

Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades

$\alpha$   $\beta$   $\gamma$   
alfa, beta y gamma

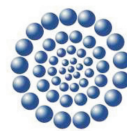
Gonzalo Halffter  
Jorge Soberón  
Patricia Koleff  
& Antonio Melic  
(eds.)



**S.E.A.**



**CONABIO**



**CONACYT**

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología



**DIVERSITAS**  
an international programme  
of biodiversity science

**m3m**  
vol. 4  
Monografías  
3er Milenio

**Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades  
alfa, beta y gamma**



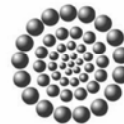
**S.E.A.**



**CONABIO**



**DIVERSITAS**  
an international programme  
of biodiversity science



**CONACYT**  
Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

Zaragoza, 2005

Primera edición: 30 Noviembre 2005

Título:

***Sobre Diversidad Biológica:  
el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma.***

Editores:

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón, Patricia Koleff & Antonio Melic

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

m3m : Monografías Tercer Milenio  
vol. 4, SEA, Zaragoza.

Patrocinadores del volumen:

• **SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA (SEA)**

<http://entomologia.rediris.es/sea>

Avda. Radio Juventud, 37; 50012 Zaragoza (ESPAÑA)

• **COMISION NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO**

• **GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO**

• **CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO**

Portada, diseño y maqueta: A. Melic

Imprime:

GORFI, S.A. Menéndez Pelayo, 4 - Zaragoza (España)

Forma sugerida de citación de la obra:

Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.) 2005. *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza. IV + 242 pp.

Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades

$\alpha\beta\gamma$

alfa, beta y gamma

Gonzalo Halffter  
Jorge Soberón  
Patricia Koleff  
& Antonio Melic  
(eds.)





**S.E.A.**

*Sociedad Entomológica Aragonesa*

D. Antonio Melic Blas  
Presidente

D. César González Peña  
Vicepresidente

D<sup>a</sup> Inés Montañés Alcaine  
Secretaria

Comité Editorial:  
Director Publicaciones: A. Melic  
Comité científico-editorial compuesto por  
22 entomólogos



**DIVERSITAS**  
an international programme  
of biodiversity science

**Grupo DIVERSITAS**

Dr. Gonzalo Halffter  
Presidente

Dra. Claudia E. Moreno  
Secretaria Técnica



**CONABIO**

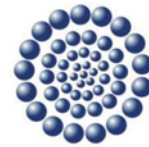
**Comisión Nacional para el  
Conocimiento  
y Uso de la Biodiversidad**

Ing. José Luis Luege Tamargo  
*Secretario Técnico*

Dr. José Sarukhán Kermez  
*Coordinador Nacional*

Mtra. Ana Luisa Guzmán y López Figueroa  
*Secretaría Ejecutiva*

M. en C. María del Carmen Vázquez Rojas  
*Dirección de Evaluación de Proyectos*



**CONACYT**

*Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología*

Dr. Gustavo Chapela Castañares  
Director General

Dr. Efraín Orestes Aceves Piña  
Director de Asuntos Internacionales

Lic. Clara Morán Andrade  
Subdir. de Organismos Multilaterales  
y Estrategia de Cooperación



## CAPÍTULO 4:

**Similitudes y diferencias entre los conceptos y los patrones de diversidad beta y diferenciación genética: aplicaciones en bosques mexicanos de coníferas**

**Daniel Piñero**

Departamento de Ecología Evolutiva  
Instituto de Ecología  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Apartado Postal, 70-275  
México, D.F. 04510 México  
pinero@servidor.unam.mx

**Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades  
Alfa, Beta y Gamma.**

Editores:

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón,  
Patricia Koleff & Antonio Melic

Patrocinadores:

COMISION NACIONAL PARA EL  
CONOCIMIENTO Y USO DE LA  
BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO

SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA  
(SEA), ZARAGOZA, ESPAÑA.

GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO

CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y  
TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

**m3m: Monografías Tercer Milenio**  
vol.4, S.E.A., Zaragoza, España  
30 Noviembre 2005  
pp: 53 – 62.

Información sobre la publicación:  
[www.sea-entomologia.org/m3m](http://www.sea-entomologia.org/m3m)

## SIMILITUDES Y DIFERENCIAS ENTRE LOS CONCEPTOS Y LOS PATRONES DE DIVERSIDAD BETA Y DIFERENCIACIÓN GENÉTICA: APLICACIONES EN BOSQUES MEXICANOS DE CONÍFERAS

Daniel Piñero

**Resumen:** Se discuten las relaciones conceptuales entre la diversidad  $\beta$  y la diferenciación genética ( $F_{ST}$ ). Se proponen cuatro diferencias entre ambos conceptos pero se encuentra una correlación básica importante entre ambos. Estas ideas se usan para explorar las relaciones entre estimados de  $\beta$  y de  $F_{ST}$  en dos ecosistemas boscosos que han sido estudiados en México, el Eje Volcánico Transmexicano (EVT) y la Sierra Madre Oriental (SMOr), tanto usando estudios de diferentes grupos de plantas y animales como, en particular, usando datos de táxones de pinos.

Los resultados muestran patrones de cambios que sugieren una correlación importante entre la diversidad  $\beta$  y la diferenciación genética ( $F_{ST}$ ), que para la SMOr apuntan a una mayor diversidad alrededor de las latitudes 21° y 25°, mientras que en el EVT existe una mayor diversidad alrededor del centro. Estos resultados se discuten en el contexto de la formulación de generalizaciones que expliquen las causas de la diversidad tanto en el nivel genético como en el nivel específico y tomando en consideración la escala del análisis.

**Palabras clave:** Diversidad beta, diferenciación genética, ecosistemas boscosos, México.

**Similarities and differences between the concepts and patterns of beta diversity and genetic differentiation: an application to Mexican coniferous forests**

**Abstract:** The paper discusses the conceptual relations between beta diversity and genetic differentiation. Four differences are proposed between them, but a basic correlation was found. These ideas were used to explore the relations between estimates of  $\beta$  diversity and  $F_{ST}$  in two ecosystems that have been traditionally studied in Mexico, the Transmexican Volcanic Belt (TVB) and the Sierra Madre Oriental (SMOr) using studies from different plants and animal species but particularly using Mexican pine taxa.

Results show patterns of change that suggest a clear correlation between  $\beta$  diversity and genetic differentiation ( $F_{ST}$ ), which for the SMOr point at higher diversity around 20° and 25° of latitude, while for the TVB a higher degree of diversity was found around its center. These results are discussed in order to make generalizations that in the future may help uncover the causes of biodiversity both at the species and the genetic level and considering the scale of the analysis.

**Key words:** Beta diversity, genetic differentiation, forest ecosystems, Mexico.

### Introducción

En la actualidad la biología está pasando por un proceso de fortalecimiento debido a la enorme cantidad de enfoques y aplicaciones que pueden usarse en el estudio de los diferentes sistemas biológicos. Típicamente un grupo de investigación que trabaja en un ecosistema o en un grupo taxonómico debe utilizar enfoques tanto geográficos como paleontológicos, ecológicos y genéticos para poder hacer contribuciones importantes a la teoría de la evolución o a la teoría y las aplicaciones de la biología de la conservación.

Esta moderna época de síntesis está caracterizada porque las aplicaciones y los conocimientos en otras áreas de la biología son necesarios para llevar a cabo inferencias y conclusiones que se pueden obtener de los datos. Un ejemplo paradigmático de esto lo representan los estudios sobre la evolución de los pinzones de las Islas Galápagos. Este programa de investigación llevado a cabo por Peter Grant y colaboradores (Grant, 1986; Grant & Grant, 2002) ha establecido un escenario de especiación y adaptación de este grupo de aves asociándolo con los cambios geológicos y climáticos ocurridos en el archipiélago de las Galápagos.

Estos enfoques han inducido el intercambio de información entre las distintas subdisciplinas biológicas y en muchas ocasiones esos intercambios han mostrado que algunos conceptos pueden traducirse directamente de una subdisciplina a otra sin ningún conflicto. Este trabajo pretende investigar las asociaciones entre el estudio de la diversidad beta y los estimadores de diferenciación poblacional que usa la genética de poblaciones para enriquecer el estudio de ambas subdisciplinas con enfoques y generalizaciones que puedan ser intercambiados entre ellas. Para ello analizamos dos áreas en México que pueden ser el eje de los intercambios propuestos, la Sierra Madre Oriental (SMOr) y el Eje Volcánico Transmexicano (EVT).

### Antecedentes en el estudio de la biodiversidad

Los conceptos de diversidad  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$  se han utilizado en la literatura de la biodiversidad como conceptos que han ido profundizando la comprensión de los patrones de diversidad biológica. Aún cuando estos estimados fueron propuestos hace ya tiempo (Whittaker, 1972), existen en la actualidad contribuciones importantes tanto teóricas (Koleff *et al.*, 2003; Rodríguez & Arita, 2004) como acerca de la biología de la conservación (Humphries *et al.*, 1995). Las definiciones originales de Whittaker incluyen la descomposición de la diversidad biológica en sus componentes locales ( $\alpha$ ), regionales ( $\beta$ ) y globales ( $\gamma$ ). Es decir mientras la diversidad  $\alpha$  se refiere a la diversidad de especies en un ecosistema, la diversidad  $\beta$  se refiere a la diversidad debida al cambio de especies entre dos ecosistemas y la diversidad  $\gamma$  se refiere a la diversidad total en ambos ecosistemas.

### Antecedentes de la genética de poblaciones

Dentro de la teoría de genética de poblaciones (que estudia los patrones y causas de la diversidad genética en las poblaciones) existen conceptos que son paralelos a los conceptos de Whittaker y que fueron propuestos por Wright (1951). El problema fundamental de Wright fue desarrollar una teoría acerca de si el aislamiento por distancia era una buena descripción de la estructura de las poblaciones. Wright se preguntó si los patrones genéticos estaban asociados a los patrones geográficos (en este caso a un patrón geográfico particular llamado aislamiento por distancia). Wright mostró que su coeficiente de consanguinidad  $F_{IS}$ , era una descripción razonable de la estructura genética si consideramos universos de muestreo distintos (Fig. 1). Así, si muestreamos dos alelos aleatoriamente dentro de una población estaremos estimando la consanguinidad dentro de ella. Si muestreamos dos alelos al azar entre dos poblaciones estaremos estimando la consanguinidad entre las poblaciones. Si finalmente muestreamos al azar dos alelos de las dos poblaciones combinadas, estaremos estimando la consanguinidad globalmente. De hecho, Wright mostró la relación existente entre estos tres estimados como:

$$1 - F_{IT} = (1 - F_{IS})(1 - F_{ST})$$

### Relación entre la consanguinidad y la diversidad

La consanguinidad es definida como la probabilidad de que si tomamos dos alelos en forma aleatoria, sean idénticos por descendencia, es decir que hayan sido originados por el mismo alelo en una generación anterior. Recordemos el estimador de Nei (1987) de la diversidad genética:

$$D = 1 - 3 p_i^2 \quad [1]$$

donde  $p_i$  es la frecuencia del alelo  $i$  aunque cuando se utilizan un marcador multiloci  $p_i$  es la frecuencia del haplotipo  $i$  que está definido como una combinación particular de distintos alelos. Este estimador es igual al estimador de la diversidad de Shannon-Wiener.

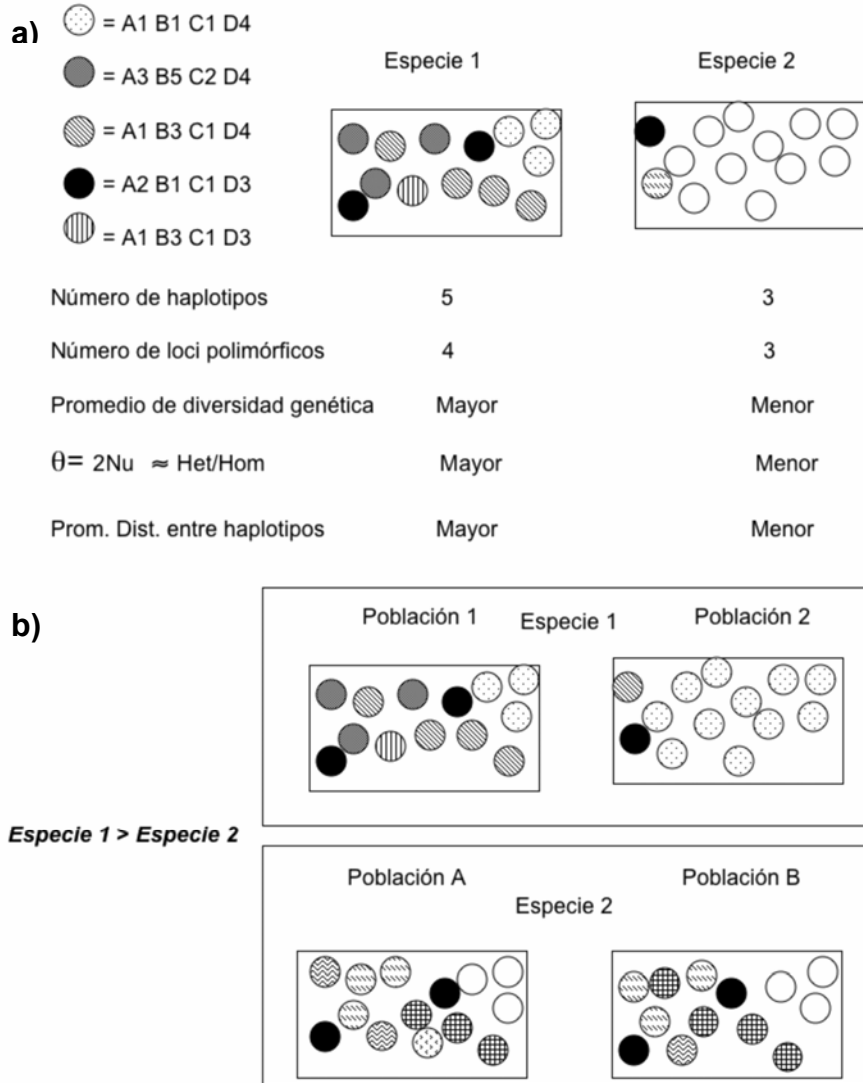
Además, la estimación de la consanguinidad,  $F_{IS}$  se puede hacer con

$$F_{IS} = 1 - (H_o/H_e) \quad [2]$$

donde  $H_o$  es la heterocigosis observada y  $H_e$  es la heterocigosis esperada en la población bajo el equilibrio de Hardy-Weinberg. El estimador de la ecuación [1] estima también la heterocigosis esperada ( $H_e$ ).

Estas ecuaciones muestran claramente como la diversidad genética y los índices de consanguinidad están relacionados conceptualmente con los estimadores de la diversidad  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$ . Recientemente en una serie de artículos, Arita y colaboradores (Arita & Rodríguez, 2002, 2004; Arita *et al.*, 2003; Rodríguez & Arita, 2004) han estudiado una hipótesis que propone que la variación en la diversidad de las especies en un gradiente latitudinal es la misma sin importar la escala del análisis. Esta hipótesis provee de predicciones explícitas en seis componentes distintos (Rodríguez & Arita, 2004). Creemos que este marco conceptual puede ser extremadamente útil para analizar los patrones de diversidad genética si una de las preguntas (como en el caso de la macroecología) es si la alta diversidad es una consecuencia del incremento de la diversidad  $\beta$  o de la mayor diversidad a escalas pequeñas. Algunos aspectos adicionales de la teoría desarrollada por Arita y colaboradores incluyen predicciones que probablemente podrían tener una aplicación directa en el área de la genética de poblaciones. Por ejemplo, si la diversidad  $\beta$  es definida como la proporción entre la diversidad de especies en una región y la diversidad promedio de las localidades dentro de la región (Whittaker, 1972) es matemáticamente equivalente al inverso del tamaño del rango de las especies que hay en la región estimado como la proporción de localidades en los que existe cada especie. Es por lo anterior que este trabajo propone iniciar esta línea de trabajo haciendo una asociación más directa entre la hipótesis de la covariación y las explicaciones de las causas de los cambios en la variación genética en gradientes geográficos.

**Fig. 1.** Descripción de los parámetros genéticos básicos. a) Variación genética total, b) diferenciación entre poblaciones.



**La diversidad beta de la genética de poblaciones:  $F_{ST}$**

Con estos antecedentes es muy sugestivo que el estimador de la diversidad  $\beta$  desde el punto de vista genético puede estar asociado al estimado original de Wright que buscaba estimar la proporción de la consanguinidad debida a la diferenciación entre las poblaciones.

De hecho, Wright originalmente se enfrentó al problema de explicar las causas de las diferentes consanguinidades observadas en las poblaciones. Por ejemplo, el índice originalmente descrito por Wright no puede ser usado para discriminar entre a) la consanguinidad debida a la subdivisión de dos poblaciones pequeñas completamente aisladas y dentro de las que hay apareamiento aleatorio, b) la consanguinidad debida al apareamiento frecuente entre parientes y c) la consanguinidad debida a que en una población hay pocos padres (aunque el número de madres sea muy alto). Wright pronto desarrolló un teoría que tomaba en cuenta varios parámetros de las poblaciones para obtener estimados de los diferentes tipos de la consanguinidad. Básicamente mostró que mientras  $F_{IS}$  es el componente de la consanguinidad debida al sistema no aleatorio de apareamiento,  $F_{ST}$  es el componente debido

a la combinación de la migración y el tamaño de las poblaciones. Un estimador de  $F_{ST}$  (Hudson *et al.*, 1992) es:

$$F_{ST} = 1 - (H_W/H_B), \tag{3}$$

donde  $H_W$  es el número promedio de diferencias entre distintas secuencias de la misma subpoblación y  $H_B$  es la media del número de diferencias entre secuencias muestreadas de diferentes subpoblaciones. Este estimador es idéntico numéricamente a la  $\theta$  de Weir y Cockerham (1984). Esta forma de estimar  $F_{st}$  se puede llevar a cabo considerando que es la varianza de las frecuencias alélicas entre las diferentes subpoblaciones de la siguiente manera:

$$F_{ST} = [\sum (p_i - \bar{p})^2 / (r - 1)] / [\bar{p}(\bar{p} - 1)], \tag{4}$$

donde  $\bar{p}$  es la frecuencia alélica promedio en las subpoblaciones y  $p_i$  es la frecuencia alélica en la subpoblación  $i$ . El numerador de esta ecuación es la varianza de la frecuencia alélica entre las subpoblaciones. Esta conceptualización de la estructura de la variación genética en el espacio permitió no solamente describir los pa-



tronos de estructura genética sino también obtener estimados de los parámetros asociados a las causas que producen estas distintas consanguinidades. Así, mediante estos estimados, Wright pudo derivar estimados del sistema de apareamiento, el tamaño efectivo de la población, la tasa de migración y la tasa de mutación. Esta última en los casos en los que se supone que los marcadores sean neutros y por lo tanto que el estimado de la diversidad genética es un estimado de  $4N_e u$ , donde  $N_e$  es el tamaño efectivo de la población y  $u$  es la tasa de mutación.

Sin duda y después de estas reflexiones podemos inferir que debe haber paralelismos en el estudio de la distribución geográfica de la diversidad biológica y el estudio de la distribución espacial de la variación genética y que probablemente algunas de las inferencias de un campo pueden ser extrapoladas al otro. Por ejemplo si la diversidad  $\beta$  se ha demostrado que es el inverso del promedio del rango de la distribución de las especies estimado como la proporción de localidades en los que existe cada especie. En aquellos casos en los que se usa una combinación de alelos (haplotipos) este estimador tiene una gran similitud con el estimado de  $F_{ST}$  con la diferencia fundamental de que en el caso de  $F_{ST}$  la diferenciación genética toma en cuenta la abundancia relativa de los distintos haplotipos en distintas poblaciones mientras que  $\beta$  estima solamente la diferenciación tomando en cuenta los datos de presencia/ausencia de la diferentes especies. Para ejemplificar esto comparamos el dato de  $F_{ST}$  obtenidos por Escalante (2001) para *Pinus pinceana* en la Sierra Madre Oriental es de 0.24 mientras que el estimado de  $\beta$  fue de 3.85 (ambos valores son muy altos tanto para la diferenciación genética como para el recambio de haplotipos).

Para poner en un contexto mas práctico la relación entre la diversidad  $\beta$  y el estimado de diferenciación genética  $F_{ST}$  se puede usar el estimado propuesto por Hudson *et al.* (1992) y que es un estimador también de  $G_{ST}$  propuesto por Nei (1987) que está definido como:

$$H_{ST} = 1 - (H_S/H_T), \quad [5]$$

$$\text{donde, } H_S = \sum_{i=1}^L w_i H_i, \quad [6]$$

$$\text{y, } H_T = \frac{n}{n-1} \left(1 - \sum_{j=1}^K p_j^2\right), \quad [7]$$

$$\text{además, } H_i = \frac{n}{n-1} \left(1 - \sum_{j=1}^K p_{ij}^2\right), \quad [8]$$

De esta manera, puede verse que si no se toma en cuenta la abundancia de los haplotipos en las poblaciones, entonces  $H_T$  es interpretado como la diversidad genética total en función de la frecuencia de aparición de los haplotipos en las poblaciones,  $H_i$  es la diversidad total en la localidad  $i$  y  $H_S$  la diversidad promedio por localidad.

Regresando al estimador de la diversidad  $\beta$ , podemos escribirla como,

$$S_\gamma = S_\alpha N \bar{n}^{-1}, \quad [9]$$

donde,  $S_\gamma$  es la diversidad a nivel regional,  $S_\alpha$  es el promedio de la diversidad por sitio,  $N$  es el número de sitios y  $\bar{n}$  es el número promedio de sitios donde existe una especie. Algunos autores (p. ej. Arita & Rodríguez, 2002) usan el estimado de  $\beta$  como  $S_\gamma/S_\alpha$  y así,

$$\beta = S_\gamma/S_\alpha, \quad [10]$$

Nótese la correlación entre las ecuaciones [5] y [10] que muestran que las diferencias entre ambos son, a) la inexistencia del uso de la abundancia en el estimador de la diversidad  $\beta$ , b) que la diversidad promedio por sitio se usa en el denominador en el caso de la diversidad  $\beta$ , c) que por la definición de Wright original que proviene de la consanguinidad se incorpora la proporción complementaria ya que la heterocigosis es complementaria de la consanguinidad, d) que las unidades de estudio son haplotipos en el caso de la diferenciación genética y especies en el de la diversidad.

Podemos concluir que considerando estas diferencias entre  $\beta$  y  $F_{ST}$ , ambos estimados podrían estar correlacionados en un contexto geográfico dado. Es en este contexto que se analizarán tanto los patrones de la Sierra Madre Oriental (SMOr) como del Eje Volcánico Transmexicano (EVT).

### Similitudes en los estimados de diversidad biológica y de diversidad genética; el caso de la Sierra Madre Oriental (SMOr)

La Sierra Madre Oriental es la región montañosa de México que tiene una mayor antigüedad. Es producto junto con las Montañas Rocallosas de la orogenia Laramida (entre 80 y 55 millones de años; English *et al.*, 2003). Este escenario geológico podría sugerir que la fauna y la flora de esta zona sea la mas relictual. Además, la SMOr es una zona biogeográfica que tradicionalmente ha recibido mucha atención por parte de los estudiosos de la biodiversidad en México (Luna *et al.*, 2004). Por ejemplo, estimando los valores de diversidad de mamíferos terrestres en las 20 provincias mastofaunísticas de México, Rodríguez *et al.* (2003) encontraron que la SMOr es la tercera de estas áreas en cuanto a diversidad  $\alpha$ , la cuarta en cuanto a diversidad  $\gamma$  pero es la octava si analizamos la diversidad  $\beta$ . Es decir que comparada con otras áreas la SMOr tiene una alta diversidad de especies, tiene además una alta diversidad en diferentes subregiones, pero el intercambio de especies entre estas subregiones no es tan alto. Recientemente Luna *et al.* (2004) han editado un libro que toca muchos de los aspectos asociados con la biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. En él se pueden obtener algunos patrones generales de la biodiversidad que incluyen: a) Existen al menos dos áreas biogeográficas en la SMOr con base en lo que se ha colectado del Orden Coleoptera (Márquez y Morrone, 2004), una de ellas incluye los registros cercanos a Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas y norte de San Luis Potosí y la segunda que incluye el Sur de San Luis Potosí, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo y Veracruz con posibles subdivisiones dentro de estas áreas que separan a Veracruz del resto de la segunda zona y a Tamaulipas y Norte de

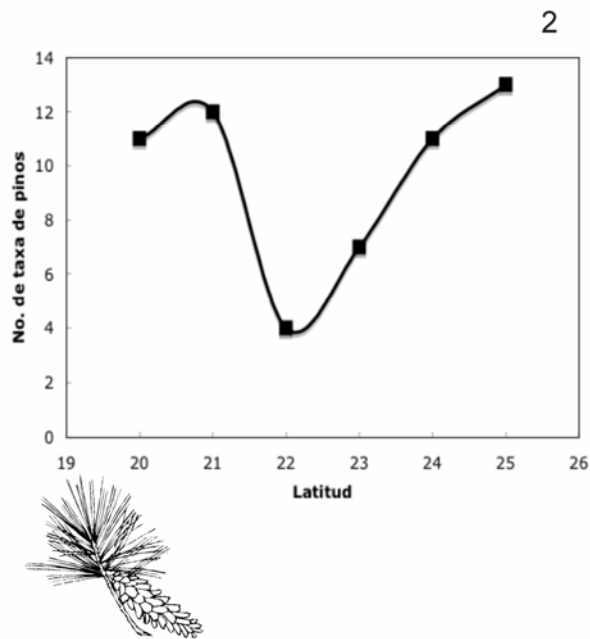


Fig. 2. Riqueza latitudinal de taxa de pinos en la Sierra madre Oriental (SMOr).

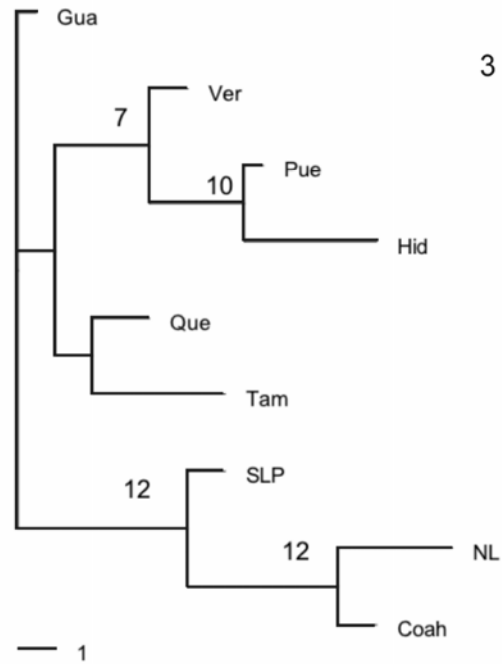


Fig. 3. Cladograma de los estados de la Sierra Madre Oriental basados en los datos del Apéndice 1. Se obtuvieron 12 cladogramas más parsimoniosos. Encima de las ramas se muestra el número de ellos que apoya ese clado.

San Luis Potosí del resto de la primera zona. Asimismo Canseco-Márquez *et al.* (2004) mostraron que para anfibios y reptiles la zona sureña de la SMOr tiene una mayor cantidad de especies endémicas (13) que la zona centro (5) y la norte (3). Estas mismas tres regiones se encontraron para la avifauna (Navarro *et al.*, 2004) que con cladogramas para las especies totales y las residentes de aves encontraron monofilia en 4 de los 6 cladogramas exceptuando el las aves residentes para la zona norte y para el total de aves, la zona sur. También estas mismas tres regiones se encontraron para la mastofauna de la región (León-Paniagua *et al.* 2004) que mostró una endemidad relativamente baja (2.5%, 5 de 200 especies en total). Aún así, en un análisis acerca de la identidad biogeográfica de la SMOr, Espinosa *et al.* (2004) propusieron una estructura jerárquica dividida en dos subprovincias y cuatro distritos. Sin duda el nivel de conocimiento de esta región biogeográfica permite considerar estas hipótesis diferentes como suficientemente robustas para contrastarlas con datos de variación genética.

Dentro del género *Pinus*, México tiene la mayor cantidad de especies en el mundo (47 especies además de 14 subespecies, variedades y formas de las reconocidas por Farjon y Styles, 1997). El género *Pinus* en la SMOr se han descrito 19 taxa entre especies, subespecies y variedades (Apéndice 1; Farjon & Styles, 1997). De ellas, hay 17 especies y de éstas, tres (17.6%; *P. pinceana*, *P. nelsonii* y *P. culminicola*) y una variedad (*P. arizonica* var. *stormiae*) son endémicas de la SMOr. La Fig. 2 muestra a distribución de la riqueza de especies en un gradiente latitudinal de 1 grado iniciando en 19°30' que muestra un aumento de la riqueza específica alrededor de 21° y otro más alrededor de los 25°

mostrando que algunas especies, abundantes en la parte sur son especies que también están en el EVT. De hecho, de las 7 taxa que no hay en el Eje Volcánico Transmexicano (EVT) (ver Apéndice 1 y 2), 6 están en la parte norte de la SMOr y solo 1 (*P. greggii*) está también en la parte sur. La reconstrucción de los estados con base en una matriz de presencia-ausencia de las especies de pinos (Fig. 3) muestra 12 árboles más parsimoniosos que comparten dos clados en forma consistente, uno de ellos formado por Hidalgo, Puebla y Veracruz y el otro formado por Coahuila, Nuevo León y San Luis Potosí formando una politomía el resto, Tamaulipas, Guanajuato y Querétaro.

### Los datos filogeográficos

Existen pocos estudios acerca de la filogeografía de especies de la SMOr y los patrones que muestran son muy sugestivos. Por un lado, los estudios de Ledig *et al.* (2000), Molina-Freaner *et al.* (2000) y de Escalante (2001) muestran en *Pinus pinceana* una alta diferenciación genética que divide la distribución de esta especie en tres áreas. La primera alrededor de los 20° de Latitud Norte, la segunda alrededor de los 25° y la tercera entre los 26 y 27°. De éstas, la segunda y la tercera no tienen una divergencia tan grande como cualquiera de ellas con la primera en donde se han encontrado haplotipos de cloroplasto muy divergentes.

El segundo grupo de trabajos sobre filogeografía en la SMOr se refiere a ratones del género *Peromyscus* (Sullivan *et al.*, 1997) en una región de gran endemidad (México y Centro América). En este estudio se encontró que la afinidad más cercana de las poblaciones que crecen en la SMOr está en la Sierra Madre del Sur y

los Valles Centrales de Oaxaca lo que sugiere que parte de la alta biodiversidad de la parte sur de la SMOR puede deberse a esta relación histórica con la Sierra Madre del Sur. Estos resultados fueron confirmados con un análisis más detallado de *Peromyscus fuvvus* (Harris *et al.*, 2000).

### Similitudes en los estimados de diversidad biológica y de diversidad genética; el caso del Eje Volcánico Transmexicano (EVT)

El EVT está definido desde los estados de Jalisco y Colima hasta el Edo. de Veracruz pasando por los estados de Michoacán, México, Distrito Federal, Tlaxcala, Puebla, Guanajuato, Querétaro e Hidalgo. Esta región en cuanto a su biodiversidad es particularmente importante, por ejemplo, estimando los valores de diversidad de mamíferos terrestres en las 20 provincias mastofaunísticas de México, Rodríguez *et al.* (2003) encontraron que el EVT es la primera en cuanto a diversidad  $\gamma$  y  $\beta$  y la sexta de estas áreas en cuanto a diversidad  $\alpha$ . Es decir que comparada con otras áreas el EVT tiene una alta diversidad de especies y un alto recambio de especies entre las subregiones, pero no tiene la más alta diversidad dentro de las subregiones.

Esta área además, puede ser muy interesante desde el punto de vista biológico ya que muestra la intersección entre dos zonas biogeográficas diferentes, la zona neotropical y la zona neártica (Halfiter, 1987), aunque Márquez & Morrone (2001) han mostrado que en las partes bajas del Golfo de México y el Pacífico, el trazo generalizado del sur se extiende más al norte. Por otro lado existen en México dos zonas que también han tenido historias biogeográficas distintas la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental. El EVT es una cordillera relativamente más reciente (del Mioceno al Reciente, 24.6 - 0.01 millones de años; Ferrari *et al.*, 1999; Verma, 2004) que cualquiera de las dos Sierras Madres y por ello una hipótesis natural es que el EVT ha sido un punto de convergencia de la biota existente en ambas Sierras Madres.

Estudios de Rodríguez *et al.* (2003) han mostrado que existe un ligero incremento en el valor de la diversidad  $\beta$  alrededor de la latitud del EVT aún cuando se usó una suposición que tiene algunos problemas (como la covariación de la diversidad beta y la latitud; Rodríguez & Arita, 2004). Este tipo de observación puede corroborarse con datos de grupos importantes de la flora mexicana (Asteraceae, Poaceae y Musci) que mostraron que el Distrito Federal (en el centro de la distribución del EVT) tiene el mayor número de especies endémicas por unidad de área (Delgadillo *et al.*, 2003). De hecho de los resultados de Delgadillo *et al.* (2003) relacionados con la similitud entre los diferentes estados del EVT puede concluirse que los estados del centro del EVT están relacionados florísticamente en relación con las especies endémicas con ambos extremos del EVT y que los estados en los extremos están más alejados entre sí. Asimismo estos datos muestran como la riqueza florística por unidad de área es mayor en los estados de Morelos y el Distrito Federal y es menor en los estados de México y Querétaro.

Del total de taxa de *Pinus* que se han descrito en México (61 taxa; Farjon & Styles, 1997) en el EVT crecen 23 especies (48.9%) además de otras 6 subespecies, variedades y formas (47.5%; Apéndice 2). Esto es, casi la mitad de los taxa mexicanos de pinos crecen en el EVT. La endemicidad al EVT de estos taxa es de 13.7 % (4 de 28) si se considera a todos y del 8.6 % (2 de 23, *Pinus rzedowskii* y *P. jaliscana*) si se considera sólo a las especies.

La riqueza de especies sigue un patrón en el que las áreas del centro del EVT son las que tienen una mayor riqueza de especies (Fig. 4).

La reconstrucción de los Estados que están en el EVT (Fig. 5) tomando como base una matriz de datos de presencia-ausencia de las diversas especies de pinos del EVT muestra un solo árbol más parsimonioso con 69 pasos declarando como grupo externo a Colima en donde se ha reportado sólo una especie de pino y en donde sólo alrededor del 10% del Estado está ocupado por el EVT. Esta reconstrucción muestra un grupo formado por Jalisco, Michoacán y Nayarit, los Estados más al oeste del EVT y otro grupo formado por Veracruz, Puebla e Hidalgo que son los Estados más al este del EVT. El resto de los Estados (los centrales) en el que están el Distrito Federal, Tlaxcala, Querétaro, Morelos ocupan una posición intermedia dentro de la reconstrucción.

Para estudiar con un poco más de detalle los patrones de riqueza en estos Estados relacionamos la riqueza de especies de pinos por km<sup>2</sup> en función de la distancia al Estado de Veracruz. En todos los casos se usó el centro geográfico de cada uno de los Estados como punto de referencia. Los resultados (Fig. 6) muestran claramente como la riqueza de especies aumenta en la parte central del EVT alrededor de 8-10 veces pasando de 1-2 taxa por 1000 km<sup>2</sup> a 8. Es interesante hacer notar algunos aspectos de la distribución del EVT que ayudan a entender este patrón observado. Primero, Estados como Guanajuato, Colima y Querétaro, pero particularmente Guanajuato y Colima están fuera de EVT. Segundo, el Estado de Jalisco tiene una parte (el bloque Jalisco, Morán-Zenteno *et al.*, 1999) que aunque se considera como parte del EVT está separado y además es más antiguo. Esto explica el aumento tanto en Jalisco como en Nayarit (Fig. 6). Tercero, el Estado de Hidalgo muestra una clara disminución en la riqueza relativa probablemente debido a su situación más norteña y por lo tanto más desértica de la misma forma que los Estados de Guanajuato y Querétaro.

### Los datos filogeográficos

La filogeografía utiliza los datos de estructura y diversidad genéticas y los asocia con su localización geográfica. Así por ejemplo, se puede asociar la presencia de un cierto alelo (o la combinación de varios alelos en un haplotipo si el genoma es haploide o en un genotipo si es diploide) con su localización geográfica (Avise, 2000).

La pregunta que nos parece interesante es averiguar si los patrones geográficos de biodiversidad que hemos descrito para diferentes especies son comparables o no, con los patrones que se han encontrado usando un enfoque filogeográfico.

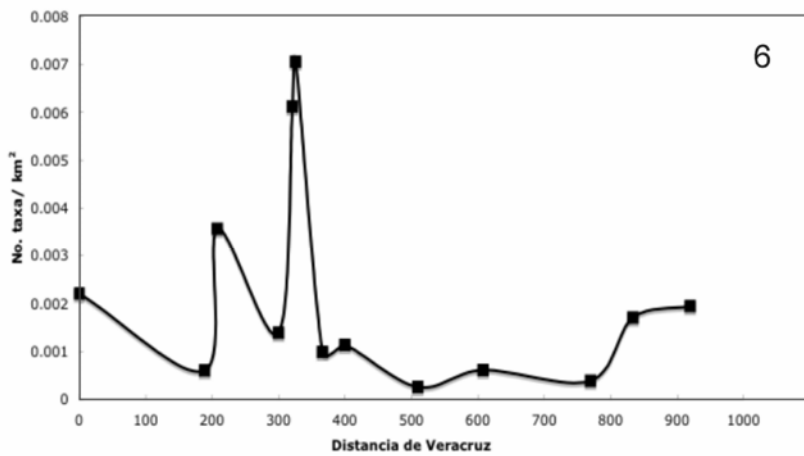
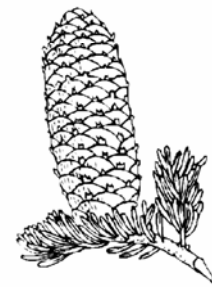
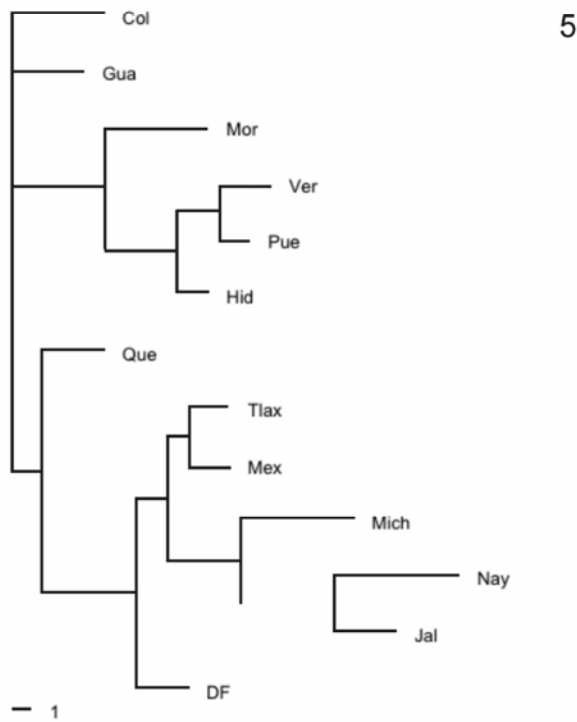
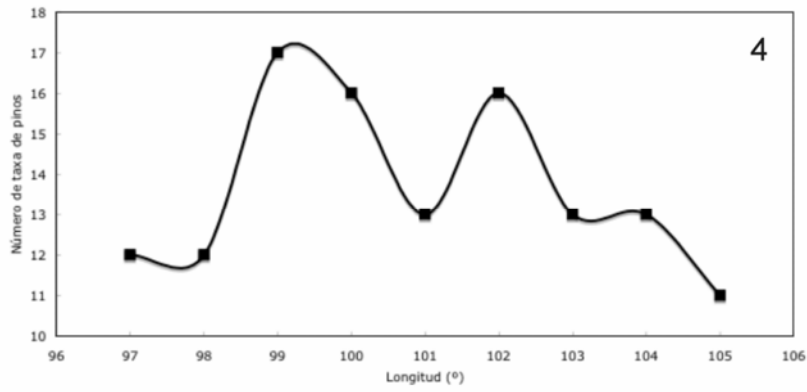


Fig. 4. Riqueza longitudinal de taxa de pinos en el Eje Volcánico Transmexicano (EVT).

Fig. 5. Cladograma mas parsimonioso de los estados del Eje Volcánico Transmexicano usando los datos del Apéndice 2.

Fig. 6. Riqueza de taxa de pinos por km² en los estados del Eje Volcánico Transmexicano (EVT).

- Los patrones de *P. hartwegii* y *P. montezumae* Matos y Schaal (2000) describieron los patrones de variación genética en dos especies de pinos dentro del área de distribución del EVT. Particularmente muestrearon poblaciones del Nevado de Colima donde solo crece *P. hartwegii*, el Nevado de Toluca y el área del Iztaccihuatl y el Popocatepetl estos últimos sitios donde crecen ambas especies. Según los análisis de biodiversidad mostrados, esperaríamos una mayor diversidad genética en la parte central del EVT. Los datos de Matos y Schaal (2000) muestran una mayor diversidad genética ( $\theta = 2Nu$ ) en el Nevado de Toluca pero no en la región Iztaccihuatl-Popocatepetl. Si se juntan estos datos se encontró el doble que en el Nevado de Colima. Esto además muestra que históricamente los tamaños poblacionales que mantenían estas dos especies eran el doble que las que históricamente mantuvieron los ancestros de la población de Colima. No escapa a nuestro análisis el hecho de que estas especies se entrecruzan y por ello también en zonas de simpatria aumentaría la variación genética. En todo caso, ya sea por hibridización interespecífica y/o por el mantenimiento de un tamaño poblacional mayor existe una mayor diversidad genética en el centro del EVT de la misma manera que encontramos una mayor diversidad de especies de pinos.

- Los patrones de *P. montezumae* y *P. pseudostrobus* Delgado (2002) describió los patrones de variación genética en otro par de especies de pinos duros en donde también hay sugerencias de hibridización interespecífica. Una de estas especies es *P. montezumae* y la otra es *P. pseudostrobus*. Delgado estudió poblaciones de diversas partes del rango de distribución de estas especies pero particularmente estudió poblaciones del EVT. Las poblaciones que estudió muestran una mayor variación genética en el EVT pero no muestran una mayor variación en la parte central del EVT. Por ejemplo aunque la población de *P. pseudostrobus* más variable está en el EVT (P62), se encuentra en la parte oeste del mismo en el Estado de Michoacán. El caso de *P. montezumae* es similar pero inverso. Aún cuando la mayor variación genética está en las poblaciones del EVT, la mayor variación se encuentra en la parte Este del mismo, en las poblaciones del Estado de Tlaxcala. Por último si analizamos la variación de las poblaciones donde se encontraron individuos con características de híbridos, la mayor variación se encuentra en localidades intermedias en el oeste del Estado de México. Aún cuando este patrón es sugerente aún faltan de estudiar otras poblaciones de estas especies para tener un panorama más confiable.

- Los patrones de *Quercus crassifolia* y *Q. crassipes* El estudio reciente de Tovar (Tovar-Sánchez, 2004; Tovar-Sánchez & Oyama, 2004) muestra un patrón de

variación genética que está asociado a los patrones mostrados en varios estudios en los que hay una mayor variación genética así como riqueza de especies en la parte central del EVT usando tanto marcadores moleculares como marcadores morfológicos. Este patrón sugiere que las zonas de simpatria de estas especies deben de ser consideradas como zonas híbridas en mosaico. Aparentemente el efecto del EVT es el de facilitar estos contactos secundarios formando áreas de hibridización en estas especies de encinos. Esta es sin duda una hipótesis que deberá de ser contrastada en otros grupos de plantas y animales.

### Conclusiones y perspectivas

En este trabajo hemos presentado algunas ideas acerca de cómo estudiar la estructura de la variación genética en un contexto espacial. Hemos mostrado que para el caso de la Sierra Madre Oriental, se muestra un patrón con riqueza relativa tanto de especies como de variación genética en los dos extremos de la misma. Además, en este análisis hemos identificado que el EVT muestra un patrón de diversidad que va de los extremos este y oeste hacia el centro encontrando en la parte central una mayor diversidad genética y una mayor riqueza de especies. Esto además parece ser el resultado de una diversidad beta mayor en la parte central. Una posibilidad para explicar el patrón del EVT es aquella propuesta por Tovar-Sánchez & Oyama (2004), que ha resultado del contacto secundario de especies de flora y fauna que especieron en la Sierra Madre Oriental y en la Sierra Madre Occidental. Considerando que el tiempo de aparición del EVT es más reciente (Ferrari *et al.*, 1999) este fenómeno sugeriría que además de existir el fenómeno descrito por Halffter (1987) que muestra una convergencia de las floras y faunas neotropical y neártica muy ancestral, ha habido una convergencia hacia el centro del EVT. Además hemos encontrado que la diversidad  $\beta$  aumenta, aunque en forma menor, hacia los extremos este y oeste del EVT en los Estados de Jalisco y Nayarit, al oeste y, en menor grado en el Estado de Veracruz, al Este. Estos fenómenos pueden deberse a varias causas como la existencia de historias geológicas distintas. Esta hipótesis es particularmente atractiva en el caso de los Estados de Jalisco y Nayarit que forman parte del bloque de Jalisco, formación geológica muy antigua y que en varios estudio de flora y fauna muestra un alto grado de diversidad de especies y de diversidad genética. Por último y en relación a la hipótesis del grupo de Arita acerca de la covariación se sugiere profundizar en estudios genéticos para poner a prueba la hipótesis de la covariación usando datos de la genética de poblaciones.

## Bibliografía

- Arita, H.T. & P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography*, **25**: 541-550.
- Arita, H.T. & P. Rodríguez. 2004. Local-regional relationships and the geographical distribution of species. *Global ecology and biogeography*, **13**: 15-21.
- Avise, J.C. 2000. *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard University Press. Cambridge, USA y Londres, UK. 447 pp.
- Canseco-Márquez, L., F. Mendoza-Quijano & M. G. Gutiérrez-Mayen. 2004. Análisis de la distribución de la herpetofauna. In: Luna, I., J. J. Morrone & D. Espinosa (eds). 2004. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad-Universidad Nacional Autónoma de México, México, 417-438 pp.
- Delgadillo, C., M. J. L. V. Rios & P. D. Aranda. 2003. Endemism in the Mexican flora: A comparative study in three plant groups. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **90**: 25-34.
- Delgado, P. 2002. "Introgresión e hibridización entre dos especies de pinos, *Pinus montezumae* y *P. pseudostrobus*". Doctorado en Ciencias Biológicas, UNAM.
- Espinosa, D., C. Aguilar & S. Ocegueda. 2004. Identidad biogeográfica de la Sierra Madre Oriental. In: Luna, I., J. J. Morrone & D. Espinosa (eds). 2004. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad-Universidad Nacional Autónoma de México, México, 487-502 pp.
- Farjon, A. & B. T. Styles. 1997. *Pinus* (Pinaceae). Flora Neotropica Monograph 75. The New York Botanical Gardens, New York. 291 pp.
- Ferrari, L., M. López-Martínez, G. Aguirre-Díaz & G. Carrasco-Núñez. 1999. Space-time patterns of Cenozoic arc volcanism in central Mexico: From the Sierra Madre Occidental to the Mexican volcanic belt. *Geology*, **27**: 303-307.
- Grant, P. R. 1999. Ecology and Evolution of Darwin's Finches (2<sup>nd</sup> Ed.). Princeton Science Library, Princeton University Press, USA. 482 pp.
- Grant, P.R. & B. R. Grant. 2002. Adaptive radiation of Darwin's finches. *American Scientist*, **90**: 130-139.
- Halfpeter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America *Annual Review of Entomology*, **32**: 95-114.
- Harris, D., D. S. Rogers & J. Sullivan. 2000. Phylogeography of *Peromyscus furvus* (Rodentia; Muridae) based on cytochrome *b* sequence data. *Molecular Ecology*, **9**: 2129-2135.
- Hudson, R. R., M. Slatkin & W. P. Maddison. 1992. Estimation of levels of gene flow from DNA sequence data. *Genetics*, **132**: 583-589.
- Humphries, C.J., P. H. Williams & R. I. V. Wright. 1995. Measuring biodiversity value for conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**: 93-111.
- English, J.M., S. T. Johnston & K. Wang. 2003. Thermal modelling of the Laramide orogeny: testing the flat-slab subduction hypothesis. *Earth and Planetary Science Letters*, **214**: 619-632.
- Koleff, P., K. J. Gaston & J. J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, **72**: 367-382.
- León-Paniagua, L., E. García-Trejo, J. Arroyo-Cabrales & S. Castañeda-Rico. 2004. Patrones biogeográficos de la mastofauna. In: Luna, I., J. J. Morrone & D. Espinosa (eds). 2004. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad-Universidad Nacional Autónoma de México, México, 469-486 pp.
- Luna, I., J. J. Morrone & D. Espinosa (eds). 2004. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad-Universidad Nacional Autónoma de México, México 527 pp.
- Márquez, J. & J. J. Morrone. 2001. Halfpeter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography*, **28**: 635-650.
- Márquez, J. & J. J. Morrone. 2004. Relaciones biogeográficas basadas en la Distribución de Coleoptera (Insecta). In: Luna, I., J. J. Morrone & D. Espinosa (eds). 2004. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad-Universidad Nacional Autónoma de México, México, 375-392 pp.
- Navarro, A. G., H. A. Garza-Torres, S. López de Aquino, O. R. Rojas-Soto, L. A. Sánchez-González. 2004. Patrones biogeográficos de la avifauna. In: Luna, I., J. J. Morrone & D. Espinosa (eds). 2004. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad-Universidad Nacional Autónoma de México, México, 439-468 pp.
- Rodríguez, P. & H. T. Arita. 2004. Beta diversity and latitude in North American mammals: testing the hypothesis of covariation. *Ecography*, **27**: 547-556.
- Rodríguez, P., J. Soberón & H. T. Arita. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, **89**: 241-259.
- Sullivan, J., A. Markert & C. W. Kilpatrick. 1997. Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Systematic Biology*, **46**: 426-440.
- Tovar-Sánchez, E. & K. Oyama. 2004. Natural hybridization and Irbid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in Mexico: morphological and molecular evidence. *American Journal of Botany*, **91**: 1352-1363.
- Verma, S. P. 2004. Solely extension-related origin of the eastern to western-central Mexican Volcanic Belt (Mexico) from partial melting inversion model. *Current Science*, **86**: 713-719.
- Weir, B. S. & C. C. Cockerham. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, **38**: 1358-1370.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**: 213-251.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics*, **15**: 323-354.

**Apéndice 1. Matriz de presencia-ausencia de taxa de pinos en los estados de la Sierra Madre Oriental (SMOr). Coah = Coahuila, NL = Nuevo León, Tam = Tamaulipas, SLP = San Luis Potosí, Gua = Guanajuato, Que = Querétaro, Hid = Hidalgo, Pue = Puebla, Ver = Veracruz. Los asteriscos muestran taxa endémicos a la SMOr. La clasificación sigue a Farjon & Styles 1997.**

	Coah	NL	Tam	SLP	Gua	Que	Hid	Pue	Ver
<i>P. arizonica</i> var. <i>stormiae</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>P. ayacahuite</i> var. <i>ayacahuite</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>P. cembroides</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. cembroides</i> var. <i>bicolor</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>P. culminicola</i> *	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. engelmannii</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. flexilis</i> var. <i>reflexa</i> *	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. greggii</i>	1	1	0	1	0	1	1	1	0
<i>P. hartwegii</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	0
<i>P. leiophylla</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>P. montezumae</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>P. nelsonii</i> *	0	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>P. oocarpa</i> var. <i>oocarpa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>P. patula</i> var. <i>patula</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>P. patula</i> var. <i>longipedunculata</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>P. pinceana</i> *	1	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>P. pseudostrobus</i> var. <i>pseudostrobus</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>P. strobiformis</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>P. teocote</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<b>Total</b>	<b>11</b>	<b>13</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>2</b>	<b>6</b>	<b>12</b>	<b>8</b>	<b>6</b>

**Apéndice 2. Matriz de presencia-ausencia de taxa de pinos en los estados del Eje Volcánico Transmexicano (EVT). Los Estados son: Nay = Nayarit, Col = Colima, Jal = Jalisco, Mich = Michoacán, Gua = Guanajuato, Que = Querétaro, Mex = México, Mor = Morelos, DF = Distrito Federal, Hid = Hidalgo, Tlax = Tlaxcala, Pue = Puebla, Ver = Veracruz. Los asteriscos muestran taxa endémicos al EVT. La clasificación sigue a Farjon & Styles 1997.**

	Nay	Col	Jal	Mich	Gua	Que	Mex	Mor	DF	Hid	Tlax	Pue	Ver
<i>P. cembroides</i> subsp. <i>orizabensis</i> *	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>P. cembroides</i> var. <i>cembroides</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0
<i>P. strobiformis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. strobus</i> var. <i>chiapensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>P. rzedowskii</i> *	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i> *	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>P. ayacahuite</i> var. <i>ayacahuite</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. teocote</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>P. pringlei</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>P. durangensis</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. pinceana</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>P. jaliscana</i> *	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. lawsonii</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>P. patula</i> var. <i>patula</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. patula</i> var. <i>longipedunculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>P. praetermissa</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. oocarpa</i> var. <i>trifoliolata</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. oocarpa</i> var. <i>oocarpa</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1
<i>P. lumholtzii</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. maximinoi</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1
<i>P. devoniana</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. montezumae</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. pseudostrobus</i> fo. <i>protuberans</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>P. pseudostrobus</i> var. <i>apulcensis</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>P. pseudostrobus</i> var. <i>pseudostrobus</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. hartwegii</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. douglasiana</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>P. herrerae</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. leiophylla</i> var. <i>leiophylla</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
<b>Total</b>	<b>8</b>	<b>1</b>	<b>15</b>	<b>18</b>	<b>4</b>	<b>8</b>	<b>16</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>15</b>	<b>14</b>	<b>16</b>	<b>16</b>

Entre los días 18 y 20 de mayo del 2004 se celebró en la Ciudad de México el simposium titulado “Conversaciones sobre diversidad: el significado de alfa, beta y gamma” organizado por CONABIO y el grupo DIVERSITAS-México, con el apoyo financiero de la Dirección de Asuntos Internacionales del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México. La celebración de esta reunión respondió a una verdadera necesidad, sentida por muchos investigadores: convocar a una parte importante de los interesados en esta temática para discutir ideas y enfrentar puntos de vista sobre lo que significan las distintas expresiones de la biodiversidad, las relaciones que tienen entre sí y la forma de medirlas. El simposio fue un éxito, tanto por las comunicaciones presentadas, como por la amplia discusión desarrollada en su seno y ello nos llevó a considerar la publicación de sus contenidos, con la ayuda de la Sociedad Entomológica Aragonesa (España), para ofrecer al mundo científico un libro que los editores creemos nuevo y original, y en español, con las contribuciones más destacadas de aquel evento.

