

Análisis del descenso de la similitud biótica con la distancia espacial (*distance-decay*) en Ecología de Comunidades y Biogeografía

Sara Martínez-Santalla¹, Carola Gómez-Rodríguez², Andrés Baselga^{1,a}

¹ CRETUS, Departamento de Zoología, Genética y Antropología Física, Universidade de Santiago de Compostela, c/ Lope Gómez de Marzoa s/n, 15782 Santiago de Compostela, c/ Lope Gómez de Marzoa s/n, 15782 Santiago de Compostela, España

² CRETUS, Departamento de Biología Funcional (área de Ecología), Universidade de Santiago de Compostela, c/ Lope Gómez de Marzoa s/n, 15782 Santiago de Compostela, c/ Lope Gómez de Marzoa s/n, 15782 Santiago de Compostela, España

✉ a.andres.baselga@usc.es

Recibido: 03/03/2024; Aceptado: 22/04/2024

Resumen

El descenso de la similitud biótica con la distancia espacial (en inglés, *distance-decay*) es uno de los patrones universales en Ecología y Biogeografía. Este patrón surge porque cuanto más alejadas están dos comunidades biológicas, menor es el número de especies que tienen en común. Dicho descenso de la similitud con la distancia puede ajustarse mediante modelos estadísticos, que deben ser no lineales (p. ej. Modelos Lineales Generalizados, GLM, con función exponencial o *power-law*) y tener en cuenta la dependencia por pares de los datos a la hora de calcular la significación del modelo. La dependencia por pares es inherente a los modelos de *distance-decay*, ya que tanto los valores de similitud biótica como la distancia espacial entre comunidades involucran, para su cálculo, dos comunidades biológicas. Por tanto, una misma comunidad biológica está implicada en el cálculo de varios valores de similitud/distancia, dando lugar a una pseudorreplicación de los datos que viola una asunción básica de muchos tests estadísticos. Este aspecto es de máxima importancia ya que la correcta modelización del patrón de *distance-decay* es clave para poder inferir los procesos ecológicos, evolutivos o biogeográficos responsables del descenso en la similitud biótica con la distancia.

Palabras clave: Biodiversidad; biogeografía; comunidad biológica; diversidad alfa, beta y gamma; *distance-decay*; similitud; disimilitud; macroecología; Mantel.

Abstract

The decay of biotic similarity with spatial distance, also known as *distance-decay*, is a universal pattern in Ecology and Biogeography. This pattern arises because, the more distant two biological communities are, the fewer species they have in common. Non-linear statistical models can be used to adjust the decay of community similarity with distance. To correctly fit these models (e.g. Generalized Linear Models, GLMs, with exponential or power-law function), it is important to account for the pairwise dependence of the data when assessing model significance. The pairwise dependence of data is inherent to *distance-decay* models, as both the biotic similarity values and the spatial distance between communities involve two biological communities in their calculation. Therefore, the same biological community is used to compute several similarity/distance values in the dataset, leading to pseudoreplication in the data and hence violating a key statistical assumption. Correctly modelling the *distance-decay* pattern is essential for inferring the ecological, evolutionary and/or biogeographical processes underlying the decay of biotic similarity with spatial distance.

Keywords: Biodiversity; biogeography; biological community; alpha, beta and gamma diversity; *distance-decay*; similarity; dissimilarity; macroecology; Mantel.

PATRONES ESPACIALES DE DIVERSIDAD: DIVERSIDAD ALFA, BETA Y GAMMA

La ecología de comunidades y la biogeografía abordan el estudio de la distribución espacial de las especies y las comunidades biológicas, así como de los procesos subyacentes que gobiernan esas distribuciones (MCGILL, 2010). Una de las observaciones básicas sobre la diversidad biológica es que no se distribuye de manera uniforme en el planeta: las especies de seres vivos varían entre lugares y esta variación es diferente según la escala espacial que estemos considerando para nuestro estudio (WILLIG *et al.*, 2003; RICKLEFS, 2004). Las agrupaciones de seres vivos en un lugar específico constituyen lo que denominamos comunidades biológicas o ensamblajes de especies (*species assemblages*), y su composición puede variar enormemente entre localidades, desde ser prácticamente idénticas hasta ser completamente diferentes. Por tanto, en los estudios de diversidad biológica nos enfrentamos a dos preguntas básicas: “¿cómo medimos las diferencias entre comunidades biológicas? o, en otras palabras, ¿cómo caracterizamos los patrones de diversidad?” y, por otro lado, “¿cuáles son los procesos ecológicos, evolutivos o biogeográficos responsables de que existan dichos patrones de diversidad?”. No es posible abordar la pregunta sobre las causas sin haber establecido previamente los métodos para medir adecuadamente en qué medida las comunidades biológicas son diferentes.

Existen varias metodologías para medir la diversidad biológica, siendo la más simple e intuitiva el conteo de especies presentes en un área determinada. Esta sencilla medida nos proporciona una cuantificación inicial de la diversidad biológica, conocida como riqueza de especies. Una característica clave de la riqueza de especies es que depende de la escala espacial a la que se mida (WHITTAKER *et al.*, 2001; RAHBEK, 2005; WHITTAKER & TRIANTIS, 2012) o, en otros términos, tiene dependencia espacial con la escala (*scale-dependent*). Es decir, la riqueza de especies tiende a aumentar a medida que ampliamos la escala geográfica de estudio, dando lugar a una de las leyes fundamentales en Ecología: la relación especies-área (*species-area relationship* (ROSENZWEIG, 1995)). Entonces, si nos centramos en un territorio concreto, al que denominaremos “región”, generalmente observaremos que la riqueza de especies que podemos encontrar en esa región es mayor que la riqueza de especies de una localidad cualquiera de dicha región. Esto nos lleva a una observación crucial: si la composición de especies de las comunidades de diferentes localidades de una región es idéntica en todas ellas, la diversidad regional será la misma que la diversidad de cada localidad individual (diversidad local). Sin embargo, si la composición de especies es diferente entre localidades, entonces la diversidad regional será mayor que la diversidad local. En este marco teórico, denominamos diversidad gamma (γ) a la riqueza de especies en la región, diversidad alfa (α) a la riqueza promedio en las localidades y diversidad beta (β) a la relación que existe entre ambas (WHITTAKER, 1960). Por tanto, el hecho de que áreas geográficas más grandes alberguen una mayor diversidad de especies está intrínsecamente ligado al hecho de que diferentes localidades suelen tener diferentes especies.

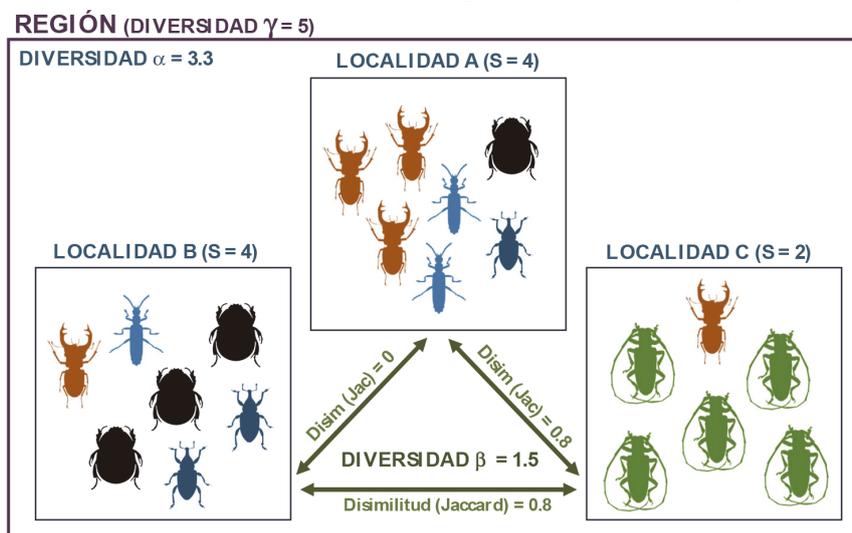
RELACIÓN ENTRE LA DIVERSIDAD BETA GLOBAL Y LOS ÍNDICES DE DISIMILITUD BIÓTICA POR PARES

La diversidad beta contempla, por tanto, dos aspectos fundamentales de la caracterización de los patrones de diversidad: (i) mide la variación en la composición de especies entre

comunidades biológicas y (ii) expresa la relación entre la diversidad regional y la diversidad local (Figura 1). Aunque están íntimamente relacionadas desde el punto de vista conceptual, estas dos facetas suelen ser abordadas mediante aproximaciones metodológicas diferentes. Por un lado, la variación en la composición entre comunidades biológicas se puede medir con índices de disimilitud biótica, que cuantifican cómo de diferentes son dos comunidades teniendo en cuenta que la ausencia de una especie en ambas comunidades no es informativa y, por tanto, no debe ser tenida en cuenta en el cálculo, lo que también se denomina como “el problema de los dobles ceros” (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998). Estos índices se calculan para pares de comunidades (*pairwise beta diversity* o *pairwise biotic dissimilarity*) a partir de datos de incidencia de especies (por ejemplo los índices de JACCARD (1912) o SØRENSEN (1948)) o datos de abundancia de especies (ej. índice de Bray-Curtis (BRAY & CURTIS, 1957)). Por otro lado, también es posible calcular un valor de diversidad beta global para múltiples localidades teniendo en cuenta la ratio entre la diversidad gamma y la diversidad alfa ($\beta = \gamma/\alpha$) en la región de estudio, tal y como propuso inicialmente WHITTAKER (1960). Cuanto mayor sea esta ratio, mayor será el número de especies que aparecen a escala regional en relación al número promedio de especies que podemos observar a escala local.

Figura 1. Ejemplo ilustrativo de la relación entre el cálculo de la diversidad beta global como la relación multiplicativa entre la diversidad gamma y la diversidad alfa ($\beta = \gamma/\alpha$), y la diversidad beta calculada como la disimilitud biótica entre pares de comunidades. En este ejemplo, la disimilitud biótica ha sido calculada con el índice de Jaccard, que tiene en cuenta el número de especies exclusivas de cada comunidad dividido por el número de especies totales. Nótese que si se usara un índice de disimilitud basado en abundancia (ej. Bray-Curtis), existiría un valor no nulo de disimilitud biótica entre la localidad A y la localidad B (Bray = 0.43) debido a las diferencias en abundancia de las especies, a pesar de que las especies en ambas localidades sean las mismas.

Figure 1. Illustrative example of the relationship between global beta diversity, measured as the ratio between gamma and alpha diversity ($\beta = \gamma/\alpha$) and beta diversity measured as the biotic dissimilarity between pairs of communities. In this example, biotic dissimilarity has been measured using Jaccard's index, which takes into account the number of species exclusive to each community divided by the total number of species. Please note that an abundance-based dissimilarity index (e.g. Bray-Curtis) would result in a non-zero value of biotic dissimilarity between locality A and locality B (Bray = 0.43) as the species differ in their abundance, even though they are the same. (Credit figure shapes: phylopic.org).



Crédito siluetas: phylopic.org

A pesar de ser un concepto muy intuitivo, la cuantificación de la diversidad beta ha suscitado un interesante debate a lo largo de los años. El desarrollo de los índices de disimilitud, también llamados coeficientes de asociación, fue anterior e independiente a la formulación de los conceptos de diversidad alfa, beta y gamma (por ejemplo, JACCARD, 1912;

SIMPSON, 1943; SØRENSEN, 1948). El término diversidad beta fue introducido por primera vez por WHITTAKER (1960) y definido por él como “la magnitud del cambio en la composición de la comunidad” entre sitios. Para medir la magnitud de ese cambio de composición entre comunidades, la diversidad beta compara la diversidad en dos escalas diferentes (diversidad alfa y gamma), como se ha explicado anteriormente. Es necesario aclarar que esta comparación entre escalas se podría realizar usando la formulación multiplicativa clásica ($\beta = \gamma/\alpha$) o usando la partición aditiva de la diversidad ($\beta = \gamma - \alpha$), tal y como fue propuesta por otros autores (LANDE, 1996; VEECH & CRIST, 2010). Sin embargo, estudios posteriores, como el de JOST (2007), demostraron que el tipo de partición elegida (ej. aditiva o multiplicativa) no es trivial si pretendemos que los componentes de diversidad alfa y diversidad beta que con él se calculan sean independientes. En el caso de medidas de diversidad beta basadas en recuentos de especies, es decir, medidas basadas en la riqueza, el uso de la partición multiplicativa clásica es obligatorio (BASELGA, 2010) para garantizar la necesaria independencia entre la diversidad alfa y la beta (WILSON & SHMIDA, 1984). Por otro lado, si consideramos la diversidad beta como una medida de la disimilitud entre sitios (KOLEFF *et al.*, 2003), es importante conocer la relación matemática entre el cálculo de la diversidad beta basado en la partición multiplicativa y el cálculo basado en los índices de disimilitud biótica entre pares de comunidades biológicas. Estos puntos de vista han sido también denominados diversidad proporcional y diversidad de diferenciación, respectivamente (JURASINSKI *et al.*, 2009), pero esta distinción es más formal que conceptual porque los índices de disimilitud tradicionales son en realidad transformaciones monotónicas de la beta multiplicativa de Whittaker (es decir, $\beta = \gamma/\alpha$) calculada para dos sitios (JOST, 2007). En otras palabras, las medidas de diversidad de diferenciación son, de hecho, sólo casos especiales de medidas de diversidad proporcional para $N = 2$. El problema queda claramente ejemplificado por el hecho de que los índices de disimilitud por pares pueden generalizarse y aplicarse a situaciones que involucran múltiples sitios, resultando en medidas de disimilitud de múltiples sitios (*multiple-site dissimilarity*) que, nuevamente, son transformaciones monotónicas de la diversidad beta de Whittaker ($\beta = \gamma/\alpha$) para cualquier número de sitios (DISERUD & ØDEGAARD, 2007). Por lo tanto, estos puntos de vista aparentemente divergentes sobre la diversidad beta son en realidad consistentes con un concepto único de diversidad beta.

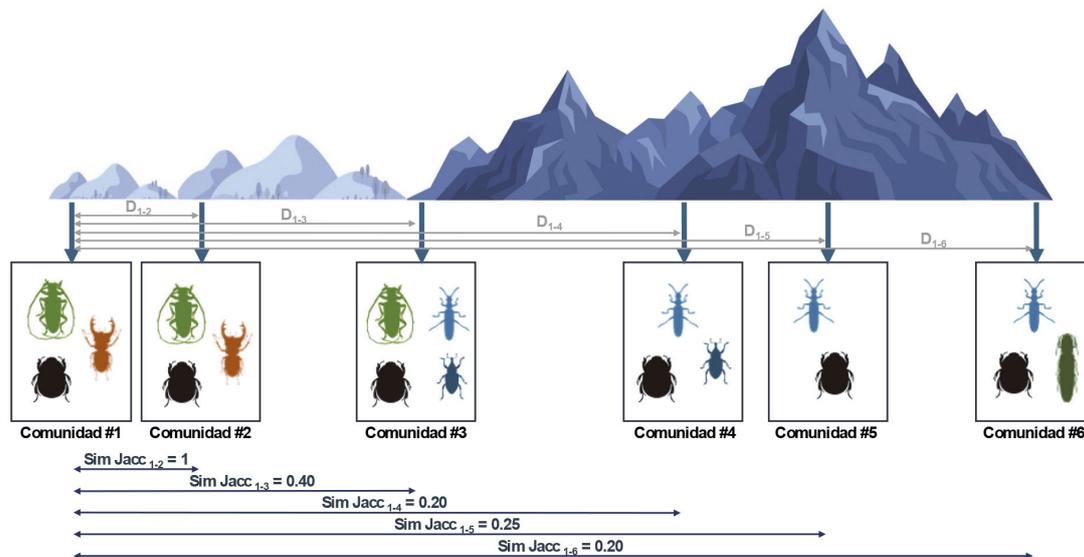
EL DESCENSO DE LA SIMILITUD BIÓTICA CON LA DISTANCIA (PATRÓN *DISTANCE-DECAY*)

Una de las preguntas básicas en ecología de comunidades es si las diferencias en la composición de las comunidades se pueden predecir en función de las diferencias en las condiciones ambientales que habitan y, por tanto, por la existencia de presiones selectivas diferentes entre localidades, o si existen otros procesos fundamentales que podrían explicar tal variación biótica (ver revisión de la teoría de las comunidades ecológicas ofrecida por VELLEND (2016)). En este sentido, es clave comprender el papel de la distancia espacial entre dichas comunidades ya que, cuanto más alejadas estén entre ellas, existirá una mayor tendencia a que compartan un menor número de especies (Figura 2). Esta tendencia puede deberse a la simple capacidad limitada de las especies para alcanzar territorios lejanos, porque a mayor distancia espacial menor es la probabilidad de que las especies que habitan una localidad hayan colonizado la otra, especialmente en los grupos biológicos que tienen una fuerte limitación intrínseca a la dispersión (por ejemplo, insectos no alados).

Alternativamente, también puede deberse a que las condiciones ambientales poseen una estructura espacial, es decir, sitios próximos tenderán a tener condiciones ambientales más parecidas que sitios lejanos (autocorrelación espacial). La autocorrelación espacial del ambiente puede derivar en una autocorrelación espacial de la diversidad biológica si la presencia o ausencia de las especies está determinada por esas condiciones ambientales (predominancia de procesos de selección). Esta tendencia de la similitud entre comunidades biológicas a disminuir con la distancia espacial entre ellas se denomina en inglés *distance-decay of similarity* (descenso de similitud con distancia) (NEKOLA & WHITE, 1999) y generalmente se usa el término abreviado: *distance-decay*. Nótese que la similitud biológica y la disimilitud biótica son complementarias: Similitud = (1 – Disimilitud).

Figura 2. Ejemplo ilustrativo de cómo disminuye la similitud biótica entre la comunidad focal (comunidad #1) y el resto de las comunidades biológicas según se incrementa la distancia espacial entre ellas. Se muestra también cómo esa variación en la composición de las comunidades podría estar asociada a la variación en las condiciones ambientales, la cual también presentaría una estructura espacial al ser más similares las condiciones abióticas de los sitios de menor altitud en relación con los de mayor altitud. En un estudio de *distance-decay* es necesario analizar cómo varía la similitud biótica con la distancia espacial teniendo en cuenta todas las localidades, no sólo la comunidad focal que se usa como ejemplo aquí por simplicidad. La similitud biótica ha sido medida con el índice de Jaccard.

Figure 2. Illustrative example of how biotic similarity between the focal community (community #1) and the rest of the biological communities decreases as the spatial distance between them increases. It also shows that such variation in community composition could be associated with differences in environmental conditions, as the abiotic conditions at low altitude would be different to those at higher altitude. Please note that, to build a *distance-decay* model, it is necessary to use all localities when assessing how biotic similarity varies with spatial distance, not only a focal community, as shown in the example used here for simplicity. Biotic similarity has been measured with the Jaccard's index (Credit figure shapes: phylopic.org and pch.vector/Freepik).



Crédito siluetas: phylopic.org y pch.vector/Freepik

El estudio del *distance-decay* constituye uno de los métodos fundamentales de análisis de la diversidad beta (MORLON *et al.*, 2008; ANDERSON *et al.*, 2011). De hecho, el patrón de *distance-decay* emerge como un patrón universal (NEKOLA & WHITE, 1999; SOININEN *et al.*, 2007a; SOININEN *et al.*, 2007b; GRACO-ROZA *et al.*, 2022), ya que se ha demostrado que existe un descenso de la similitud biológica con la distancia en diferentes grupos biológicos (POULIN, 2003; SVENNING *et al.*, 2011; ASTORGA *et al.*, 2012; QIAN & RICKLEFS, 2012; WETZEL *et al.*, 2012; SAITO *et al.*, 2015), hábitats (JIMÉNEZ-VALVERDE *et al.*, 2010; OLDEN *et al.*, 2010; SI *et al.*, 2015; CHUST *et al.*, 2016; TOVO & FAVRETTI, 2018), escalas espaciales (BUCKLEY & JETZ,

2008; BELL, 2010; FREIJEIRO & BASELGA, 2016; KÖNIG *et al.*, 2017; ARRIBAS *et al.*, 2020), y niveles de organización biológica (DINIZ-FILHO & BINI, 2011; BASELGA *et al.*, 2013; BASELGA *et al.*, 2015; GÓMEZ-RODRÍGUEZ *et al.*, 2019; GÓMEZ-RODRÍGUEZ *et al.*, 2020; BASELGA *et al.*, 2022). Por tanto, una de las preguntas fundamentales en ecología de comunidades y biogeografía no es sólo si existe o no un patrón de *distance-decay* en las comunidades de estudio sino, sobre todo, cuál es la intensidad de dicho descenso y si es diferente entre grupos biológicos con rasgos morfológicos o funcionales diferentes. En este sentido, el análisis del *distance-decay* constituye una herramienta fundamental para entender la variabilidad en la composición de las comunidades y los procesos que la generan (TUOMISTO *et al.*, 2003; STEINITZ *et al.*, 2006; GÓMEZ-RODRÍGUEZ & BASELGA, 2018; TORNERO *et al.*, 2018; BASELGA & GÓMEZ-RODRÍGUEZ, 2021, entre otros) Además, desde el punto de vista aplicado, este tipo de aproximación metodológica también se ha usado en estudios de conservación para identificar, por ejemplo, los factores responsables de la variación en la composición de las comunidades en zonas amenazadas (DRAPER *et al.*, 2019; ZHANG *et al.*, 2019).

PROCESOS ECOLÓGICOS RESPONSABLES DEL DESCENSO DE LA SIMILITUD BIÓTICA CON LA DISTANCIA (*DISTANCE-DECAY*)

La utilidad del *distance-decay* en el estudio de las causas de la estructura espacial de la diversidad biológica radica en que la disminución de la similitud biológica con la distancia espacial refleja procesos ecológicos subyacentes que operan a través de varias escalas espaciales. Comprender estos procesos es crucial para desentrañar los mecanismos responsables de la variación en la composición de las comunidades biológicas. Los procesos más importantes son los siguientes:

1. **Limitación de la dispersión:** La dispersión juega un papel fundamental en la configuración de la composición de las comunidades biológicas (LEIBOLD *et al.*, 2004; SAITO *et al.*, 2015; LEIBOLD & CHASE, 2018) y de los patrones biogeográficos (SVENNING & SKOV, 2007a). A medida que aumenta la distancia espacial entre dos localidades, la capacidad de las especies para dispersarse entre ellas disminuye, lo que conlleva una reducción de su similitud biótica. Es decir, tendrán menos especies en común y habrá más especies que aparezcan exclusivamente en una o en otra comunidad. La limitación a la dispersión puede surgir de la propia capacidad intrínseca de los organismos para desplazarse o expandir sus rangos de distribución (QIAN, 2009; GÓMEZ-RODRÍGUEZ & BASELGA, 2018) o de factores extrínsecos, como las barreras físicas o la fragmentación del hábitat (SOININEN *et al.*, 2007a).

2. **Filtrado ambiental:** El filtrado ambiental ocurre cuando ciertas especies son favorecidas o excluidas de determinados sitios en función de sus tolerancias fisiológicas, rasgos morfológicos o rasgos vitales (CHASE & MYERS, 2011; KRAFT *et al.*, 2015). Esto es debido a que, para cada especie, existe un rango de condiciones ambientales en las que puede tener un crecimiento poblacional positivo, lo que se denomina el nicho ecológico de la especie (HUTCHINSON, 1957; CHASE & LEIBOLD, 2003; PETERSON *et al.*, 2011). Como las condiciones ambientales varían en el espacio, también varía la idoneidad de dichas condiciones ambientales para las diferentes especies y, con ello, para la comunidad biológica en su conjunto, ya que esta estará conformada por distintas especies, cada una de ellas con su propio nicho ecológico. A medida que aumenta la distancia espacial entre localidades, las condiciones ambientales tienden a ser más diferentes entre ellas, como

se ha explicado anteriormente, lo que puede resultar en diferencias en la composición de la comunidad si predominan los procesos de selección (*sensu*VELLEND, 2016) y con ellos el filtrado diferencial de especies (NEKOLA & WHITE, 1999; SOININEN *et al.*, 2007a).

3. **Contingencias históricas:** La historia de una región, incluido su pasado geológico, climático y evolutivo, puede condicionar la composición de las comunidades que observamos actualmente (RICKLEFS & SCHLUTER, 1993; HAWKINS & PORTER, 2003; MONTOYA *et al.*, 2007; BASELGA *et al.*, 2012; GRAHAM *et al.*, 2012). Las denominadas contingencias históricas, tales como las fluctuaciones climáticas del pasado o los eventos geológicos, generan patrones biogeográficos reconocibles hoy en día asociados a la contracción, expansión o fragmentación de los rangos de distribución de las especies (DYNESIUS & JANSSON, 2000; JANSSON, 2003; CONDAMINE *et al.*, 2013; DIAS *et al.*, 2014). Estos potenciales legados históricos han de ser tenidos en cuenta a la hora de interpretar las causas de la similitud (o disimilitud) entre comunidades biológicas, particularmente a grandes escalas espaciales, en las que la limitación a la dispersión puede jugar un papel fundamental a la hora de explicar qué lugares han sido o no recolonizados tras el evento histórico que alteró la composición de la comunidad (QIAN *et al.*, 2009; FITZPATRICK *et al.*, 2013; GÓMEZ-RODRÍGUEZ & BASELGA, 2018; MARTÍN-DEVASA *et al.*, 2024). Un ejemplo del papel de estas contingencias históricas son los patrones de distribución de algunos animales y plantas en el continente europeo, en el cual se observa una recolonización incompleta de las latitudes más septentrionales tras las últimas glaciaciones (SVENNING & SKOV, 2007b; GÓMEZ-RODRÍGUEZ & BASELGA, 2018).

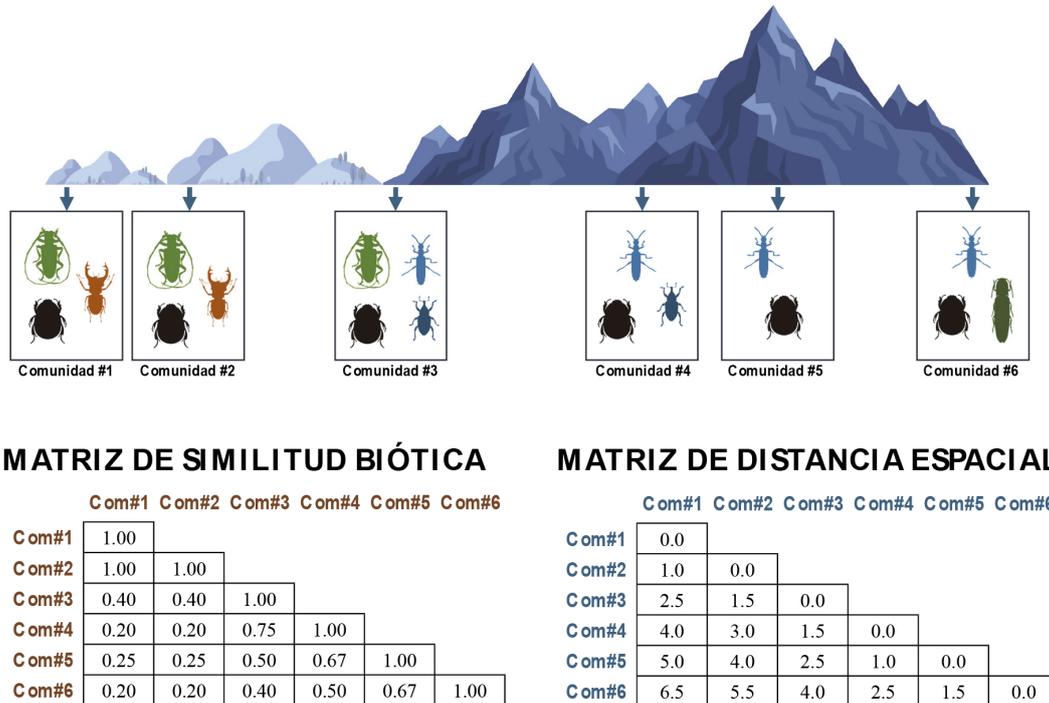
4. **Interacciones bióticas:** Las interacciones entre especies, incluidas la competencia, la depredación, el mutualismo o la facilitación, tienen un papel fundamental dentro de los procesos de selección que determinan la estructura y composición de las comunidades (CALLAWAY *et al.*, 2002; GRAHAM *et al.*, 2009; CHASE & MYERS, 2011). Al igual que en el caso de las condiciones abióticas, la intensidad y la frecuencia de estas interacciones puede variar entre localidades, lo que conlleva cambios en la composición de la comunidad. Las diferencias en el tipo, intensidad y frecuencia de las interacciones tienden a ser mayores según se incrementa la distancia entre las comunidades biológicas, pudiendo generar por tanto un patrón de *distance-decay* (TRØJELSGAARD *et al.*, 2015).

APROXIMACIONES METODOLÓGICAS AL ESTUDIO DEL *DISTANCE-DECAY*

La aproximación más común en el estudio de los patrones de *distance-decay* es el ajuste de un modelo estadístico de la relación entre dos matrices de datos pareados: la similitud entre comunidades y la distancia espacial (Figura 3). Dicho modelo estadístico permite la estimación de parámetros con relevancia biológica, tales como la proporción de varianza de la similitud entre comunidades que es explicada por la distancia geográfica, o la tasa según la cual esta similitud desciende con la distancia.

Figura 3. Ejemplo ilustrativo de la construcción de matrices de similitud biótica (izquierda) y distancia espacial (derecha) a partir de los datos de composición de comunidades y su disposición en el espacio. Nótese que en este caso se incluye la diagonal de las matrices, con valor 1 en el caso de la similitud biótica (es decir, comunidades idénticas, ya que son la misma) y valor 0 en el caso de la distancia espacial. En el cálculo de los modelos de *distance-decay* no se tienen en cuenta estos valores, pero se muestran en la figura por su valor ilustrativo. La similitud biótica ha sido medida con el índice de Jaccard y la distancia espacial es distancia euclídea.

Figure 3. Illustrative example of biotic similarity (left) and spatial distance (right) matrices resulting from differences in community composition across space. Note that, in this case, the matrix diagonals are shown, with value = 1 in the case of biotic similarity (i.e. identical communities) and value = 0 in the case of spatial distance. However, these diagonal values are not taken into account when building *distance-decay models*, but are shown here for illustrative purposes. Biotic similarity has been measured with the Jaccard's index and spatial distance is Euclidean distance (Credit figure shapes: phylopic.org and pch.vector/Freepik).



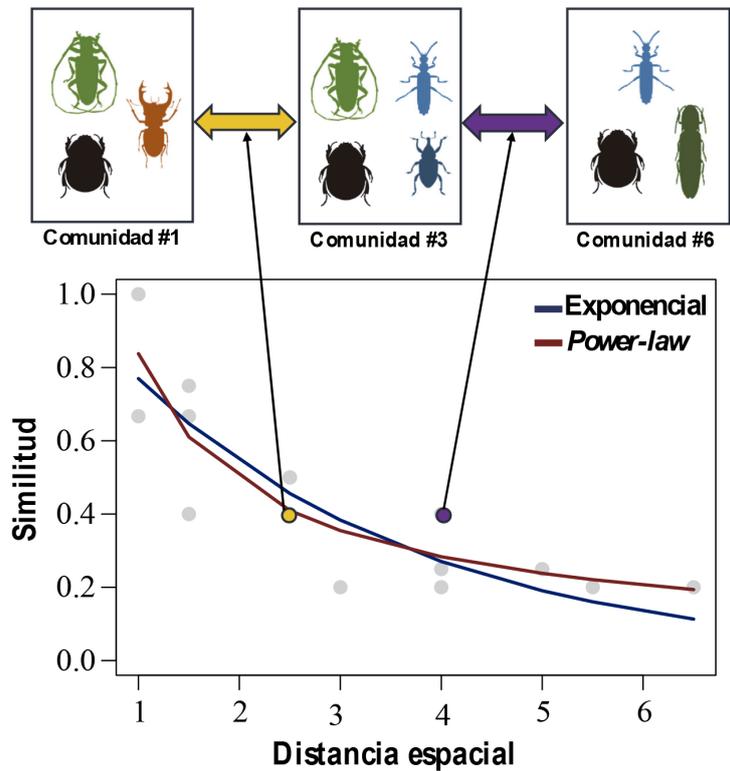
Crédito siluetas: phylopic.org y pch.vector/freepik

La búsqueda de un modelo estadístico adecuado que capture el *distance-decay* empezó con el artículo fundacional de [NEKOLA & WHITE \(1999\)](#), en el cual mostraban que un modelo exponencial (la regresión de la similitud transformada logarítmicamente frente a la distancia espacial) era el mejor ajuste para sus datos. Desde entonces, los patrones de *distance-decay* han sido principalmente estudiados con modelos lineales (*Linear Models*, LM) con o sin transformar las variables logarítmicamente (por ejemplo, [NEKOLA & WHITE, 1999](#)); o bien con modelos lineales generalizados (*Generalized Linear Models*, GLM) (por ejemplo, [SOININEN et al., 2007a](#); [MILLAR et al., 2011](#)). Más recientemente, [NEKOLA & MCGILL \(2014\)](#) emplearon datos simulados para demostrar que la forma funcional de la relación en los *distance-decay* puede ser una función exponencial negativa, generalmente para datos recogidos en escalas espaciales amplias, o bien una función *power-law*, si la escala espacial es pequeña. No obstante, la principal dificultad de la construcción de modelos *distance-decay* no reside en la identificación de la mejor función de ajuste, sino en cómo se determina la significación del modelo ya que, al estar construido a partir de matrices de distancia, se viola la asunción de independencia de los datos. Es decir, la similitud entre la comunidad #1 y la comunidad #3 de la [Figura 4](#) no es independiente de la similitud entre la comunidad #3 y la comunidad #6,

ya que los datos de composición biótica de la comunidad #3 han sido utilizados para calcular ambas similitudes.

Figura 4. Representación gráfica del descenso en la similitud biótica con la distancia (*distance-decay*) de las comunidades representadas en las Figuras 2 y 3. Se muestra el ajuste de la función exponencial y la función *power-law*. Además, se han resaltado los casos de la comparación entre la comunidad #1 y la comunidad #3 (amarillo) e, independientemente, de la comunidad #3 y la comunidad #6 (violeta). De esta forma se muestra la violación de la asunción de independencia de los casos (cada uno de los puntos del gráfico), al estar la comunidad #3 involucrada en el cálculo de ambos casos (y todos los demás pares que incluyan a la comunidad #3). La similitud biótica ha sido medida con el índice de Jaccard y la distancia espacial es distancia euclídea.

Figure 4. *Distance-decay* of the communities shown in Figures 2 and 3. The exponential and power-law fits are shown. In addition, two cases are highlighted: the value corresponding to comparing community #1 and community #3 (yellow) and, independently, the one comparing community #3 and community #6 (violet). This evidences the lack of independence between cases and, hence, the violation of this statistical assumption (i.e. community #3 is involved in the calculation of both cases, as well as all other cases including community #3). Biotic similarity has been measured with the Jaccard's index and spatial distance is Euclidean distance (Credit figure shapes: phylopic.org).



Crédito siluetas: phylopic.org

La evaluación de la significación de los modelos *distance-decay* debe tener en cuenta la dependencia por pares inherente a los datos de similitud biótica y distancia espacial. Por ello, los contrastes de significación que se usan rutinariamente en los LMs y GLMs (por ejemplo, el test de la F, ver [HASTIE & PREGIBON, 1993](#)) no deberían aplicarse a datos de *distance-decay*, ya que se violaría la asunción de independencia de los datos que requieren estos contrastes. La dependencia en las variables de similitud y distancia deriva de su construcción a partir de comparaciones entre todos los posibles pares de comunidades ([SMOUSE *et al.*, 1986](#); [LEGENDRE *et al.*, 1994](#)), tal y como se muestra en la [Figura 3](#). Por lo tanto, cada observación independiente (p. ej. una comunidad biológica) está implicada en el cálculo de múltiples valores de similitud/distancia y por ello los casos usados para construir el modelo no son independientes entre sí (ver [Figura 4](#)). En los modelos lineales, el sesgo estadístico causado por esta dependencia a pares en matrices de distancia ha sido tenido en cuenta en el diseño

del *test* de Mantel (MANTEL, 1967), que se usa como contraste de significación para este tipo de modelos. El *test* de Mantel evalúa si dos matrices de distancia son independientes comparando un estadístico lineal (el coeficiente de correlación de Pearson) o un estadístico no paramétrico (coeficientes de correlación de rangos de Spearman o Kendall) con la distribución de dicha correlación bajo la hipótesis nula de independencia de las matrices (calibración del contraste), obtenida usando permutaciones de los sitios de muestreo en una de las matrices. Es decir, el *test* de Mantel es adecuado para evaluar la hipótesis de una relación lineal entre los datos, pero no está diseñado para testar otro tipo de relaciones, por lo menos de forma paramétrica. Si se utilizan los estadísticos no paramétricos de correlación, el *test* de Mantel sí es capaz de acomodar la relación no lineal que se espera entre la similitud de las comunidades y la distancia que las separa (DIETZ, 1983). Sin embargo, siempre que sea posible es preferible utilizar modelos paramétricos no lineales (p.ej. exponencial o *power-law*) antes que recurrir al uso de contrastes no paramétricos. Además de tener mayor poder estadístico, los modelos paramétricos tienen la ventaja de que permiten la comparación de parámetros (ej. pendiente o intercepto) entre modelos de *distance-decay* ajustados a datos de distintos taxones y/o regiones. Estas comparaciones son clave para inferir los procesos que han generado los patrones de *distance-decay* (SOININEN *et al.*, 2007a; SAITO *et al.*, 2015; GÓMEZ-RODRÍGUEZ & BASELGA, 2018; PEGUERO *et al.*, 2021; YANG *et al.*, 2021), que es el objetivo último de la ecología de comunidades o la biogeografía.

PRINCIPALES RETOS DEL AJUSTE DE MODELOS NO-LINEALES DE *DISTANCE-DECAY*

La ausencia de independencia entre los casos de las matrices de distancia y similitud debida a su estructura a pares supone el primer reto para el diseño de un contraste de significación aplicable a modelos no lineales de *distance-decay*. Este contraste debe comparar el patrón no lineal ajustado por el modelo con el esperado si la similitud y la distancia fueran independientes entre ellas (hipótesis nula del contraste) y debe diseñarse teniendo en cuenta la dependencia por pares. Cabe recordar que la mayoría de los contrastes de significación (p.ej. el *test* de la F) presentan la asunción básica de que las observaciones de una misma variable son independientes entre ellas. Cuando se viola esta asunción, como es el caso de los modelos *distance-decay*, se causa una inflación artificial de los grados de libertad del contraste conocida como pseudoreplicación, que aumenta a medida que lo hace el tamaño muestral (HURLBERT, 1984) (Figura 5).

Figura 5. Ejemplo ilustrativo de la pseudoreplicación en datos de distancia y similitud. El tamaño muestral aumenta de forma artificial tras calcular las matrices de similitud y distancia, ya que de cuatro localidades se obtienen seis valores de similitud (ya que para N localidades tenemos $N \times (N - 1)/2$ valores de similitud y distancia). Otra evidencia de la existencia de pseudoreplicación y dependencia a pares viene dada por el hecho de que la localidad A está implicada en el cálculo de todos los valores de similitud y distancia marcados en rojo ($N - 1$ valores).

Figure 5. Illustrative example of pseudoreplication in distance and similarity data. The sample size is artificially increased after calculating the similarity and distance matrices, since six similarity values are obtained from four sites (because for N sites we have $N \times (N - 1)/2$ similarity and distance values). Further evidence of the existence of pseudoreplication and pairwise dependence is given by the fact that locality A is involved in the calculation of all similarity and distance values marked in red ($N - 1$ values). Figure created on BioRender.com.

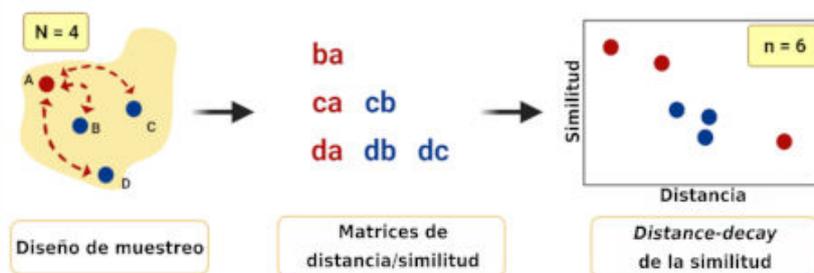


Figura creada en [BioRender.com](https://www.biorender.com).

La pseudoreplicación puede aumentar el error tipo I de los contrastes de significación provocando que se considere significativo el modelo cuando esto no es cierto (falsos positivos). En el contexto particular de los modelos de *distance-decay*, la pseudoreplicación se genera porque a partir de N sitios se obtienen $N \times (N - 1)/2$ similitudes/distancias. Para evitar esta inflación del error de tipo I, el *test* de Mantel estima la distribución nula del coeficiente de correlación entre similitud y distancia a través de permutaciones de los sitios de muestreo en la matriz de similitud. Después compara la correlación observada con esta distribución nula y calcula el p-valor del contraste como la proporción de casos en los que la correlación nula es mayor que la observada. A pesar de su diseño específico para el tipo de datos usados en los *distance-decay*, es necesario recordar que no es apropiado aplicar el *test* de Mantel a este tipo de modelos ya que es un contraste de significación robusto para modelos lineales, pero no para el tipo de relaciones no lineales (p.ej. exponencial negativa o *power-law*) que se observan en la relación entre la similitud biótica y la distancia espacial (NEKOLA & MCGILL, 2014). Además, puede presentar sesgo si no se considera la estructura espacial de los datos (LEGENDRE & FORTIN, 2010; GUILLOT & ROUSSET, 2013; LEGENDRE *et al.*, 2015). Autores previos han mostrado que cuando la relación entre las variables se aleja de la linealidad, la habilidad del *test* de Mantel para rechazar la hipótesis nula cuando es falsa puede reducirse (baja potencia estadística) (DINIZ-FILHO *et al.*, 2013; ZELLER *et al.*, 2016), lo que limita su aplicación a los modelos de *distance-decay*, en los que se espera que su forma funcional no sea lineal (NEKOLA & MCGILL, 2014). En resumen, no se puede aplicar el *test* de Mantel para testar la significación de un modelo no lineal de *distance-decay* debido a que no compara su hipótesis nula con el modelo ajustado, sino con un coeficiente de correlación lineal o no paramétrico.

En los últimos años se han desarrollado métodos específicos para el ajuste de modelos de *distance-decay* y el cálculo de la significación (MARTÍN-DEVASA *et al.*, 2022a; MARTÍNEZ-SANTALLA *et al.*, 2022). De esta forma, en estos momentos ya es posible ajustar modelos no lineales con la relación funcional de interés, ya sea exponencial, *power-law* o Gompertz, tal y como muestran MARTÍN-DEVASA *et al.* (2022b). Para todos estos tipos de modelo es

posible calcular un estadístico pseudo- R^2 que estima la proporción de la variación presente en los datos que es explicada por el modelo ajustado (MCCULLAGH & NELDER, 1989). En estos modelos, la pseudo- R^2 compara el ajuste del modelo con un modelo nulo en el cual similitud y distancia son independientes entre ellas y, al mismo tiempo, se preserva la dependencia por pares característica del *distance-decay*. El elemento clave reside en que, a la hora de simular este modelo nulo en el que no hay una relación de *distance-decay* se mantiene la estructura pareada inherente a los datos. Para ello las remuestras son tomadas a partir de conjuntos de datos que incluyen todas aquellas similitudes/distancias en las que interviene una localidad determinada. Esta aproximación se denomina “remuestreo por bloques de localidades” (MARTÍNEZ-SANTALLA *et al.*, 2022). Todos estos métodos están implementados en la librería “betapart” de R (BASELGA & ORME, 2012; BASELGA *et al.*, 2023).

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades a través del proyecto PID2020-112935GB-I00/AEI/10.13039/501100011033.

Bibliografía

- ANDERSON, M.J., CRIST, T.O., CHASE, J.M., VELLEND, M., INOUE, B.D., FREESTONE, A.L., SANDERS, N.J., CORNELL, H.V., COMITA, L.S., DAVIES, K.F., HARRISON, S.P., KRAFT, N.J.B., STEGEN, J.C. & SWENSON, N.G. (2011). Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14: 19-28.
- ARRIBAS, P., ANDÚJAR, C., SALCES-CASTELLANO, A., EMERSON, B.C. & VOGLER, A.P. (2020). The limited spatial scale of dispersal in soil arthropods revealed with whole-community haplotype-level metabarcoding. *Molecular Ecology*, 30: 48-61.
- ASTORGA, A., OKSANEN, J., LUOTO, M., SOININEN, J., VIRTANEN, R. & MUOTKA, T. (2012). Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro- and microorganisms follow the same rules? *Global Ecology and Biogeography*, 21: 365-375.
- BASELGA, A. (2010). Multiplicative partition of true diversity yields independent alpha and beta components, additive partition does not. *Ecology*, 91: 1974-1981.
- BASELGA, A. & ORME, C.D.L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 808-812.
- BASELGA, A. & GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C. (2021). Assessing the equilibrium between assemblage composition and climate: A directional distance-decay approach. *Journal of Animal Ecology*, 90: 1906-1918.
- 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: e32341.
- BASELGA, A., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C. & VOGLER, A.P. (2015). Multi-hierarchical macroecology at species and genetic levels to discern neutral and non-neutral processes. *Global Ecology and Biogeography*, 24: 873-882.

- BASELGA, A., FUJISAWA, T., CRAMPTON-PLATT, A., BERGSTEN, J., FOSTER, P.G., MONAGHAN, M.T. & VOGLER, A.P. (2013). Whole-community DNA barcoding reveals a spatio-temporal continuum of biodiversity at species and genetic levels. *Nature Communications*, 4: 1892.
- BASELGA, A., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C., ARAÚJO, M.B., CASTRO-INSUA, A., ARENAS, M., POSADA, D. & VOGLER, A.P. (2022). Joint analysis of species and genetic variation to quantify the role of dispersal and environmental constraints in community turnover. *Ecography*, 2022: e05808.
- BASELGA, A., ORME, C.D.L., VILLÉGER, S., DE BORTOLI, J., LEPRIEUR, F., LOGEZ, M., MARTÍNEZ-SANTALLA, S., MARTÍN-DEVASA, R., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C. & CRUJEIRAS, R.M. (2023). *betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package version 1.6 Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=betapart>*
- BELL, T. (2010). Experimental tests of the bacterial distance–decay relationship. *The ISME Journal*, 4: 1357-1365.
- BRAY, J.R. & CURTIS, J.T. (1957). An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325-349.
- BUCKLEY, L.B. & JETZ, W. (2008). Linking global turnover of species and environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 17836-17841.
- CALLAWAY, R.M., BROOKER, R.W., CHOLER, P., KIKVIDZE, Z., LORTIE, C.J., MICHALET, R., PAOLINI, L., PUGNAIRE, F.I., NEWINGHAM, B., ASCHEHOUG, E.T., ARMAS, C., KIKODZE, D. & COOK, B.J. (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417: 844-848.
- CHASE, J.M. & LEIBOLD, M.A. (2003). *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press, Chicago, IL
- CHASE, J.M. & MYERS, J.A. (2011). Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366: 2351-2363.
- CHUST, G., VILLARINO, E., CHENUIL, A., IRIGOIEN, X., BIZSEL, N., BODE, A., BROMS, C., CLAUS, S., FERNÁNDEZ DE PUELLES, M.L., FONDA-UMANI, S., HOARAU, G., MAZZOCCHI, M.G., MOZETIČ, P., VANDEPITTE, L., VERÍSSIMO, H., ZERVOUDAKI, S. & BORJA, A. (2016). Dispersal similarly shapes both population genetics and community patterns in the marine realm. *Scientific Reports*, 6: 28730.
- CONDAMINE, F.L., SOLDATI, L., CLAMENS, A.L., RASPLUS, J.Y. & KERGOAT, G.J. (2013). Diversification patterns and processes of wingless endemic insects in the Mediterranean Basin: historical biogeography of the genus *Blaps* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Biogeography*, 40: 1899-1913.
- DIAS, M., OBERDORFF, T., HUGUENY, B., LEPRIEUR, F., JÉZÉQUEL, C., CORNU, J.-F., BROSSE, S., GRENOUILLET, G. & TEDESCO, P.A. (2014). Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters*, 17: 1130-1140.
- DIETZ, E.J. (1983). Permutation tests for association between two distance matrices. *Systematic Biology*, 32: 21-26.

- DINIZ-FILHO, J.A., SOARES, T.N., LIMA, J.S., DOBROVOLSKI, R., LANDEIRO, V.L., DE CAMPOS TELLES, M.P., RANGEL, T.F. & BINI, L.M. (2013). Mantel test in population genetics. *Genetics and Molecular Biology*, 36: 475-85.
- DINIZ-FILHO, J.A.F. & BINI, L.M. (2011). Geographical patterns in biodiversity: towards an integration of concepts and methods from genes to species diversity. *Natureza & Conservação*, 9: 179-187.
- DISERUD, O.H. & ØDEGAARD, F. (2007). A multiple-site similarity measure. *Biology Letters*, 3: 20-22.
- DRAPER, F.C., BARALOTO, C., BRODRICK, P.G., PHILLIPS, O.L., MARTINEZ, R.V., HONORIO CORONADO, E.N., BAKER, T.R., ZÁRATE GÓMEZ, R., AMASIFUEN GUERRA, C.A., FLORES, M., GARCIA VILLACORTA, R., V. A. FINE, P., FREITAS, L., MONTEAGUDO-MENDOZA, A., J. W BRIENEN, R. & ASNER, G.P. (2019). Imaging spectroscopy predicts variable distance decay across contrasting Amazonian tree communities. *Journal of Ecology*, 107: 696-710.
- DYNESIUS, M. & JANSSON, R. (2000). Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97: 9115-9120.
- FITZPATRICK, M.C., SANDERS, N.J., NORMAND, S., SVENNING, J.-C., FERRIER, S., GOVE, A.D. & DUNN, R.R. (2013). Environmental and historical imprints on beta diversity: insights from variation in rates of species turnover along gradients. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280: 20131201.
- FREIJEIRO, A. & BASELGA, A. (2016). Spatial and environmental correlates of species richness and turnover patterns in European cryptocephaline and chrysomeline beetles. *Zookeys*, 597: 81-99.
- GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C. & BASELGA, A. (2018). Variation among European beetle taxa in patterns of distance decay of similarity suggests a major role of dispersal processes. *Ecography*, 41: 1825-1834.
- GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C., MILLER, K.E., CASTILLEJO, J., IGLESIAS-PIÑEIRO, J. & BASELGA, A. (2019). Understanding dispersal limitation through the assessment of diversity patterns across phylogenetic scales below the species level. *Global Ecology and Biogeography*, 28: 353-364.
- GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C., MILLER, K.E., CASTILLEJO, J., IGLESIAS-PIÑEIRO, J. & BASELGA, A. (2020). Disparate dispersal limitation in *Geomalacus* slugs unveiled by the shape and slope of the genetic-spatial distance relationship. *Ecography*, 43: 1229-1240.
- GRACO-ROZA, C., AARNIO, S., ABREGO, N., ACOSTA, A.T.R., ALAHUHTA, J., ALTMAN, J., ANGIOLINI, C., AROVIITA, J., ATTORRE, F., BAASTRUP-SPOHR, L., BARRERA-ALBA, J.J., BELMAKER, J., BIURRUN, I., BONARI, G., BRUELHEIDE, H., BURRASCANO, S., CARBONI, M., CARDOSO, P., CARVALHO, J.C., CASTALDELLI, G., CHRISTENSEN, M., CORREA, G., DEMBICZ, I., DENGLE, J., DOLEZAL, J., DOMINGOS, P., ERÖS, T., FERREIRA, C.E.L., FILIBECK, G., FLOETER, S.R., FRIEDLANDER, A.M., GAMMAL, J., GAVIOLI, A., GOSSNER, M.M., GRANOT, I., GUARINO, R., GUSTAFSSON, C., HAYDEN, B., HE, S., HEILMANN-CLAUSEN, J., HEINO, J., HUNTER, J.T., HUSZAR, V.L.M., JANIŠOVÁ, M., JYRKÄNKALLIO-MIKKOLA, J., KAHILAINEN, K.K., KEMPPINEN, J., KOZUB, Ł., KRUK, C., KULBIKI, M., KUZEMKO, A., CHRISTIAAN LE ROUX, P., LEHIKONEN, A., TEIXEIRA DE LIMA, D., LOPEZ-URRUTIA, A., LUKÁCS, B.A., LUOTO, M., MAMMOLA, S., MARINHO, M.M., MENEZES, L.S., MILARDI, M., MIRANDA, M., MOSER, G.A.O., MUELLER, J., NIITTYNEN, P., NORKKO, A.,

- NOWAK, A., OMETTO, J.P., OVASKAINEN, O., OVERBECK, G.E., PACHECO, F.S., PAJUNEN, V., PALPURINA, S., PICAZO, F., CAMPOS, J.A., RODIL, I.F., SABATINI, F.M., SALINGRÉ, S., DE SANCTIS, M., SEGURA, A.M., DA SILVA, L.H.S., STEVANOVIC, Z.D., SWACHA, G., TEITTINEN, A., TOLONEN, K.T., TSIRIPIDIS, I., VIRTA, L., WANG, B., WANG, J., WEISSER, W., XU, Y. & SOININEN, J. (2022). Distance decay 2.0 – A global synthesis of taxonomic and functional turnover in ecological communities. *Global Ecology and Biogeography*, 31: 1399-1421.
- GRAHAM, C.H., PARRA, J.L., RAHBK, C. & MCGUIRE, J.A. (2009). Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 19673-19678.
- GRAHAM, C.H., PARRA, J.L., TINOCO, B.A., STILES, F.G. & MCGUIRE, J.A. (2012). Untangling the influence of ecological and evolutionary factors on trait variation across hummingbird assemblages. *Ecology*, 93: S99-S111.
- GUILLOT, G. & ROUSSET, F. (2013). Dismantling the Mantel tests. *Methods in Ecology and Evolution*, 4: 336-344.
- HASTIE, T.J. & PREGIBON, D. (1993). Generalized Linear Models. *Statistical Models in S* (ed. by J.M. Chambers and T.J. Hastie), pp. 195-249. Chapman & Hall, London, UK.
- HAWKINS, B.A. & PORTER, E.E. (2003). Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Global Ecology and Biogeography*, 12: 475-481.
- HURLBERT, S.H. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54: 187-211.
- HUTCHINSON, G.E. (1957). Population studies - Animal ecology and demography - Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- JACCARD, P. (1912). The distribution of the flora in the alpine zone. *New Phytologist*, 11: 37-50.
- JANSSON, R. (2003). Global patterns in endemism explained by past climatic change. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 270: 583-590.
- JIMÉNEZ-VALVERDE, A., BASELGA, A., MELIC, A. & TXASKO, N. (2010). Climate and regional beta-diversity gradients in spiders: dispersal capacity has nothing to say? *Insect Conservation and Diversity*, 3: 51-60.
- JOST, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88: 2427-2439.
- JURASINSKI, G., RETZER, V. & BEIERKUHNLIN, C. (2009). Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia*, 159: 15-26.
- KOLEFF, P., GASTON, K.J. & LENNON, J.K. (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72: 367-382.
- KÖNIG, C., WEIGELT, P. & KREFT, H. (2017). Dissecting global turnover in vascular plants. *Global Ecology and Biogeography*, 26: 228-242.
- KRAFT, N.J.B., 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: 592-599.

- LANDE, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76: 5-13.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. (1998). *Numerical Ecology*, 2nd ed. Elsevier, Amsterdam. 853 pp.
- LEGENDRE, P. & FORTIN, M.J. (2010). Comparison of the Mantel test and alternative approaches for detecting complex multivariate relationships in the spatial analysis of genetic data. *Molecular Ecology Resources*, 10: 831-844.
- LEGENDRE, P., LAPOINTE, F.J. & CASGRAIN, P. (1994). Modeling brain evolution from behavior - a permutational regression approach. *Evolution*, 48: 1487-1499.
- LEGENDRE, P., FORTIN, M.-J. & BORCARD, D. (2015). Should the Mantel test be used in spatial analysis? *Methods in Ecology and Evolution*, 6: 1239-1247.
- LEIBOLD, M.A. & CHASE, J.M. (2018). *Metacommunity Ecology, Volume 59*. Princeton University Press
- LEIBOLD, M.A., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J.M., HOOPES, M.F., HOLT, R.D., SHURIN, J.B., LAW, R., TILMAN, D., LOREAU, M. & GONZALEZ, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7: 601-613.
- MANTEL, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27: 209-20.
- MARTÍN-DEVASA, R., MARTÍNEZ-SANTALLA, S., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C., CRUJEIRAS, R.M. & BASELGA, A. (2022a). Comparing distance-decay parameters: A novel test under pairwise dependence. *Ecological Informatics*, 72: 101894.
- MARTÍN-DEVASA, R., MARTÍNEZ-SANTALLA, S., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C., CRUJEIRAS, R.M. & BASELGA, A. (2022b). Species range size shapes distance-decay in community similarity. *Diversity and Distributions*, 28: 1348-1357.
- MARTÍN-DEVASA, R., JIMÉNEZ-VALVERDE, A., LEPRIEUR, F., BASELGA, A. & GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C. (2024). Dispersal limitation shapes distance-decay patterns of European spiders at the continental scale. *Global Ecology and Biogeography*, 33: e13810.
- MARTÍNEZ-SANTALLA, S., MARTÍN-DEVASA, R., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C., CRUJEIRAS, R.M. & BASELGA, A. (2022). Assessing the nonlinear decay of community similarity: Permutation and site-block resampling significance tests. *Journal of Biogeography*, 49: 968-978.
- MCCULLAGH, P. & NELDER, J.A. (1989). *Generalized Linear Models. Monographs on Statistics and Applied Probability 37 (2^a ed.)*. Chapman & Hall, London, UK and New York, USA
- MCGILL, B.J. (2010). Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecology Letters*, 13: 627-642.
- MILLAR, R.B., ANDERSON, M.J. & TOLIMIERI, N. (2011). Much ado about nothings: using zero similarity points in distance-decay curves. *Ecology*, 92: 1717-22.
- MONTOYA, D., RODRÍGUEZ, M.A., ZAVALA, M.A. & HAWKINS, B.A. (2007). Contemporary richness of holarctic trees and the historical pattern of glacial retreat. *Ecography*, 30: 173-182.
- MORLON, H., CHUYONG, G., CONDIT, R., HUBBELL, S., KENFACK, D., THOMAS, D., VALENCIA, R. & GREEN, J.L. (2008). A general framework for the distance-decay of similarity in ecological communities. *Ecology Letters*, 11: 904-917.

- NEKOLA, J.C. & WHITE, P.S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26: 867-878.
- NEKOLA, J.C. & MCGILL, B.J. (2014). Scale dependency in the functional form of the distance decay relationship. *Ecography*, 37: 309-320.
- OLDEN, J.D., KENNARD, M.J., LEPRIEUR, F., TEDESCO, P.A., WINEMILLER, K.O. & GARCIA-BERTHOU, E. (2010). Conservation biogeography of freshwater fishes: recent progress and future challenges. *Diversity and Distributions*, 16: 496-513.
- PEGUERO, G., FERRÍN, M., SARDANS, J., VERBRUGGEN, E., RAMÍREZ-ROJAS, I., VAN LANGENHOVE, L., VERRYCKT, L.T., MURIENNE, J., IRIBAR, A., ZINGER, L., GRAU, O., ORIVEL, J., STAHL, C., COURTOIS, E.A., ASENSIO, D., GARGALLO-GARRIGA, A., LLUSIÀ, J., MARGALEF, O., OGAYA, R., RICHTER, A., JANSSENS, I.A. & PEÑUELAS, J. (2021). Decay of similarity across tropical forest communities: integrating spatial distance with soil nutrients. *Ecology*: e03599.
- PETERSON, A.T., SOBERÓN, J., PEARSON, R.G., ANDERSON, R.P., MARTÍNEZ-MEYER, E., NAKAMURA, M. & ARAÚJO, M.B. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, Princeton. 328 pp.
- POULIN, R. (2003). The decay of similarity with geographical distance in parasite communities of vertebrate hosts. *Journal of Biogeography*, 30: 1609-1615.
- QIAN, H. (2009). Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 327-332.
- 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: 341-351.
- QIAN, H., BADGLEY, C. & FOX, D.L. (2009). The latitudinal gradient of beta diversity in relation to climate and topography for mammals in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 111-122.
- RAHBEK, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8: 224-239.
- RICKLEFS, R.E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 1-15.
- RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D. (1993). Species diversity: regional and historical influences. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and geographical perspectives* (ed. by R.E. Ricklefs and D. Schluter), pp. 350-364. Chicago University Press, Chicago.
- ROSENZWEIG, M.L. (1995). *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge. 436 pp.
- SAITO, V.S., SOININEN, J., FONSECA-GESSNER, A.A. & SIQUEIRA, T. (2015). Dispersal traits drive the phylogenetic distance decay of similarity in Neotropical stream metacommunities. *Journal of Biogeography*, 42: 2101-2111.
- SI, X.F., BASELGA, A. & DING, P. (2015). Revealing beta-diversity patterns of breeding bird and lizard communities on inundated land-bridge islands by separating the turnover and nestedness components. *PLoS ONE*, 10: e0127692.
- SIMPSON, G.G. (1943). Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science*, 241: 1-31.

- SMOUSE, P.E., LONG, J.C. & SOKAL, R.R. (1986). Multiple-regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoology*, 35: 627-632.
- SOININEN, J., McDONALD, R. & HILLEBRAND, H. (2007a). The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30: 3-12.
- SOININEN, J., LENNON, J.J. & HILLEBRAND, H. (2007b). A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology*, 88: 2830-2838.
- SØRENSEN, T.A. (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 Videnskabernes Selskabs Biologiske Skrifter*, 5: 1-34.
- STEINITZ, O., HELLER, J., TSOAR, A., ROTEM, D. & KADMON, R. (2006). Environment, dispersal and patterns of species similarity. *Journal of Biogeography*, 33: 1044-1054.
- SVENNING, J.C. & SKOV, F. (2007a). Could the tree diversity pattern in Europe be generated by postglacial dispersal limitation? *Ecology Letters*, 10: 453-460.
- SVENNING, J.C. & SKOV, F. (2007b). Ice age legacies in the geographical distribution of tree species richness in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 234-245.
- SVENNING, J.C., FLØJGAARD, C. & BASELGA, A. (2011). Climate, history and neutrality as drivers of mammal beta diversity in Europe: insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology*, 80: 393-402.
- TORNERO, I., BOIX, D., BAGELLA, S., PINTO-CRUZ, C., CARIA, M.C., BELO, A., LUMBRERAS, A., SALA, J., COMPTE, J. & GASCÓN, S. (2018). Dispersal mode and spatial extent influence distance-decay patterns in pond metacommunities. *PLoS ONE*, 13: e0203119.
- TOVO, A. & FAVRETTI, M. (2018). The distance decay of similarity in tropical rainforests. A spatial point processes analytical formulation. *Theoretical Population Biology*, 120: 78-89.
- TRØJELSGAARD, K., JORDANO, P., CARSTENSEN, D.W. & OLESEN, J.M. (2015). Geographical variation in mutualistic networks: similarity, turnover and partner fidelity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282: 20142925.
- TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN, K. & YLI-HALLA, M. (2003). Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299: 241-244.
- VEECH, J.A. & CRIST, T.O. (2010). Diversity partitioning without statistical independence of alpha and beta. *Ecology*, 91: 1964-1969.
- VELLEND, M. (2016). *The Theory of Ecological Communities*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA. 229 pp.
- WETZEL, C.E., BICUDO, D.d.C., ECTOR, L., LOBO, E.A., SOININEN, J., LANDEIRO, V.L. & BINI, L.M. (2012). Distance decay of similarity in Neotropical diatom communities. *PLoS ONE*, 7: e45071.
- WHITTAKER, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30: 280-338.
- WHITTAKER, R.J. & TRIANTIS, K.A. (2012). The species-area relationship: an exploration of that 'most general, yet protean pattern'. *Journal of Biogeography*, 39: 623-626.
- WHITTAKER, R.J., WILLIS, K.J. & FIELD, R. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.

- WILLIG, M.R., KAUFMAN, D.M. & STEVENS, R.D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34: 273-309.
- WILSON, M.V. & SHMIDA, A. (1984). Measuring beta diversity with presence absence data. *Journal of Ecology*, 72: 1055-1064.
- YANG, Q., WEIGELT, P., FRISTOE, T.S., ZHANG, Z., KREFT, H., STEIN, A., SEEBENS, H., DAWSON, W., ESSL, F., KÖNIG, C., LENZNER, B., PERGL, J., POUTEAU, R., PYŠEK, P., WINTER, M., EBEL, A.L., FUENTES, N., GIEHL, E.L.H., KARTESZ, J., KRESTOV, P., KUKK, T., NISHINO, M., KUPRIYANOV, A., VILLASEÑOR, J.L., WIERINGA, J.J., ZEDDAM, A., ZYKOVA, E. & VAN KLEUNEN, M. (2021). The global loss of floristic uniqueness. *Nature Communications*, 12: 7290.
- ZELLER, K.A., CREECH, T.G., MILLETTE, K.L., CROWHURST, R.S., LONG, R.A., WAGNER, H.H., BALKENHOL, N. & LANDGUTH, E.L. (2016). Using simulations to evaluate Mantel-based methods for assessing landscape resistance to gene flow. *Ecology and Evolution*, 6: 4115-4128.
- ZHANG, W., LEI, M., LI, Y., WANG, P., WANG, C., GAO, Y., WU, H., XU, C., NIU, L., WANG, L. & ZHANG, H. (2019). Determination of vertical and horizontal assemblage drivers of bacterial community in a heavily polluted urban river. *Water Research*, 161: 98-107.