

Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades

α β γ
alfa, beta y gamma

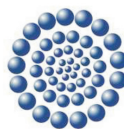
Gonzalo Halffter
Jorge Soberón
Patricia Koleff
& Antonio Melic
(eds.)



S.E.A.



CONABIO



CONACYT

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología



DIVERSITAS
an international programme
of biodiversity science



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



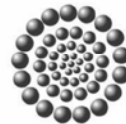
S.E.A.



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^a 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 Halffer
Presidente

Dra. Claudia E. Moreno
Secretaria Técnica



CONABIO

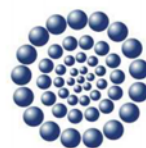
**Comisión Nacional para el
Conocimiento
y Uso de la Biodiversidad**

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

DIVERSIDAD ALFA Y BETA EN *OPUNTIA* Y *AGAVE*

J. Golubov, M. C. Mandujano & F. Mandujano



CAPÍTULO 17:

Diversidad alfa y beta en *Opuntia* y *Agave***Jordan Golubov**

Laboratorio de Sistemática y
Ecología Vegetal
Depto. del Hombre y su Ambiente
Universidad Autónoma
Metropolitana-Xochimilco
Calzada del Hueso 1150
México, D.F. 04960, México.

María C. Mandujano

Laboratorio Dinámica de
Poblaciones y Evolución
de Historias de Vida.
Depto. Ecología de la Biodiversidad.
Instituto de Ecología
Universidad Nacional Autónoma
de México
Apartado postal 70-275
México, D.F. 04510, México.

Francisco Mandujano

Laboratorio de Acústica
Departamento de Física
Facultad de Ciencias
Universidad Nacional Autónoma
de México
México, D.F. 04510, México

**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: 221 – 230.

Resumen: Los géneros *Agave* y *Opuntia* tienen una importancia social, económica y biológica en México. Se utilizaron algoritmos bioclimáticos (GARP) e información de los herbarios en formato electrónico albergados en el Sistema Nacional de Inventarios Bióticos para generar los mapas de distribución de cada especie de *Agave* y *Opuntia* a escala 1:4.000.000. A partir de los mapas de cada especie se calculó la diversidad alfa y beta para las 20.932 celdas del territorio mexicano. La diversidad alfa se calculó como la suma de presencia de cada especie en cada celda, mientras que para la diversidad beta de S^rrensen se implementó un programa en Matlab. Los resultados indican que la diversidad alfa y beta para *Agave* y *Opuntia* es alta en ciertas zonas del país y éstas no necesariamente conciden. La diversidad del género *Agave* se encuentra relacionada con las serranías, mientras que la riqueza de *Opuntia* está relacionada con los desiertos del norte del país. Sin embargo se pueden identificar seis zonas ecorregionales en las que se concentra la mayor diversidad alfa y beta para estos dos grupos. Aunque recientemente los modelos bioclimáticos han tenido un auge importante, sólo ahora ha sido posible aplicarlos a gran escala, no sin antes considerar los posibles problemas asociados a la modelación.

Palabras clave: *Agave*, *Opuntia*, modelos bioclimáticos, índices de diversidad, México.

Alpha and beta diversity in *Opuntia* and *Agave*

Abstract: The genera *Agave* and *Opuntia* have important ecological, economic, social and biological implications in Mexico. We used bioclimatic modeling (GARP) and information from electronic-format herbaria housed in the National System of Biotic Information to generate the maps of potential distribution for each species at a scale of 1:4,000,000. From the maps generated for each species, we calculated alpha and beta diversity for the 20,932 cells found in Mexico. Alpha diversity was calculated as the sum of the presence of each species in each cell. To calculate S^rrensen's beta diversity, an algorithm was implemented with Matlab. The results indicate areas of high alpha and beta diversity in certain areas of Mexico that do not necessarily coincide. We can however identify 6 ecoregional areas where most of the alpha and beta diversity of these two genera is found. Even though the use of bioclimatic models has been important recently, only now has it been possible to apply these models at a large scale, not without considering the problems associated with modeling species occurrences.

Key words: *Agave*, *Opuntia*, bioclimatic modeling, diversity indices, Mexico.

Introducción

La diversidad biológica es el conjunto de las manifestaciones de la vida sobre el planeta y no la acumulación de nombres científicos en una base de datos. Convencionalmente la biodiversidad se divide en tres componentes (Gaston & Spicer, 1998): (1) ecológico, o mas apropiado biómico, que está dado por las grandes asociaciones bióticas que constituyen la parte viva de los paisajes del planeta (desiertos, bosques, selvas, manglares, etc), (2) un componente específico, el cual básicamente nos indica la composición de especies de las diferentes zonas o biomas y (3) la diversidad a nivel genético dentro de cada especie y que se encuentra relacionado con la variación genética (cuánta información genética diferente se encuentra en cada población y especie) y este último elemento esta regulado por procesos evolutivos, ecológicos e históricos. Las formas convencionales de medir y entender la diversidad biológica en la ciencia han consistido en la presencia de especies (riqueza), su abundancia relativa o equitatividad y la mezcla de estos dos conceptos (Magurran, 1988). Dentro de estos índices el más utilizado es el de la riqueza de especies, el cual consiste en la suma del número de especies que habitan un determinado sitio. Este concepto es una primera aproximación a las posibles interacciones que se encuentran en el sitio y por lo tanto un indicador de la complejidad del sistema (Erwin, 1991). Sin embargo, este componente se encuentra muy influido por la escala a la que se evalúa la riqueza (Nieder, Ibsch & Barthlott, 1996-1997).

El concepto de la diversidad biológica también se ha ido acuñando de una manera delimitada, abarcando a la medida de riqueza como diversidad alfa y a la medida de recambio de especies como diversidad beta. Existen además diferentes corrientes filosóficas dentro de la ecología que tienden a utilizar ciertos índices o favorecer el desarrollo de nuevos modelos, a diferentes escalas y con distintos grupos de especies, para describir en dónde encontramos la mayor diversidad (el componente ecológico), cuál es la diversidad específica (riqueza, diversidad alfa) y recambio (diversidad beta), y en mucho menor medida el componente de diversidad genética. Posiblemente el estudio de patrones macroecológicos, para analizar la biodiversidad a gran escala, es una de las vertientes más actuales y apasionantes para utilizar las enormes bases de datos, producto de las colecciones científicas, con el objetivo de explorar patrones, por ejemplo, cuáles son las zonas de mayor diversidad biológica (Mittermeier *et al.*, 2000; Sarakinos *et al.*, 2001). De esta forma, el esfuerzo histórico por documentar la biodiversidad, principalmente en los componentes ecológico y específico, nos permiten delimitar las regiones prioritarias para la conservación, delimitar regiones de endemismos, centros de diversidad o de endemismos o de cúmulos de especies con distribuciones disyuntas (van Wyk & Smith, 2001) entre otras, para buscar asociaciones -explicaciones- con el componente histórico, abiótico y actualmente combinando las herramientas genéticas, el enfoque de integración filogeográfico (Avise, 2000). Además de analizar los datos a la luz de un incremento de diversidad con el área, un término clave en este contexto es el del endemismo, definido como la presencia de una especie en una cierta área única. La distribución geográfica de las especies endémicas se convierte ahora en un valuarte para "pesar" la diversidad biológica y es justo en este contexto, en donde se inserta nuestra contribución.

En este capítulo presentamos una primera aproximación a la diversidad alfa y beta para dos géneros de especial importancia en México: *Opuntia* (nopales) y *Agave* (los magueyes). La elección de estos dos grupos responde a una inquietud que hemos tenido de las posibles convergencias ecológicas, biogeográficas en las zonas áridas y semiáridas del país. Ambos géneros son importantes para México desde varios puntos de vista: (1) Se distribuyen prácticamente en todo el territorio nacional (García-Mendoza & Galván, 1995; Anderson, 2002), su centro de origen se encuentra en México (Alvarez de Zayas, 1989; Reichenbacher, 1985; Hernández & Godínez, 1994; Arias, 1993; Arias, 1997), caracterizan ciertas zonas áridas (Rzedowski, 1978) y constituyen un elemento importante económico para las zonas rurales de nuestro país (Nobel, 1994; Pimental-Barrios & Muñoz-Urias, 1995; Flores-Valdez, 1995). Desde el punto de vista filogenético y genético ambos grupos parecen tener radiaciones adaptativas en México de manera muy reciente (al menos para *Agave*; ver Eguiarte, 1995) lo que ha llevado a hibridización entre especies cercanas (Muñoz-Urias, 2004) y un proceso de especiación que contribuye a la alta diversidad que se tiene para ambos géneros en México. El segundo com-

ponente que quisimos resaltar en este capítulo es el uso de modelos bioclimáticos. El auge en el uso de modelos para predecir la distribución de las especies (Scott *et al.*, 2002) y la información de herbarios que constituyen una fuente poco explorada de información sumamente útil, son dos aspectos que ahora pueden ser utilizados para problemas macroecológicos.

Taxonómicamente, del género *Agave* (especialmente el subgénero *Agave*) se señalan 74 especies para México (García-Mendoza, 1995), separados en 12 grupos taxonómicos por Gentry (1982) y de éstos, dos son endémicos. Resalta el hecho de que hay muy pocas especies listadas como en riesgo de extinción o con alguna otra categoría (Golubov *et al.*, 2005). Para el género *Opuntia* (*sensu* Anderson, 2001; Guzmán *et al.*, 2003) se señalan 83 especies silvestres para México (Guzmán *et al.*, 2003), separadas en 17 series (Bravo-Hollis, 1978) (nota.- la nomenclatura seguida en este trabajo es la de Guzmán *et al.*, 2003). Resultado de analizar de las distribuciones geográficas de estas 83 especies señaladas por Anderson (2001), Bravo-Hollis (1978) y Guzmán *et al.* (2003) encontramos que 55 especies son endémicas de México (66%); tres especies están en la categoría de peligro de extinción en la norma ecológica mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2001) y otras dos en la lista roja (IUCN, 2004; siguiendo a Guzmán *et al.*, 2003 para actualizar la nomenclatura).

Aún considerando la importancia económica, biológica y social de estos dos géneros en México, hasta muy recientemente se han abordado aspectos de su diversidad. Para el género *Agave* los trabajos de García-Mendoza (1985), García-Mendoza & Galván (1995) y Tambutti (2002) han permitido identificar zonas de riqueza basadas puramente en criterios del número de especies, con algunas consideraciones relacionadas a la ecología. En el caso de *Opuntia*, hay algunos trabajos que consideran la diversidad a nivel de la familia de las Cactáceas (Hernández y Barcenat, 1995, 1996; Hernández *et al.*, 2001) y ninguno ha abordado la diversidad del género a ninguna escala, ni para las especies cultivadas, posiblemente por los problemas taxonómicos asociados a este género.

Metodología

Información y Estimación de Distribución Potencial

Utilizamos bases de datos en formato electrónico del Sistema Nacional de Inventarios Bióticos (SNIB-CONABIO) en donde encontramos 3,620 registros para 48 especies de *Opuntia* y 2,041 registros para 86 especies del género *Agave*. Estos datos fueron utilizados para modelar la distribución potencial a escala 1:4,000,000 de cada una de las especies de *Agave* y *Opuntia*. Los mapas de distribución se generaron con el programa Desktop GARP ver 1.1.3 (Scachetti-Pereira, 2001; Stockwell & Noble, 1991) utilizando seis capas de variables ambientales recortadas con criterios biogeográficos por ecorregión. El programa GARP busca asociación no azarosas entre las características ambientales de las localidades conocidas (sitios de colecta) para generar el nicho potencial (o Grinnellian niche

Morrison & Hall, 2002) de la especie o el intervalo de características ambientales que permiten la supervivencia o reproducción de los individuos (Morrison & Hall, 2002). Los mapas resultantes de cada especie fueron utilizados para calcular dos índices de diversidad. Para el cálculo de la diversidad alfa, se tomaron los datos resultado de la distribución potencial para cada especie en una matriz que abarca la República Mexicana en donde en cada celda o cuadrante (20,932 celdas) se determinó la presencia de cada especie. La suma de presencia de cada especie para una celda dada se definió como la diversidad alfa.

El índice beta de Sørensen se utilizó para calcular el recambio, se consideró la presencia/ausencia de una especie en una celda dada (focal) y se comparó con uno de sus ocho vecinos. La matriz correspondiente a la especie k se puede denotar como

$$A_k = \begin{matrix} A_{k1} & \cdots & A_{k,j-1} & A_{k,j} & A_{k,j+1} & \cdots & A_{kM} \\ \vdots & \ddots & A_{i-1,j-1} & A_{i-1,j} & A_{i-1,j+1} & \vdots & \cdots \\ A_{j,1} & \cdots & A_{i,j-1} & A_{ij} & A_{i,j+1} & \vdots & A_{iM} \\ \vdots & \cdots & A_{i+1,j-1} & A_{i+1,j} & A_{i+1,j+1} & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ \vdots & \cdots & \vdots & \vdots & \cdots & \ddots & \vdots \\ A_{N1} & \cdots & \cdots & A_{Nj} & \cdots & \cdots & A_{NM} \end{matrix}$$

donde el índice k es una etiqueta que indica la especie. Si tomamos como cuadrante focal al elemento A_{ij} y se compara con el vecino $A_{i-1,j-1}$, seguimos una regla de decisión en donde: (a) si la especie está presente en ambos cuadrantes $a'_{ik}=1$, en donde i es una etiqueta que denota a los vecinos y corre desde uno hasta el número de vecinos disponibles, (b) si la especie está sólo en el cuadrante vecino $b'=1$, (c) si ninguno de los casos anteriores se cumple entonces $c'=1$, es decir, la especie está presente únicamente en el cuadrante focal. Al realizar el procedimiento para los ocho vecinos se calculan las cantidades a'_i , b'_i y c'_i a partir de las fórmulas:

$$\begin{aligned} a'_i &= \sum_{k=1}^{n'} a'_{ik}, \\ b'_i &= \sum_{k=1}^{n'} b'_{ik}, \\ c'_i &= \sum_{k=1}^{n'} c'_{ik}, \end{aligned}$$

donde n' es el número total de especies. Se definen a , b y c como el promedio de a'_i , b'_i y c'_i sobre todos los vecinos disponibles. La cantidad a' corresponde al promedio de especies en común, b' es el número promedio de especies ganadas a la entrada de un cuadrante adyacente, mientras que c' es el número promedio de especies perdidas. A partir de estas cantidades se calcula el recambio de Sørensen (Lennon *et al.*, 2001) que tiene la siguiente forma:

$$\beta_{ij} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (1 - S_i), \quad (1)$$

donde los índices ij representan el recambio del cuadrante A_{ij} y

$$S_i = \frac{2a'_i}{2a'_i + b'_i + c'_i}.$$

El índice i representa el i -ésimo vecino y n es el número total de vecinos disponibles. La β_{ij} toma valores que van desde cero, si el cuadrante focal y todos sus vecinos tienen las mismas especies, hasta uno cuando el cuadrante focal no tiene especies en común con ninguno de sus vecinos.

Se implementó un algoritmo en MatLab para realizar los cálculos de manera iterativa. Se partió de un conjunto de matrices, una para cada especie a partir de las distribuciones potenciales resultado de la aplicación de GARP para cada especie, que dividen la región de interés en cuadrantes con datos de presencia/ausencia.

El programa fija un cuadrante y calcula a'_i , b'_i y c'_i para todos sus vecinos, que se sustituyen en la ecuación (1). El programa recibe de entrada un arreglo tridimensional que consiste en un objeto cuyos elementos son matrices de $N \times M$, cada matriz corresponde a datos de presencia/ausencia de una sola especie (Ver código y explicación del programa en el apéndice A). Finalmente, para hacer una corroboración de nuestros resultados, utilizamos los datos de Goettsch (2001) para diversidad de *Opuntia* en una zona de San Luis Potosí. Estimamos la diversidad beta de las colectas de *Opuntia* de sitios georeferenciados por Goettsch (2001) y lo correlacionamos con la diversidad calculada a partir del uso de algoritmos bioclimáticos.

Resultados y Discusión

La riqueza de especies de los géneros *Opuntia* y *Agave* ya ha sido documentada a partir de ejemplares de herbario o por revisiones bibliográficas (García-Mendoza & Galván, 1995; Guzmán *et al.*, 2002; Figura 1). Desafortunadamente el análisis de esta riqueza se ha restringido a escalas estatales y se encuentra fuertemente sesgada por la información disponible. Nuestros resultados adolecen de los sesgos inherentes a las colecciones (Soborón *et al.*, 2003) porque las entradas en los modelos bioclimáticos que presentamos son datos de presencia de especies señalados en las colecciones de los herbarios. Sin embargo, el uso de estos modelos crea la posibilidad de interpolar información que pueden generar los mapas de distribución potencial de las especies y el sesgo no siempre es un componente importante cuando se usa GARP (Stockwell & Peterson, 2002). En estos términos, encontramos que a una escala 1:4,000,000 *Opuntia* potencialmente tiene un rango de ocupación de 20 a 2,300 celdas, mientras que *Agave* tiene un rango más amplio (65-4,000 celdas). Por desgracia la comparación con datos publicados y la validación empírica es sumamente difícil. La problemática está relacionada con la escala geográfica que es estatal o de 1 grado (el grano del análisis *sensu* Morrison & Hall, 2002;) y diferentes enfoques de análisis (dominancia de especies, preferencia taxonómica, etc). Aún así los mapas de riqueza

generados a partir de la distribución potencial de cada especie de *Agave* y *Opuntia* a escalas regionales coinciden parcialmente con lo encontrado de manera empírica.

En términos del género *Agave*, la riqueza de especies se concentra en la zona centro-sur del país, claramente asociada a las sierras tanto oriental como occidental, con concentración importante en la Mixteca, entre Guerrero-Oaxaca lo que también coincide a grandes rasgos con lo descrito por Tambutti (2002). En términos de diversidad beta el mayor recambio de especies se encuentra asociado al norte del país, sin embargo los endemismos para *Agave* (que podría generar una alta diversidad beta) se encuentran principalmente en la zona centro sur. Los endemismos descritos de *Agave* se encuentran asociados a las zonas de riqueza, por lo que la posible inconsistencia entre la diversidad beta y las zonas de endemismo puede deberse a la poca representación de ejemplares de herbario en *Agave* en el norte del país y, por lo tanto, una distribución potencial sobre-representada producida por el modelo.

En el caso de *Opuntia* no tenemos una forma clara de comparación con datos empíricos. Sin embargo la comparación de la evidencia empírica en una pequeña región de San Luis Potosí contra la predicción usando algoritmos bioclimáticos, muestra una relación positiva sugiriendo que la riqueza empírica y la calculada se encuentran relacionadas. Sin embargo, el modelo únicamente explica el 50% de la variación ($r^2 = 0.4987$, $P = 0.01026$), posiblemente por una sobre-representación de la distribución potencial generada por GARP. Por otro lado, buscando una escala para insertar el patrón de diversidad observado, si tomamos la riqueza de la familia Cactaceae como indicador indirecto de la riqueza de *Opuntia* podemos identificar dos zonas importantes: la zona del Desierto Chihuahuense y la región centro-oeste (Jalisco, Guerrero, Estado de México). La zona de riqueza del centro del país también se encuentra reflejada en una alta diversidad beta por dos condiciones principales: una contribución de floras de la zona de Desierto Chihuahuense, la zona árida Queretano-Hidalguense y la flora del Valle de Tula-Jaumave y la gran heterogeneidad ambiental resultado de serranías relativamente altas (2,000 msnm) que generan un espectro amplio de temperaturas y humedad (Hernández *et al.*, 2001). La segunda zona importante para *Opuntia* es el área del Bajío y las serranías asociadas al Eje Volcánico Transversal ampliamente reconocidas como zonas ricas en especies. Para diversidad beta, hay varias zonas importantes en México, la primera es la parte alta del Golfo de California, en la que aunque contiene pocas especies, tenemos un alto grado de endemismo; la segunda es el corredor del desierto Chihuahuense que coincide de manera general con lo descrito por Hernández y Bárcenas (1995) como una zona rica en especies. El patrón de diversidad alfa y beta parece estar invertido, mientras se tiene una alta riqueza de *Opuntia* en el desierto Chihuahuense, la diversidad beta no se encuentra en gran parte del Chihuahuense y simplemente esta reflejando la distribución de las especies.

Analizando la riqueza (diversidad alfa) en conjunto para los géneros *Agave* y *Opuntia* se observa en pri-

mer término que ambos géneros están ampliamente representados en todo México (Figura 1), *Opuntia* se encuentra en todos los estados y *Agave* está ausente en Tabasco. En definitiva, las zonas más diversas son el Eje Volcánico Transversal, los Estados de Oaxaca y Jalisco, las Sierra Madre Oriental y Occidental, Sur del desierto Chihuahuense y península de Baja California. Las áreas más ricas por ecorregión son los matorrales xerófilos del sur de la meseta central, selvas secas del Bajío, bosques de coníferas y encinos del Sistema Volcánico Transversal, bosques de coníferas y encinos de la Sierra Madre del Sur y de la Sierra Madre Oriental y el matorral submontano del pie de monte de Tamaulipas y Nuevo León (Figura 4). Es muy interesante observar que por la baja diversidad (alfa y beta, Figuras 2A y B) observada en la zona sureste y bajo Golfo de México estas son las zonas con menor diversidad. Posiblemente esto es resultado de la alta precipitación y la dominancia de selvas húmedas tropicales en donde estos géneros son un componente pequeño. Sin embargo, la diversidad beta sugiere que son sitios que albergan distintas especies (Figura 3A y B).

El uso de modelos bioclimáticos pueden ser utilizados a varios niveles. Por un lado, los modelos proveen de una herramienta que puede identificar zonas de riqueza de especies y por lo tanto la planeación racional de recursos para la colecta científica y el acervo de las colecciones científicas del país (Soberón *et al.*, 2003). Por otro lado, son una herramienta que ante la poca y mal distribuida disposición de ejemplares de herbario muestra la posibles zona de distribución de la especie sin que se tengan los ejemplares de herbario. La tercera se relaciona a que los mapas generados por los modelos bioclimáticos, los cuales generan de manera automática una área de distribución que puede ser utilizada como el parámetro $\bar{w}^*$ (Soberón *et al.*, 2005). Sin embargo, los datos deben de tomarse con cautela. Aunque los modelos bioclimáticos pueden hacerse de manera automatizada con las herramientas modernas de cómputo, es necesaria una verificación *por expertos* o en campo de las predicciones generadas. En general, podemos decir que las predicciones de la distribución potencial de cada género esta sobre-representada dentro del territorio nacional y es especialmente importante considerar la escala de los mapas resultantes. Esta sobre-representación también se encuentra ligada a la falta de información en los herbarios.

En conclusión, para escalas nacionales los modelos bioclimáticos puede generar una buena representación de la diversidad de las especies que pueden utilizarse al menos para una planeación inicial de ordenamiento territorial (por ejemplo generación de zonas protegidas) y patrones macroecológicos. Sin embargo, a escalas geográficas más finas, sería necesario por un lado tener la cartografía mas detallada del área, tener criterios claros acerca de los requerimientos que determinan la distribución de las especies (Heglund, 2002) y considerar las limitaciones de utilizar modelos bioclimáticos para generar la información acerca de la distribución de las especies.



Fig. 1. Número de especies señalado de *Agave* / *Opuntia* por estado mexicano (Información tomada de García-Mendoza, 1995 y Guzmán *et al.*, 2003)

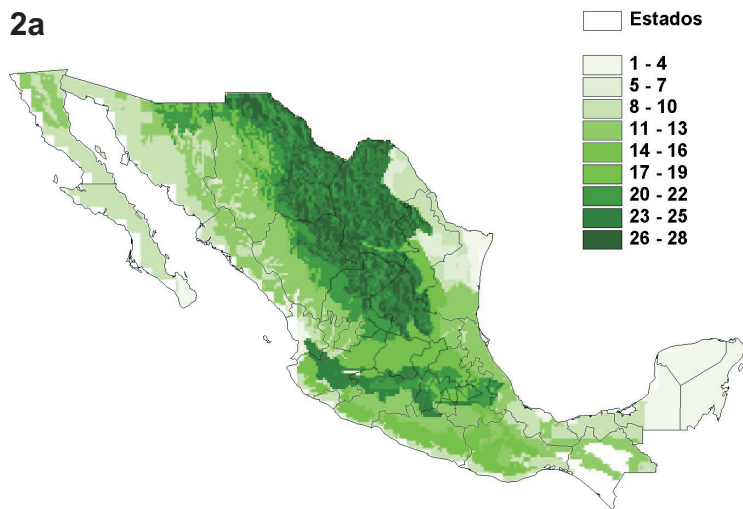
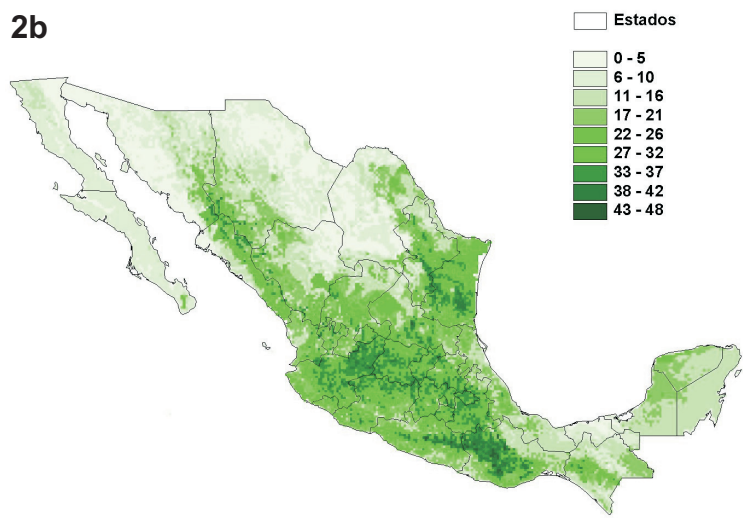
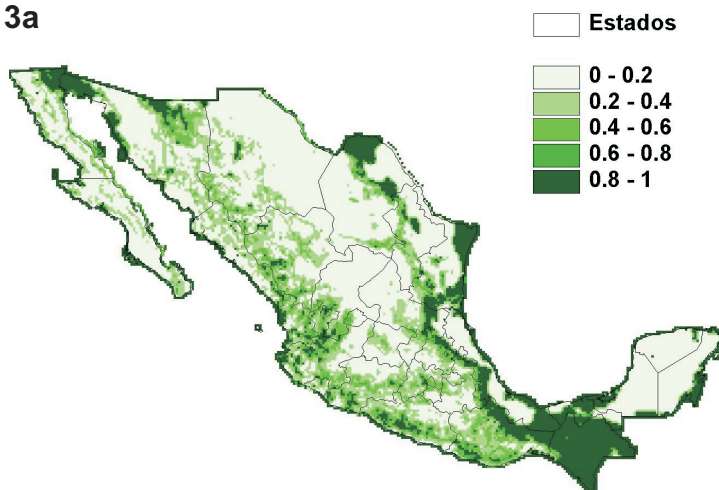


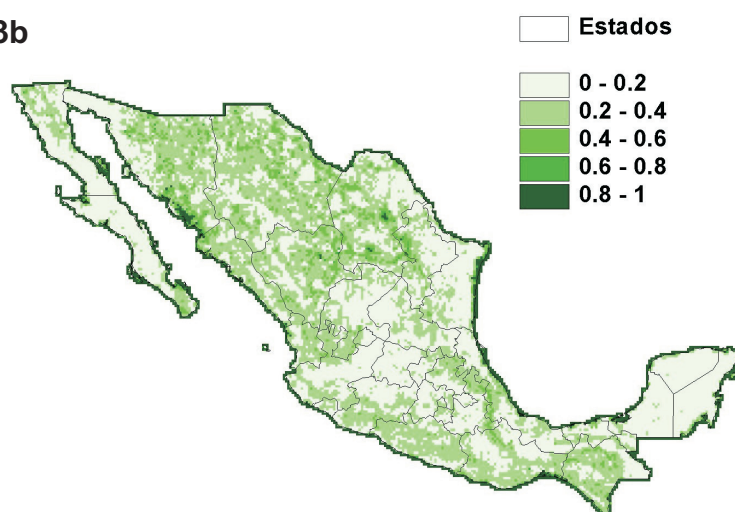
Fig. 2. Riqueza de especies (diversidad alfa) sumando el resultado de la distribución potencial del GARP de cada especie para México en cartografía 1: 4000000 de
2a) *Opuntia* y
2b) *Agave*.



3a



3b



4

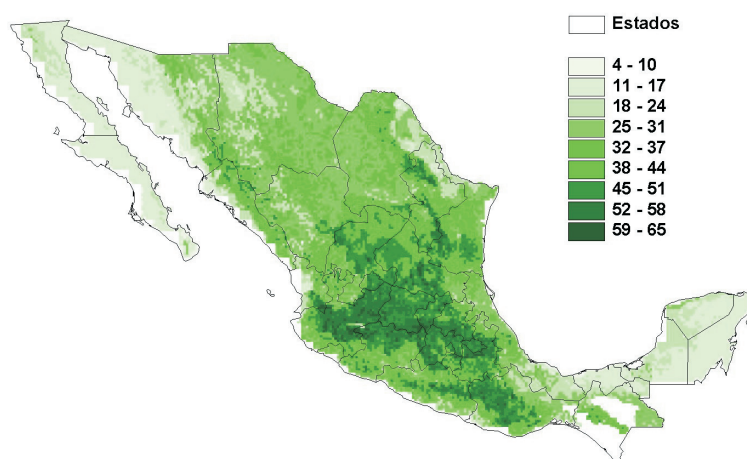


Fig. 3. Diversidad beta utilizando el algoritmo implementado en Matlab con base en los mapas generados por especie de GARP para ambos grupos taxonómicos.

3a) *Opuntia*.

3b) *Agave*.

Fig. 4. Riqueza conjunta de especies de *Opuntia* y *Agave* en México a partir de los mapas de distribución potencial generados con GARP.

Agradecimiento

Agradecemos a los organizadores del Foro Dr. G. Halffiter (Instituto de Ecología A. C.) y al Dr. J. Soberón (CONABIO) por la invitación para participar en el foro. Este capítulo sin duda es el resultado del trabajo de todos los taxónomos y colectores que han trabajado en México y han depositado su conocimiento y esfuerzo en los herbarios nacionales. Además queremos agradecer el trabajo de Jesús Alarcón de CONABIO por realizar los mapas bioclimáticos para *Agave*.

Bibliografía

- Alvarez de Zayas, A. 1989. Distribución geográfica y posible origen de las Agavaceae. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, **10**: 25-36.
- Anderson, E. F. 2001. The cactus family. Timber Press, Portland, Oregon, USA.
- Arias, S. 1993. Cactáceas: Conservación y diversidad en México. *Revista Mexicana de Historia Natural*, **44**: 109-115.
- Arias, S. 1997. Distribución General. En: CVS, CONABIO, SEMARNAT-PROFEPA y UNAM (eds). *Suculentas Mexicanas: Cactáceas*. México, D. F., México.
- Bravo, H. H. 1978. *Las Cactáceas de México. Tomo I*. UNAM. México.
- Eguiarte, L. E. 1995. Hutchinson (Agavales) vs. Huber y Dahlgren (Asparagales): análisis moleculares sobre la filogenia y evolución de la familia Agavaceae *sensu* Hutchinson dentro de las monocotiledóneas. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Botánica*, **56**: 45-56.
- Erwin, T. 1991. An evolutionary basis for conservation strategies. *Science*, **253**: 750-753.
- García-Mendoza A. & R. Galván. 1995. Riqueza de las familias Agavaceae y Nolinaceae en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **56**: 7-24.
- García-Mendoza, A. 1985. Riqueza y endemismos de la familia Agavaceae en México. En: Linares, E., P. Dávila, F. Chiang, R. Bye & T. S. Elias (eds.) *Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques*. UNAM, México.
- Gentry, H. S. 1982. *Agaves of Continental North America*. The University of Arizona Press, Arizona, USA.
- Goettsch, B. K. 2001. Diversidad beta e índices de similitud entre comunidades de cactáceas en el desierto Chihuahuense. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México. Inédita.
- Golubov, J., M. C. Mandujano, S. Arizaga, A. Martínez-Palacios & P. Koleff. 2005. Inventarios y conservación de Agavaceae y Nolinaceae. P. Colunga, L. E. Eguiarte & A. García-Mendoza (eds.) *Los agaves de importancia económica*. Centro de Investigación Científica de Yucatán-Academia Mexicana de Ciencias. México. Aceptado.
- Guzmán, U., S. Arias & P. Dávila. 2003. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. UNAM-CONABIO, México, D.F. México.
- Heglund, P. 2002. Foundations of species-environment relations. En: J. M., Scott, P. J. Heglund, M. L. Morrison, J. B. Haufler, M. G. Raphael, W. A. Wall & F. B. Samson (eds.) *Predicting species occurrence: issues of accuracy and scale*. Island Press, Washington, USA. 35-41.
- Hernández, H. M. & R. T. Bárcenas. 1995. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert: I. Distribution patterns. *Conservation Biology*, **9**: 1176-1188.
- Hernández, H. M. & R. T. Bárcenas. 1996. Endangered cacti in the Chihuahuan desert: II. Biogeography and conservation. *Conservation Biology*, **10**: 1200-1209.
- Hernández, H. M., C. Gómez-Hinostrosa & R. T. Bárcenas. 2001. Diversity, spatial arrangement, and endemism of Cactaceae in the Huizache area, a hot spot in the Chihuahuan Desert. *Biodiversity and Conservation*, **10**: 1097-1112.
- IUCN. 2004. The IUCN Red List of Threatened species. Disponible on line en <http://www.iucnredlist.org>. (consultada el 25-05-2004).
- Lennon, J. L., P. Koleff, J. J. Greenwood & K. J. Gaston. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, **70**: 966-979.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Mittermeier, R. A., N. Myers, P. Robles-Gil & C. G. Mittermeier. 2000. Hotspots: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. CEMEX, Mexico.
- Morrison, M. L. & L. S. Hall. 2002. Standard terminology: toward a common language to advance ecological understanding and application. En: J. M., Scott, P. J. Heglund, M. L. Morrison, J. B. Haufler, M. G. Raphael, W. A. Wall & F. B. Samson (eds). *Predicting species occurrence: issues of accuracy and scale*. Island Press, Washington, USA. 43-52.
- Muñoz, A. 2004. Variación fenotípica, aislamiento reproductivo y ecofisiología de poblaciones silvestres de especies de *Opuntia* en la porción sur del desierto Chihuahuense. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM, México. Inédita.
- Nobel, P. 1994. *Remarkable agaves and cacti*. Oxford University Press, New York, USA.
- Nieder, J., P. L. Ibsch & W. Barthlott. 1996-1997. Biodiversidad de epífitas- una cuestión de escala. *Revista del Jardín Botánico Nacional*. Vol. XVII-XVIII, pp. 59-62.
- Pimienta-Barrios, E. & A. Muñoz-Urias. 1995. Domestication of *Opuntias* and cultivated varieties. En: G. Barbera, P. Inglese & E. Pimienta-Barrios (eds), *Agroecology, cultivation and uses of cactus pear*, FAO International Technical Cooperation Network, Rome, Italy.
- Reichenbacher, F. 1985. Conservation of southwestern Agaves. *Desert Plants*, **7**: 103-106.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México.

- Sarakinos, H. A. O., A. Nicholls, A. Tubert, Aggarwal, C. Margules & S. Sarkar. 2001. Area prioritization for biodiversity conservation in Quebec on the basis of species distributions: a preliminary analysis. *Biodiversity and Conservation*, **10**:1419-1472.
- Scachetti-Pereira, R. 2001. DesktopGarp Version 1.1.3. software on line. The University of Kansas, USA. <http://www.lifemapper.org/desktopgarp/> (consultada el 20-5-2004).
- Scott, J. M., P. Heglund, M. L. Morrison, J. Haufler, M. G. Raphael, W. A. Wall & F. B. Samson. 2002. *Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale*. Island Press, Washington D. C., USA.
- SEMARNAT. 2002 Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación del 6 de marzo de 2002.
- Soberón, J., P. Dávila & J. Golubov. 2003. Targeting sites for biological collections. En: Smith R. D., Dickie, J. B., S. Linington, H. W. Pritchard & R. J. Probert (eds.) *Seed Conservation: Turning Science into Practice*. Pp 219-231. Royal Botanic Gardens, KEW. UK.
- Jorge Soberón M., Jorge Llorente Bousquets & Armando Luis M. 2005. Estimación del componente Beta del número de especies de Papilionidae y Pieridae (Insecta: Lepidoptera) de México por métodos indirectos. Pp. 231-237. En: *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. G. Halfpiter et al. (eds.). M3M Monografías Tercer Milenio, vol. 4. SEA, Zaragoza. IV + 242 pp.
- Stockwell, D. R. B. & I. R. Noble. 1991. Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation*, **32**: 249-254.
- Stockwell, D. R. B. & T. Peterson. 2002. Controlling bias in biodiversity data. En: J. M., Scott, P. J. Heglund, M. L. Morrison, J. B. Haufler, M. G. Raphael, W. A. Wall & F. B. Samson (eds.) *Predicting species occurrence: issues of accuracy and scale*. Island Press, Washington, USA. 537-546.
- Tambutti, M. 2002. Diversidad del género *Agave* en México: una síntesis para su conservación. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. Inédita.
- Van Wyk, A. E. & G. F. Smith. 2001. Regions of floristic endemism in Southern Africa. UMDAUS Press, Hatfield, South Africa.

Apendice A. Código de Matlab para el cálculo de beta de S rrensen.

Para el cálculo de la beta de S rrensen se desarrolló un algoritmo en Matlab que pudiera recorrer y generar una beta de cada celda de los mapas de distribución de *Agave* y *Opuntia* en México.

Por ejemplo, una matriz de 3×3 en MatLab se representa de la siguiente manera:

$$A = [1 \ 0 \ 0; 1 \ 0 \ 0; 1 \ 1 \ 0];$$

que es una matriz de presencia/ausencia de una especie, cuya área de estudio está dividida en 9 cuadrantes. Las columnas se denotan por espacios y los renglones por una nueva línea o un signo de punto y coma. En este caso el elemento A_{ij} toma el valor de uno si la especie está presente, o cero si la especie está ausente, en el cuadrante con coordenadas ij . Como en la región de estudio se tiene varias especies, hay tantas matrices como especies, que se pueden guardar en un sólo objeto editando un archivo como se muestra en el siguiente ejemplo de tres especies:

$$\begin{aligned} A(:, :, 1) &= [1 \ 0 \ 1; 1 \ 1 \ 0; 1 \ 0 \ 0]; \\ A(:, :, 2) &= [1 \ 0 \ 0; 1 \ 0 \ 0; 1 \ 1 \ 0]; \\ A(:, :, 3) &= [0 \ 1 \ 1; 0 \ 0 \ 0; 0 \ 1 \ 0]; \end{aligned}$$

los signos de punto y coma al final se escriben para evitar que Matlab despliegue los resultados en pantalla. En este caso el elemento $A(:, :, k)$ del arreglo tridimensional representa a la matriz de presencia/ausencia de la especie k .

Aunque ya se hizo una breve descripción de cómo calcular β_{ij} , es útil discernir algunos detalles que pueden resultar tediosos al realizar un programa que haga los cálculos de forma iterativa. Puesto que el recambio es una cantidad local, es decir, una característica asociada a un cuadrante fijo, en particular el ij , y que sólo depende de sus vecinos disponibles, simplemente hay que implementar un algoritmo que, a partir de cómo se calcula un caso, una computadora haga los cálculos para todos los cuadrantes. Para ello hay que tomar en cuenta el qué significa vecino no disponible. Por una lado, el área de estudio tiene fronteras debidas a las características del territorio, como si es agua, si es tierra o si se está fuera de la región de estudio, así que la disponibilidad del vecino depende de las especies que se están estudiando y del área de trabajo. Por otro lado, los datos se almacenan en una matriz de manera que la primera y última columnas, así como el primero y último de los renglones, tienen menos de ocho vecinos. Para simplificar el problema de considerar todos estos casos particulares, que difieren del caso general de ocho vecinos, a las matrices de presencia/ausencia se les agregan dos columnas y dos renglones que corresponderían a vecinos no disponibles, agua o tierra, según sea el caso analizado.

El siguiente paso es que, dado el cuadrante A_{ij} para la especie k , se construye una nueva matriz C de 3×3 que consiste del cuadrante focal y sus ocho vecinos. Es de notar que este paso no es necesario, simplemente simplifica el procedimiento por ser una matriz cuya dimensión es menor que la original. Se determina la disponibilidad de cada vecino y se encuentran a'_{ik} , b'_{ik} y c'_{ik} para la especie k . Este procedi-

miento se realiza a través de condicionales lógicas, preguntando si el vecino está disponible, como segundo si comparten a la especie y, de acuerdo al último resultado, en cuál de los dos cuadrantes se encuentra a la especie. Este proceso se debe repetir para todas la especies y calcular a'_{ij} , b'_{ij} y c'_{ij} . Una vez conocidas estas cantidades se calcula el recambio a partir de la ecuación (1).

Hasta este momento se ha descrito cómo calcular β_{ij} para un cuadrante fijo, aunque arbitrario, de manera que para calcular para todos los casos posibles simplemente hay que variar los índices ij o, en otras palabras cambiar el cuadrante focal.

El programa requiere un arreglo tridimensional y una matriz de entrada, que se construyen como en los ejemplos mencionados arriba. El arreglo tridimensional debe llamarse A y debe contener los datos ausencia/presencia de todas la especies. La matriz T , contiene la información de la disponibilidad de cada cuadrante (tierra-agua por ejemplo).

La siguiente rutina se encarga de agregar a los arreglos de entrada dos columnas y dos renglones, de manera que todos los cuadrantes plausibles tengan ocho vecinos.

```
di = size(A);
B = 3*ones(di(1)+2,di(2)+2,di(3));
T1 = -9999*ones(di(1)+2,di(2)+2);
for k = 1:di(3)
    for i = 1:di(1)
        for j = 1:di(2)
            B(i+1,j+1,k) = A(i,j,k);
            T1(i+1,j+1) = T(i,j);
        end;
    end;
end;
```

En este caso se escogió el número -9999 como el número que caracteriza a los cuadrantes no disponibles y uno a los disponibles. Las matrices de presencia/ausencia A_k sólo contienen ceros (la especie no está en el cuadrante) y unos (que está presente). La rutina utilizada para calcular β_{ij} para los $N \times M$ cuadrantes se muestra a continuación:

```
for i = 2:di(1)+1
    for j = 2:di(2)+1
        vec = 0;
        C1(:, :) = T1(i-1:i+1,j-1:j+1);
        for k = 1:di(3);
            C(:, :, k) = B(i-1:i+1,j-1:j+1,k);
        end;
        if (T1(i,j,1) ~= 5)
            for ii = 1:3
                if C1(1,ii) == 1
                    vec = vec + 1;
                for k = 1:di(3)
                    if ((C(2,2,k) == 1) & (C(1,ii,k) == 1))
                        a = 1;
                    else
                        a = 0;
                    end;
                    if ((C(2,2,k) == 1) & (C(1,ii,k) ~= 1))
```

```

        c = 1;
    else
        c = 0;
    end;
    if ((C(2,2,k) ~= 1) & (C(1,ii,k) == 1))
        b = 1;
    else
        b = 0;
    end;
    aa(k) = a;
    bb(k) = b;
    cc(k) = c;
end;
if sum(aa) == 0
    S(vec) = 1;
else
    S(vec) = 1 - 2*sum(aa)/(sum(2*aa)
        +sum(bb)+sum(cc));
    clear aa bb cc;
end;
end;
end;
for ii = 1:2:3
    if C1(2,ii) == 1
        vec = vec + 1;
        for k = 1:di(3)
            if ((C(2,2,k) == 1) & (C(2,ii,k) == 1))
                a = 1;
            else
                a = 0;
            end;
            if ((C(2,2,k) == 1) & (C(2,ii,k) ~= 1))
                c = 1;
            else
                c = 0;
            end;
            if ((C(2,2,k) ~= 1) & (C(2,ii,k) == 1))
                b = 1;
            else
                b = 0;
            end;
            aa(k) = a;
            bb(k) = b;
            cc(k) = c;
        end;
        if sum(aa) == 0
            S(vec) = 1;
        else
            S(vec) = 1 - 2*sum(aa)/(sum(2*aa)
                +sum(bb)+sum(cc));
            clear aa bb cc;
        end;
    end;
end;
end;
for ii = 1:3
    if C1(3,ii) == 1
        vec = vec + 1;
        for k = 1:di(3)
            if ((C(2,2,k) == 1) & (C(3,ii,k) == 1))
                a = 1;
            else
                a = 0;
            end;
            if ((C(2,2,k) == 1) & (C(3,ii,k) ~= 1))
                c = 1;
            else
                c = 0;
        end;
    end;
end;
end;
        end;
        if ((C(2,2,k) ~= 1) & (C(3,ii,k) == 1))
            b = 1;
        else
            b = 0;
        end;
        aa(k) = a;
        bb(k) = b;
        cc(k) = c;
    end;
    if sum(aa) == 0
        S(vec) = 1;
    else
        S(vec) = 1 - 2*sum(aa)/(sum(2*aa)
            +sum(bb)+sum(cc));
        clear aa bb cc;
    end;
end;
end;
if vec == 0
    betsor(i-1,j-1) = 3;
else
    betsor(i-1,j-1) = sum(S)/vec;
    clear S;
end;
else
    betsor(i-1,j-1) = 3;
end;
end;
end;
clear ii k a b c aa bb cc B C C1 di i j vec;

En este punto, la variable betsor es una matriz
de  $N \times M$  que contiene el recambio de todos los cua-
drantes. En el caso de cuadrantes correspondientes a
vecinos no disponibles se les asignó un valor arbitrario
(3). Finalmente se presenta una rutina que graba los
resultados para el recambio en código ascii, en el archi-
vo "betasor.tex".

fid = fopen('betasor.txt','w');
di = size(betsor);
c = betsor(1,:);
co = fprintf(fid,'% -2.4f',c);
fclose(fid);
fid = fopen('betasor.txt','a');
for i = 2:di(1)
    c = betsor(i,:);
    co = fprintf(fid,'% -2.4f',c);
end;
fclose(fid);
clear co fid di c i;

```

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.

