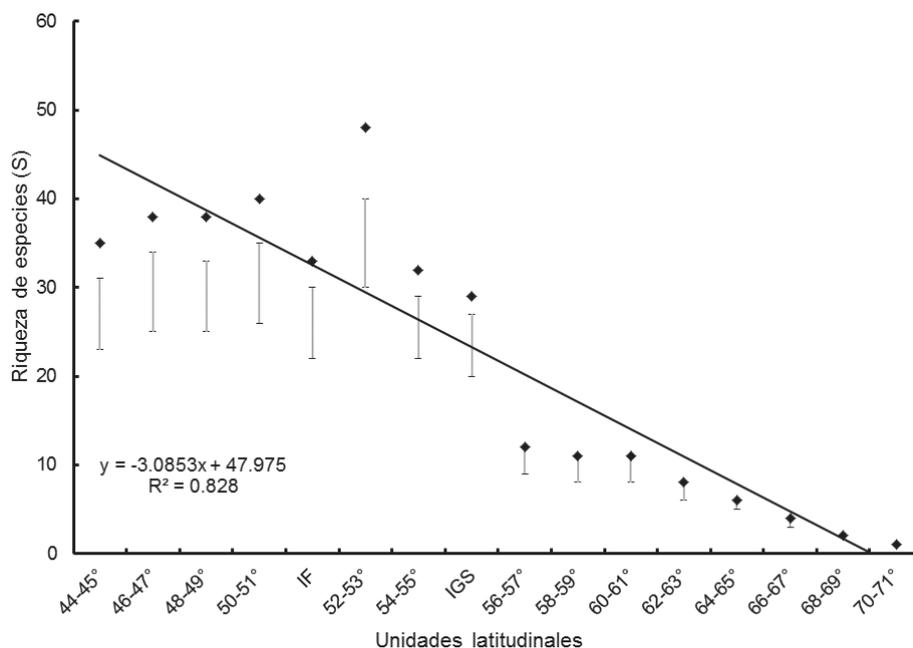


Fig. 1: Riqueza de ácaros oribátidos en la zona de estudio (rombos negros). La línea negra muestra una regresión lineal estándar ajustada a los datos. Las líneas grises verticales (rangos) representan los valores de riqueza esperados por azar en un intervalo de confianza de un 95 % usando la técnica de bootstrapping con 1000 iteraciones, en el programa computacional PAST 2.15. (IF: Islas Falkland/Malvinas; IGS: Islas Georgias del sur)

Richness of oribatids mites in the study area (black diamonds). The black line shows the standard linear regression fit to the data. The grey vertical lines (ranges) shows the expected richness values by chance in a confidence interval of 95 % using the bootstrapping technique with 1000 iterations implemented in PAST 2.15 software. (IF: Falkland Islands, IGS: South Georgia Islands)

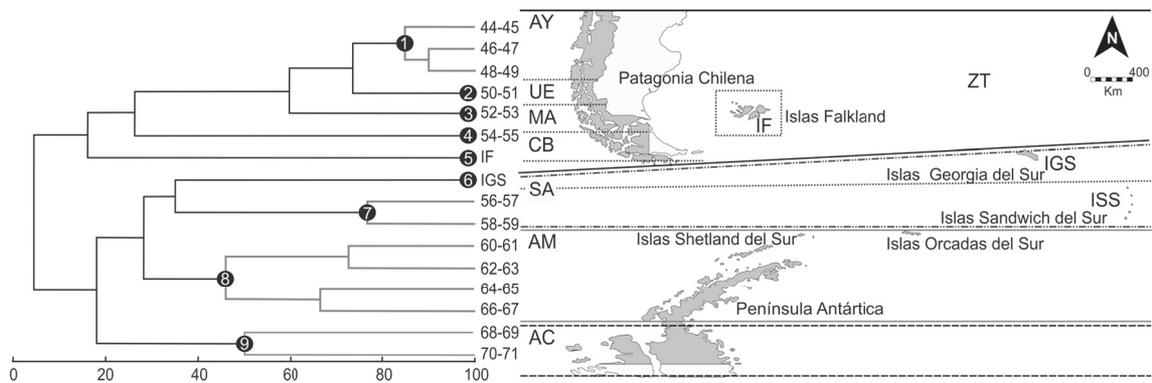


Fig. 2: Agrupamiento de similitud latitudinal basado en la presencia/ausencia de especies de ácaros oribátidos registrados cada 2° de latitud entre los 44° S y los 71° S, más las unidades geográficas IGS (Islas Georgias del sur) e IF (Islas Falkland/Malvinas). Se grafica junto a un mapa para visualizar los resultados obtenidos y mostrar las unidades biogeográficas que sustentan los análisis. Los círculos negros enumerados indican las 9 unidades estadísticamente significativas de acuerdo al análisis de SIMPROF. (AY: Unidad Aysén; UE: Unidad Última Esperanza; MA: Unidad Magallanes; BC: Unidad Canal Beagle; IF: Unidad Islas Falkland/Malvinas; ZT: Zona Templada del Sur; SA: Región Subantártica; IGS: Unidad Islas Georgias del Sur; ISS: Unidad Islas Sandwich del Sur; AM: Región Antártica Marítima; y AC: Región Antártica Continental).

Cluster of Latitudinal similarity based on the presence/absence of oribatids mite species recorded every 2° of latitude between 44° S and 71° S, moreover it shows the geographic units IGS (South Georgia Island) and IF (Falkland/Malvinas Islands). The Cluster is plotted together a map to visualize the results, and shows biogeographical units that support the analysis. The black circles enumerated indicate the 9 units statistically significant according to the analysis SIMPROF. (AY: Aysen Unit; UE: Última Esperanza Unit; MA: Magallanes Unit; BC: Beagle Channel Unit; IF: Unit Falkland/Malvinas Islands; ZT: South Temperate Zone; SA: Sub-Antarctic region; IGS: South Georgia Islands Unit; ISS: South Sandwich Islands Unit; AM: Maritime Antarctic Region; and AC: Continental Antarctic Region).

la composición oribatológica y la distancia geográfica ($Rho = 0.933$; $p < 0.0001$). Además, se observa una disminución significativa de la similitud composicional con el aumento de la distancia latitudinal ($p < 0.01$).

Por último, la distribución de especies a través del gradiente latitudinal está significativamente anidada, mostrando además un grado de anidamiento significativo entre filas (i.e. incidencia de especies) y columnas (i.e. composición de especies) independientemente (Tabla1), lo anterior nos evidencia que existe un patrón de anidamiento lo que podría deberse a la existencia de una dinámica fuente-sumidero entre las comunidades. En términos geográficos, este patrón de distribución se acentúa tanto en Patagonia como Antártica de forma independiente (Tabla 1), donde áreas que presentan mayor número de especies como la zona comprendida entre los 52-53° S e Islas Georgias del Sur (Fig. 1), son fuente de diversidad hacia latitudes más bajas en Antártica y latitudes mayores en Patagonia.

DISCUSIÓN

Nuestros resultados sustentan que la Zona Templada del sur se caracteriza por presentar una alta estructuración latitudinal del paisaje compuesta por cinco unidades latitudinales, y por lo tanto, no correspondería a una sola unidad como fue propuesto por Holdgate (1970, 1977). Al respecto, Morrone (2006), propuso subunidades dentro de la Patagonia chilena (i.e. Región Andina); sin embargo, estas subunidades catalogadas como provincias, seguirían un patrón de estructuración longitudinal y no latitudinal como fue observado en el presente estudio. El mismo patrón de estructuración longitudinal que siguen los coleópteros, se observa para la vegetación en Patagonia (Pisano 1977, Dollenz 1995). Por lo tanto, nuestro estudio sería el primero en demostrar una estructuración latitudinal en esta zona geográfica. Esta estructuración, en conjunto con la alta heterogeneidad del paisaje patagónico, podría

TABLA 1

Grado de anidamiento de riqueza de ácaros oribátidos en la Patagonia (44°-55° S + IM) y Antártica (56°-71° S + IGS). Se muestra el grado de anidamiento de la matriz (NODF), por columnas (NODF_c) y por filas (NODF_f) bajo el modelo nulo de ocurrencia proporcional.

Degree of nesting of richness of oribatid mites in Patagonia (44°-55° S + IM) and Antarctica (56°-71° S + IGS). Shows the nesting values of the matrix (NODF), for columns (NODF_c) and rows (NODF_f) under the null model proportional occurrence.

	NODF	NODF _c	NODF _f
Patagonia + Antártica			
Calculado	35.04	46.7	34.79
Media esperada por azar	23.99	31.77	23.82
IC 95 %	20.99 - 27.11	25.45 - 38.95	20.76 - 27.01
Valor de p	0.0001	0.0002	0.0001
Patagonia			
Calculado	48.23	57.58	48.17
Media esperada por azar	32.31	45.42	32.23
IC 95 %	28.13 - 36.53	37.36 - 52.51	28.02 - 36.46
Valor de p	0.0001	0.0005	0.0001
Antártica			
Calculado	57.93	86.41	56.11
Media esperada por azar	26.34	37.37	25.63
IC 95 %	19.54 - 34.11	23.41 - 54.36	18.48 - 33.75
Valor de p	0.0001	0.0001	0.0001

estar generando las condiciones adecuadas para la mantención de una riqueza de especies mayor a lo esperado por puro azar para la fauna de oribátidos del área estudiada (Fig.1).

La unidad latitudinal Aysén presenta una geografía accidentada debido a la presencia de numerosas islas y canales patagónicos en la parte costera de esta área, así como también la presencia de los campos de hielo sur en las zonas altas, las que estarían actuando como barreras geográficas para la dispersión de las especies de oribatidos hacia latitudes mayores, provocando así el aislamiento de Aysén de los demás grupos presentes en la Patagonia. Por otra parte, las mismas características de archipiélagos y de canales patagónicos podrían estar aislando a las unidades Última Esperanza, Magallanes y Canal Beagle entre ellas. Sin embargo, puede también deberse a que tanto Magallanes como Canal Beagle,

comprenden un área longitudinal mayor que Última Esperanza y donde ambas toman parte de la Isla Tierra del Fuego. Además, en estas latitudes las comunidades vegetacionales varían longitudinalmente, lo que hace posible tener una variedad de zonas ecotonales (Pisano 1977, Dollenz 1995), que aumentarían la riqueza específica de los ácaros oribátidos en cada una de estas unidades (Fig.1).

Como una unidad completamente aislada dentro de Patagonia aparecen las Islas Falkland/Malvinas, las cuales se encuentran distantes del continente Sudamericano, separadas por el océano Atlántico. Al respecto, Stary & Block (1996) mencionan que estas islas presentan un alto número de especies endémicas (i.e. 12 especies), lo que en conjunto con el aislamiento, pueden estar explicando la estructuración de esta unidad. Este alto grado de endemismo puede deberse a procesos

propios de zonas aisladas que favorecen especiaciones locales. Durante el Eoceno temprano ocurrió una baja local en los niveles del mar, evento que formó un puente terrestre que unió a las Islas Falkland/Malvinas con Sudamérica (Uliana & Biddle 1988, Morrone 1998). Posteriormente, los procesos vicariantes que separaron ambos cuerpos terrestres pudieron haber favorecido la especiación y la consiguiente formación de taxa endémicos de la isla (Posada & Morrone 2003).

Por otra parte, nuestros resultados muestran que la Antártica sensu lato presenta grandes cambios en su estructuración biogeográfica en comparación a la propuesta por Holdgate (1970, 1977) y Pickard & Seppelt (1984), sustentándose como una zona aislada y distante del continente sudamericano, en términos de la composición de oribátidos. Esto probablemente se deba al aislamiento que produce la corriente circumpolar Antártica, conocida geográficamente como el mar de Drake. Por otra parte, la región Subantártica se encontraría compuesta por dos unidades biogeográficas. Una parte constituida por las Islas Georgias del Sur, las que corresponderían a una unidad independiente, probablemente por las mismas razones que Islas Falkland/Malvinas. Estas islas estuvieron conectadas con el extremo sur de Sudamérica hasta hace unos 30 millones de años (Starý & Block 1998), lo cual favorecería la diversificación y alto número de especies endémicas que presentan (Starý & Block 1995). Por otra parte, tradicionalmente se mencionan a las Islas Sandwich del Sur como componentes de la región Antártica Marítima (Holgates 1970, 1977). Sin embargo, nuestros resultados indican que estas islas presentan mayor afinidad faunística con la región Subantártica. Esto indicaría que las Islas Sandwich del Sur poseerían características faunísticas propias de una zona ecotonal, entre los componentes oribatológicos de la región Antártica Marítima y las Islas Georgias del Sur (Fig. 2).

Nuestros análisis sustentan una reducción del rango geográfico de la región Antártica Marítima, tanto por el norte (por la pérdida de las Islas Sandwich del Sur), como por el sur. Esta región estaría comprendida entre las latitudes 60° S y 68° S, cuyo límite norte serían las Islas Orcadas y el límite sur correspondería a la porción norte de la Península Antártica,

conocida tradicionalmente como Tierra de Graham o Tierra de O'Higgins. Por lo tanto, el límite entre la región Antártica Marítima y la región Antártica Continental se encontraría en los 68° S (Fig.2). Estos resultados no concuerdan con lo establecido por Chown & Convey (2006), quienes mencionan que el límite de ambas regiones se encuentra en la latitud 72° S, límite nombrado como línea de Gressitt. Por último, la región Antártica Continental comenzaría desde los 68° S y se extendería hasta los 90° S. Esta región se caracterizaría por la pérdida casi absoluta de la fauna oribatológica, donde tan solo dos especies sudamericanas trasgreden los 68° S (i.e. *Alaskozetes antarcticus* (Michael, 1903) y *Magellozetes antarcticus* (Michael, 1895)).

Nuestros resultados sustentan que la baja similitud entre ambos continentes y la alta estructuración latitudinal se debe a un marcado aislamiento latitudinal por distancia de las unidades tratadas. Además, el factor distancia restringe el recambio de especies entre los ensambles oribatológicos de Patagonia y de la península Antártica (Fig.3). El factor distancia se sumaría a otros tres factores fundamentales: 1) El aislamiento histórico y la presencia de la corriente circumpolar Antártica desde la fragmentación de Gondwana, las cuales son una fuerte barrera para la dispersión de especies; 2) los factores ambientales extremos que posee Antártica (e.g., bajas temperaturas, aridez, etc.), que limita la sobrevivencia de cualquier inmigrante (Kennedy 1999); y 3) la permanente cobertura de nieve y hielo en Antártica, que elimina cualquier nicho ecológico que pudiese estar disponible y ser utilizado por los inmigrantes (Starý & Block 1998).

En general, existen algunos elementos de origen Sudamericano que presentan una fuerte influencia sobre la fauna de oribátidos que se encuentra en las regiones Subantártica y Antártica Marítima, donde la Patagonia chilena como una zona rica en especies, podría estar funcionando como fuente de especies. Estas especies han ido progresivamente colonizando las latitudes más altas que podrían estar funcionando como zonas receptoras de especies o sumideros bajo un contexto metacomunitario (i.e. Antártica) (Fig.1, Tabla1). Es por esto que proponemos que una dinámica colonización/extinción estaría actuando constantemente en la región Antártica con

los componentes provenientes de Patagonia chilena, donde probablemente además de la distancia geográfica, otros factores como la poca disponibilidad de nichos, la competencia interespecífica por escasez del recurso hábitat y el clima extremo de la región jugarían un rol importante en el modelamiento de los ensamblajes oribatológicos, estructurándolos latitudinalmente en cada región (Fig.2). Sin embargo, tanto en Patagonia como en Antártica existe una dinámica metacomunitaria fuente-sumidero independiente, donde las zonas de mayor riqueza de especies funcionarían como fuente de diversidad para el resto de las latitudes. Es así que en el caso de Patagonia, las latitudes 52°-53° S (Magallanes) con mayor riqueza actúan como fuente de especies, las que colonizan tanto latitudes mayores y menores; Mientras que en Antártica, Islas Georgias del Sur a pesar de alto endemismo, también presenta una alta riqueza de especies compartidas, las cuales funcionarían como principal fuente de especies, las que colonizarían hacia el sur, hasta la latitud 71° S.

Los ácaros oribátidos de Antártica y Patagonia chilena presentan un alto grado de estructuración latitudinal que no se corresponde con las regiones biogeográficas previamente propuestas. Probablemente, esto se deba a que los oribátidos poseen una baja vagilidad y pocos agentes dispersantes, lo que conlleva a una lenta colonización de nuevos lugares. El hecho de que la Patagonia chilena presente una accidentada geografía, la presencia del mar de Drake que separa al continente Sudamericano con el Antártico, la presencia de muchas islas, además el gradiente climático, hacen que el factor distancia (aislamiento geográfico) juegue un rol fundamental en la estructuración y riqueza de los componentes oribatológicos del área de estudio. Sin embargo, a pesar de la gran distancia, aún existen señales de una dinámica fuente-sumidero entre Sudamérica y Antártica, donde los procesos de colonización-extinción tienen un rol importante en el modelamiento de las especies presentes en la región. Finalmente, nuestro estudio demuestra que la utilización de modelos estadísticamente robustos permite identificar detalladamente la estructuración de la biodiversidad del paisaje a través de la fauna oribatológica, y además identificar las posibles

causas de la estructuración y las dinámicas que la controlan.

MATERIAL COMPLEMENTARIO

La matriz de datos usada en este artículo (distribución latitudinal de 107 especies de ácaros oribátidos), se encuentra disponible como Material Complementario en: http://rchn.biologiachile.cl/pdfs/2013/3/MC_Zuniga-Reinoso_et_al_2013.pdf

AGRADECIMIENTOS: Los autores quisieran agradecer a la Dra. María Eugenia Casanueva, por la facilitación de literatura; igualmente a los revisores anónimos y la editora asociada (Dra. María Teresa González) por sus valiosos comentarios. A. Zúñiga-Reinoso y C. Muñoz-Escobar agradecen a las becas de estipendio de la escuela de graduados de la Universidad de Concepción para cursar en la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas el "Magister en Zoología" y "Doctorado en Sistemática y Biodiversidad", respectivamente. A. Zúñiga-Reinoso además agradece a beca CONICYT 21110367. C.E. Hernández también desea expresar su agradecimiento por financiamiento parcial y uso de la plataforma computacional de los Proyectos INACH-T-17-08 e INACH-T-13-10.

LITERATURA CITADA

- ALMEIDA-NETO M, P GUIMARÃES, PR GUIMARÃES, R LOYOLA & W ULRICH (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227-1239.
- ALMEIDA-NETO M & W ULRICH (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software* 26: 173-178.
- ATMAR W & BD PATTERSON (1993) The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96: 373-382.
- AZERIA ET & J KOLASA (2008) Nestedness, niche metrics and temporal dynamics of a metacommunity in a dynamic natural model system. *Oikos* 117: 1006-1019.
- BALOGH J & P BALOGH (1990) *Oribatid mites of the neotropical region II*. Elsevier, Amsterdam.
- BASCOMPTE J, P JORDANO, CJ MELIÁN & JM OLESEN (2003) The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100: 9383-9387.
- BLOCK W (1984) *Terrestrial microbiology, invertebrates and ecosystems*. En: Laws RM (ed) *Antarctic ecology*: 163-236. Academic Press, Londres.
- BLOCK W & J STARÝ (1996) Oribatid mites (Acari: Oribatida) of the maritime Antarctic and Antarctic Peninsula. *Journal of Natural History* 30: 1059-1067.
- BRUUN HH & J MOEN (2003) Nested communities of alpine plants on isolated mountains: relative importance of colonization and extinction. *Journal of Biogeography* 30: 297-303.

- CHOWN S & P CONVEY (2006) Biogeography. En: Bergstrom D, P Convey & A Huiskes (eds) Trends in Antarctic Terrestrial and Limnetic ecosystems: Antarctica as a global indicator: 55-69. Springer, Dordrecht.
- CLARKE KR. & RN GORLEY (2006) PRIMER v6: User manual/Tutorial. PRIMER-E Ltd, Plymouth.
- CLARKE KR, PJ SOMERFIELD & RN GORLEY (2008) Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366: 56-69.
- CONNOR EH & D SIMBERLOFF (1979) The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60: 1132-1140.
- CONVEY P, P GREENSLADE & P PUGH (2000) The terrestrial micro-arthropod fauna of the South Sandwich Islands. *Journal of Natural History* 34: 597-609.
- CONVEY P & RIL SMITH (1997) The terrestrial arthropod fauna and its habitats in northern Marguerite Bay and Alexander Island, maritime Antarctic. *Antarctic Science* 9: 12-26.
- COOK RR & JF QUINN (1995) The importance of colonization in nested species subsets. *Oecologia* 102: 413-424.
- COVARRUBIAS R (1968) Some observations on Antarctic Oribatei (Acarina) *Liochthonius australis* sp.n., and two *Oppia* spp.n. *Acarologia* (Francia) 10: 315-356.
- DARLINGTON PJ (1957) *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- DAUBENMIRE R (1975) Floristic plant geography of eastern Washington and northern Idaho. *Journal of Biogeography* 2: 1-18.
- DIAMOND JM. & ME GILPIN (1982) Examination of the 'null' model of Connor and Simberloff for species co-occurrence on islands. *Oecologia* 52: 64-74
- DOLLENZ O (1995) Los árboles y bosques de Magallanes. Ediciones Universidad de Magallanes, Punta Arenas.
- DRISCOLL DA (2008) The frequency of metapopulations, metacommunities and nestedness in a fragmented landscape. *Oikos* 117: 297-309.
- GOTELLI NJ (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-2621.
- GREVE M, NJM GREMMEN, KJ GASTON & SL CHOWN (2005) Nestedness of Southern Ocean island biotas: ecological perspectives on a biological conundrum. *Journal of Biogeography* 32: 155-168.
- GRESSITT J (1967) Notes on Arthropod populations in the Antarctic Peninsula-South Shetland Island-South Orkey Island Area. En: Gressitt J (ed) *Entomology of Antarctica*: 373-391. American Geophysical Union, Washington DC.
- GRESSITT J (1971) Antarctic entomology with emphasis on biogeographical aspect. *Pacific Insects Monograph* 25: 167-178. (USA)
- HAMMER M (1962) Investigations on the oribatid fauna of the Andes Mountains. IV. Patagonia. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* (Dinamarca) 13: 1-37.
- HAMMER Ø, D HARPER & P RYAN (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1-9.
- HOGG ID & MI STEVENS (2002) Soil fauna of Antarctic Coastal Landscapes. En: Beyer L & M Boelter (eds) *Geoecology of Antarctic ice-free coastal landscapes*. Ecological Studies Analysis and Synthesis: 265-280. Springer-Verlag, Berlin.
- HOLDGATE MA (1967) The Antarctic ecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 252: 363-383.
- HOLDGATE MA (1970) Vegetation. En: Holdgate MA (ed) *Antarctic Ecology*: 723-729. Academic Press, Londres.
- HOLDGATE MA (1977) Terrestrial ecosystems in the Antarctic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 279: 5-25.
- HOLLING CS (1992) Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 447-502
- HONNAY O, M HERMY & P COPPIN (1999) Nested plant communities in deciduous forest fragments: species relaxation or nested habitats. *Oikos* 84: 119-129.
- HUGO E, S CHOWN & M MCGEOCH (2006) The microarthropods of sub-antarctic Prince Edward Island: a quantitative assessment. *Polar Biology* 30: 109-119.
- KENNEDY A (1999) Modelling the determinants of species distributions in Antarctica. *Arctic. Antarctic and Alpine Research* 31: 230-241.
- LEIBOLD MA, M HOLYOAK, JM CHASE, MF HOOPES, RD HOLT et al. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- MARSHALL D & P PUGH (1996) Origin of the inland Acari of Continental Antarctica, with particular reference to Dronning Maud Land. *Zoological Journal of the Linnean Society* 118: 101-118.
- MARSHALL D & S CHOWN (2002) The acarine fauna of Heard Island. *Polar Biology* 25: 688-695.
- MANLY BFJ (1997) *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. Chapman and Hall, Londres.
- MCABENDROTH L, A FOGGO, SD RUNDLE & DT BILTON (2005) Unravelling nestedness and spatial pattern in pond assemblages. *Journal of Animal Ecology* 74: 41-49.
- MORENO R, M RIVADENEIRA, CE HERNÁNDEZ, S SAMPÉRTEGUI & N ROZBACZYLO (2008) Do Rapoport's rule, the mid-domain effect or the source-sink hypotheses predict bathymetric patterns of polychaete richness on the Pacific coast of South America? *Global Ecology and Biogeography* 17: 415-423.
- MORRONE JJ (1998) On Udvardy's Insulantarctica province: a test from the weevils (Coleoptera: Curculionioidea). *Journal of Biogeography* 25: 947-955.
- MORRONE JJ (2006) Biogeographic areas and transition zones of latin America and the caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Reviews of Entomology* 51: 467-94.
- MORRONE JJ, S ROIG-JUÑENT & JV CRISCI (1994) South American beetles: Cladistic biogeography of terrestrial Subantarctic beetles (Insecta: Coleoptera) from South America. *National Geographic Research and Exploration* (USA) 10: 104-115.

- MOUQUET N & M LOREAU (2003) Community patterns in source-sink metacommunities. *American Naturalist* 162: 544-557.
- PATTERSON BD (1990) On the temporal development of nested subset patterns of species composition. *Oikos* 59: 330-342.
- PATTERSON BD & W ATMAR (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 65-82.
- PATTERSON BD & W ATMAR (2000) Analyzing species composition in fragments. *Bonner Zoologische Monographien (Alemania)* 46: 93-108.
- PECK L, P CONVEY & D BARNES (2006) Environmental constraints on life histories in Antarctic ecosystems: tempos, timings and predictability. *Biological Reviews* 81: 75-109.
- PICKARD J & RD SEPPELT (1984) Phytogeography of Antarctica. *Journal of Biogeography* 11: 83-102.
- PISANO E (1977) Fitogeografía de Fuego-Patagonia chilena: I- Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S. *Anales del Instituto de la Patagonia* 8: 121-246.
- POSADA P & JJ MORRONE (2003) Biogeografía histórica de la familia Curculionidae (Coleoptera) en las subregiones Subantártica y Chilena Central. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina (Argentina)* 62: 75-84.
- PUGH P (1993) A synonymic catalogue of the Acari from Antarctica, the sub-antarctic Islands and the Southern Ocean. *Journal of Natural History* 27: 323-421.
- PUGH P (1994) The non-indigenous Acari of Antarctica and the sub-Antarctic islands. *Zoological Journal of the Linnean Society* 110: 207-217.
- PULLIAM H R (1988) Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.
- SMITH RIL (1984) Terrestrial plant biology of the Subantarctic and Antarctic. In: Laws R (ed) *Antarctic ecology*: 61-162. Academic Press, Londres.
- SNEATH PHA & RR SOKAL (1973) *Numerical taxonomy*. WH Freeman, San Francisco.
- SØRENSEN TA (1948) A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskaberne Selskabs Biologiske Skrifter (Dinamarca)* 5: 1-34.
- STARÝ J (1995) Oribatid mites (Acari: Oribatida) of Beauchne Island, Falkland Islands, South Atlantic. *Journal of Natural History* 29: 1463-1468.
- STARÝ J & W BLOCK (1995) Oribatid mites (Acari: Oribatida) of South Georgia, South Atlantic. *Journal of Natural History* 29: 1469-1481.
- STARÝ J & W BLOCK (1996) Oribatid mites (Acari: Oribatida) of the Falkland Islands, South Atlantic and their zoogeographical relationships. *Journal of Natural History* 30: 523-535.
- STARÝ J & W BLOCK (1998) Distribution and biogeography of oribatid mites (Acari: Oribatida) in Antarctica, the sub-Antarctic islands and nearby land areas. *Journal of Natural History* 32: 861-894.
- STRONG J (1967) Ecological of terrestrial arthropod at the Palmer Station, Antarctic Peninsula. En: Gressitt J (ed) *Entomology of Antarctica*: 357-371. American Geophysical Union, Washington DC.
- TILLBROOK, P (1967) Arthropod ecology in maritime Antarctica. En: Gressitt J (ed) *Entomology of Antarctica*: 205-293. American Geophysical Union, Washington DC.
- ULIANA MA & KT BIDDLE (1988) Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern South America. *Revista Brasileira de Geociencias (Brasil)* 18: 172-190.
- ULRICH W, M ALMEIDA-NETO & NJ GOTELLI (2009) A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3-17.
- VALENCIA-PACHECO E, J AVARIA-LLAUTUREO, C MUÑOZ-ESCOBAR, D BORIC-BARGETTO & CE HERNÁNDEZ (2011) Patrones de distribución geográfica de la riqueza de especies de roedores de la tribu Oryzomyini (Rodentia: Sigmodontinae) en Sudamérica: Evaluando la importancia de los procesos de colonización y extinción. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 365-377.
- WALLWORK JA (1967) Cryptostigmata (Oribatid Mites). En: Gressitt J (ed) *Entomology of Antarctica*: 205-293. American Geophysical Union, Washington DC.
- WALLWORK JA (1972) Distribution patterns of cryptostigmatid mites (Arachnida: Acari) in South Georgia. *Pacific Insects (USA)* 14: 615-625.
- WEST C (1984) Micro-Arthropod and Plant Species Associations in two Subantarctic Terrestrial Communities. *Oikos* 42: 66-73.
- WETHERED R & MJ LAWES (2005) Nestedness of bird assemblages in fragmented Afrotropical forest: the effect of plantation forestry in the matrix. *Biological Conservation* 123: 125-137.
- WRIGHT DH, BD PATTERSON, GM MIKKELSON, A CUTLER & W ATMAR (1998) A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113: 1-20.

Responsabilidad editorial: María Teresa González

Recibido 23 de mayo de 2012; aceptado 7 de junio de 2013

