



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

**PATRONES BIOGEOGRÁFICOS DE *PINUS* (PINACEAE) Y
QUERCUS (FAGACEAE)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

CÉSAR MIGUEL TALONIA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Oswaldo Téllez Valdés
Facultad de Estudios Superiores
Iztacala

COMITÉ TUTOR: Dr. Juan José Morrone Lupi
Facultad de Ciencias

Dr. David Sebastian Gernandt
Instituto de Biología

México, Cd. Mx., abril, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 12 de septiembre de 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **MIGUEL TALONIA CÉSAR**, con número de cuenta 405019285, con la tesis titulada "**Patrones biogeográficos de Pinus (Pinaceae) y Quercus (Fagaceae)**", realizada bajo la dirección del **DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS**:

Presidente: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
Vocal: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
Secretario: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
Suplente: DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA
Suplente: DR. DAVID SEBASTIAN GERNANDT

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 12 de enero de 2017.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

Agradecimientos

Agradezco, en primer lugar, al Posgrado en Ciencias Biológicas (de la Universidad Nacional Autónoma de México, mi casa de estudios) por haberme brindado la apreciable oportunidad de continuar mi trayectoria en su programa de Maestría en Ciencias.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca otorgada y registrada con la clave 280545.

Al comité tutor constituido por los investigadores Dr. Oswaldo Téllez, Dr. Juan José Morrone y Dr. David Gernandt.

Agradecimientos a título personal

Es un gusto agradecer:

A mi familia.

A Adriana Ruggiero, investigadora entrañable, quien ayudó a madurar las ideas expuestas en el presente trabajo. Desde luego ha sido una experiencia estimulante el interactuar contigo.

A Paula Fernani quien, con amabilidad y entusiasmo, me orientó en la parte técnica durante mi paso por el laboratorio Ecotono (Bariloche, Argentina).

A Juan José Morrone por gestar la estancia en Ecotono.

A Tania Escalante, siempre dispuesta a invitarme al mundo de la biogeografía. Por nuestras pláticas y convivencia. Por la amistad.

Nuevamente, a mi comité tutorial: Oswaldo Téllez, Juan José Morrone, David Gernandt. Por sus comentarios, sugerencias y apoyo.

Al jurado compuesto por los doctores Isolda Luna Vega, David Espinosa Organista, Juan José Morrone, Tania Escalante y David Gernandt, quienes con sus comentarios aportaron para mejorar el presente trabajo.

Al equipo del Laboratorio de Recursos Naturales. Por los buenos momentos. A Maribel Arenas por la ayuda técnica.

A la memoria de mi ma' Rosa

México es muchos Méxicos. Lo es, no sólo por las dramáticas diferencias sociales que lo caracterizan, sino porque los antecedentes étnicos, las tradiciones culturales y los contextos ecológicos varían enormemente de una región a otra de nuestro país.

Pablo Escalante Gonzalbo

Hay acontecimientos de una sencillez aparente que suelen acarrearlos consecuencias imprevistas y aún hacer variar el curso de nuestra vida.

José Rubén Romero

Contenido

Lista de figuras	9
Resumen	11
Abstract	12
Introducción	13
Biogeografía: enfoques, patrones e integración.....	13
Biogeografía de la vicarianza: panbiogeografía	14
El área de distribución geográfica	16
Biodiversidad y sus componentes α y β	17
Diversidad alfa	18
Diversidad beta	19
Pinos y encinos: aspectos de su diversidad y biogeografía	20
Hipótesis	23
Objetivos	23
Materiales y Métodos	23
Selección de taxones.....	23
Base de datos	24
Patrones areográficos.....	24
Patrones de homología espacial	25
Patrones de diversidad	25
Unidades Geográficas Operativas.....	25
Diversidad alfa	26
Diversidad beta	26
Análisis de patrones biogeográficos	26
Matriz de datos	26
Análisis estadístico	26
Resultados.....	27
Patrones areográficos.....	27
Patrones de homología espacial	30
Patrones de diversidad	35
Diversidad alfa	35
Diversidad beta	35
Análisis de patrones biogeográficos	39
Discusión	40

Patrones areográficos.....	40
Patrones de homología espacial	43
Patrones de diversidad: Diversidad alfa.....	46
Patrones de diversidad: Diversidad beta	47
Consideraciones sobre la integración biogeográfica	49
Conclusiones.....	50
Literatura citada	51
Anexos	61

Lista de figuras

Figura 1. Ilustración del método panbiogeográfico. A, mediante un árbol de tendido mínimo se unen las localidades de cada especie (dos especies representadas con círculos y triángulos). B, se obtiene un trazo individual para cada especie. C, se obtiene un trazo generalizado mediante la superposición de dos o más trazos individuales. D, la intersección de dos o más trazos generalizados representa un nodo.

Figura 2. Representación de la distribución geográfica de una especie hipotética. A, puntos de colecta y trazo a mano alzada en línea punteada; B, propinquidad; C, trazo individual; D, UGOs.

Figura 3. Esquemmatización de las diversidades gama, alfa y beta. A; la diversidad γ está dada, en una determinada región, por 5 especies representadas con figuras geométricas (triángulo, rombo, círculo, cuadrado y estrella). B; al subdividir el área inicial en cuatro unidades de muestreo, cada unidad obtiene un valor que equivale a la diversidad alfa ($a=3, b=2, c=2, d=4$). C; la diversidad β consiste en la diferencia de especies que hay entre las unidades de muestreo, así, aunque la diversidad α de b y c sea igual a 2 su composición es distinta.

Figura 4. Trazo individual de la sección *Parrya* de *Pinus*. Se resalta la Zona de Transición Mexicana como punto de referencia.

Figura 5. Trazo individual de la sección *Lobatae* de *Quercus*. Se resalta la Zona de Transición Mexicana como punto de referencia.

Figura 6. Once trazos generalizados formados a partir de 32 trazos individuales de *Pinus* y *Quercus*.

Figura 7. Nodos formados a partir de la intersección de 11 trazos generalizados. Se resalta la Zona de Transición Mexicana como punto de referencia.

Figura 8. Frecuencia de riqueza de especies (diversidad α) por número de OGU.

Figura 9 Riqueza de *Pinus* sección *Parrya* y *Quercus* sección *Lobatae*. OGU de 50 x 50 Km.

Figura 10. Diversidad beta (β_{sim}) del conjunto de especies de *Pinus* sección *Parrya* y *Quercus* sección *Lobatae*. OGU de 50 x 50 Km.

Figura 11. Detalle de nodos generados con el *software* TRAZOS y dos posibles nodos según el método manual (\otimes) en la FVT.

Lista de cuadros

Cuadro 1. Grupos infragenéricos de *Pinus* según Gernandt et al. (2005).

Cuadro 2. Grupos infragenéricos de *Quercus* según Nixon (1993b) y Manos et al. (1999).

Cuadro 3. Variables ambientales importantes para *Pinus*. **1**, temperatura promedio anual; **2**, oscilación diurna de la temperatura; **3**, isothermalidad; **4**, estacionalidad de la temperatura; **5**, temperatura máxima promedio del periodo más cálido; **6**, temperatura mínima promedio del periodo más frío; **7**, oscilación anual de la temperatura; **8**, temperatura promedio del trimestre más lluvioso; **9**, temperatura promedio del trimestre más seco; **10**, temperatura promedio del trimestre más cálido; **11**, temperatura promedio del trimestre más frío; **12**, precipitación anual; **13**, precipitación del periodo más lluvioso; **14**, precipitación del periodo más seco; **15**, estacionalidad de la precipitación; **16**, precipitación del trimestre más lluvioso; **17**, precipitación del trimestre más seco; **18**, precipitación del trimestre más cálido; **19**, precipitación del trimestre más frío. ^c *P. monophylla* subesp. *californiarum*, ^f *P. monophylla* subesp. *fallax*, ^m *P. monophylla* subesp. *monophylla*.

Cuadro 4. Variables ambientales importantes para *Quercus*. **1**, temperatura promedio anual; **2**, oscilación diurna de la temperatura; **3**, isothermalidad; **4**, estacionalidad de la temperatura; **5**, temperatura máxima promedio del periodo más cálido; **6**, temperatura mínima promedio del periodo más frío; **7**, oscilación anual de la temperatura; **8**, temperatura promedio del trimestre más lluvioso; **9**, temperatura promedio del trimestre más seco; **10**, temperatura promedio del trimestre más cálido; **11**, temperatura promedio del trimestre más frío; **12**, precipitación anual; **13**, precipitación del periodo más lluvioso; **14**, precipitación del periodo más seco; **15**, estacionalidad de la precipitación; **16**, precipitación del trimestre más lluvioso; **17**, precipitación del trimestre más seco; **18**, precipitación del trimestre más cálido; **19**, precipitación del trimestre más frío.

Cuadro 5. Especies que conforman los trazos generalizados. *Trazos generalizados que no formaron nodos.

Cuadro 6. Correlación de los nodos y las diversidades α y β de *Pinus* sección *Parrya* y *Quercus* sección *Lobatae*

Cuadro 7. Correlación entre las medidas de diversidad y el ambiente.

Cuadro 8. Modelos lineales generalizados. Contribución de conjunto de variables para explicar la variación geográfica de la diversidad de pinos piñoneros y encinos rojos.

Resumen

Tanto biogeógrafos como ecólogos han hecho referencia a una síntesis biogeográfica; es decir, una integración de los dos componentes de la biogeografía: el histórico y el ecológico. En un sentido semejante se ha propuesto la combinación de distintas metodologías de la biogeografía histórica para entender la evolución de las áreas en donde habitan taxones en la actualidad. Recientemente, se ha incorporado la biogeografía cladística en análisis macroecológicos. Sin embargo, la panbiogeografía, otro enfoque histórico de la biogeografía, no ha sido contemplada para analizar patrones de diversidad de especies. En esta investigación se analizan patrones areográficos, patrones de homología espacial y patrones de diversidad de especies de *Pinus* sección *Parrya* y *Quercus* sección *Lobatae*. Como hipótesis se plantea que: 1) los nodos coinciden con las zonas de alta diversidad alfa y 2) las variables ambientales, los trazos generalizados y los nodos contribuyen a explicar la variación geográfica en la diversidad alfa y beta. A partir de la información obtenida en los análisis de patrones se construyó y analizó una matriz con información ambiental, valores de recambio y riqueza de especies, presencia de trazos generalizados y nodos, así como, el número de registros para cada Unidad Geográfica Operativa (UGO) de 50 x 50 Km. Los resultados principales de los análisis llevan a concluir que los nodos panbiogeográficos están relacionados con la elevada diversidad alfa más que con la diversidad beta pero que los datos ambientales e históricos analizados en conjunto no contribuyen a explicar la diversidad β de pinos y encinos.

Palabras clave: Diversidad α , diversidad β , nodos panbiogeográficos, modelo de distribución de especies, Zona de Transición Mexicana.

Abstract

Both biogeographers and ecologists have written about biogeographical synthesis, i.e., an integration of two biogeographic components: one historical and the other ecological. In the same sense, some historical biogeography methodologies aim to understand the evolution of an area where the taxa actually live. Recently, some authors have proposed the incorporation of cladistic biogeography into macroecological analysis. However, panbiogeography, another historical biogeographical approach, is not considered in the analysis of species diversity patterns. In this work I studied and integrated areographic, spatial homology, and diversity patterns of *Pinus* (section *Parrya*) and *Quercus* (section *Lobatae*). The hypotheses are: 1) the panbiogeographic nodes coincide with high α -diversity zones, and 2) environmental variables, generalized tracks, and nodes explain the geographic variation in the α -diversity and β -diversity. From the information obtained in the analysis of three biogeography patterns a matrix was constructed that contained environmental information, turnover and richness species values, generalized tracks, and node occurrences, as well as numbers of records for each OGU (Operational Geographical Unit) with a dimension of 50 x 50 km. The main result indicates that nodes are related to high α -diversity, but environmental and historic data don't explain the β -diversity in pines and oaks.

Keywords: α -diversity, β -diversity, panbiogeographic nodes, species distribution model, section *Parrya*, section *Lobatae*, Mexican Transition Zone.

Introducción

Biogeografía: enfoques, patrones e integración

En general, la biogeografía trata sobre el estudio de la distribución geográfica de las especies. Sin embargo, varios autores delimitan los alcances de esta rama de las ciencias biológicas con ciertas precisiones. Entre ellas, la temporalidad como un elemento importante en los análisis de las áreas de distribución (Zunino y Zullini, 2003), así como la presencia de *patrones espaciales* que forman las especies y/o taxones supraespecíficos (Morrone, 2009).

Entre los patrones que se pueden analizar se encuentran los de riqueza de especies, los corológicos, los de endemidad, los de homología espacial, los de relaciones entre áreas, así como los patrones de distribución de formas de vida (Espinosa *et al.*, 2002).

Como se puede apreciar, existen diversos enfoques biogeográficos que responden a distintas preguntas en torno a la distribución geográfica de las especies u otras categorías taxonómicas. De forma pragmática estos enfoques se agrupan en dos amplias visiones: la biogeografía histórica y la biogeografía ecológica (Lomolino *et al.*, 2006). La división responde generalmente al tamaño de las dimensiones espacio-temporales en las que se realizan los estudios biogeográficos.

Ruggiero y Ezcurra (2003) hacen notar que los biogeógrafos históricos circunscriben áreas biogeográficas de forma cualitativa, mientras que los biogeógrafos ecológicos abordan, mediante análisis cuantitativos, los patrones espaciales de la distribución geográfica de las especies ligados a gradientes ambientales. Sin embargo, algunos autores concuerdan en que la división entre biogeografía histórica y biogeografía ecológica es artificial (Morrone y Crisci, 1995; Wiens y Donoghue, 2004). En este sentido, Morrone (2009) refiere que la macroecología y la filogeografía son parte de un continuo entre lo histórico y lo ecológico.

Debido a que las distribuciones actuales son el resultado de los dos componentes –el histórico y el ecológico–, en las últimas cuatro décadas, tanto ecólogos como biogeógrafos han hecho alusión a una unificación de la ecología y la historia en una sola aproximación; es decir, una integración o síntesis biogeográfica (Crovello, 1981; Brown *et al.*, 1996; Zunino y Zullini, 2003; Wiens y Donoghue, 2004; Morrone, 2007, 2009).

La integración de distintos enfoques biogeográficos encaminada en una misma aproximación es necesaria para saber cómo son las áreas de distribución de las especies y cómo éstas pueden llegar a formar patrones espaciales. Con base en esta idea, Zunino y Zullini

(2003) sostienen que “*la biogeografía es una ciencia de síntesis en la que confluyen y se integran los aspectos espaciales y temporales de la evolución*” y ante ello consideran que es “*posible y hasta necesaria la unificación (no la homologación de los distintos tópicos) de sus aspectos tanto teóricos como metodológicos*”. En relación con lo anterior, Brown *et al.* (1996) consideran conveniente la integración de los análisis históricos con los ecológicos para entender los procesos que intervienen en la distribución de las especies.

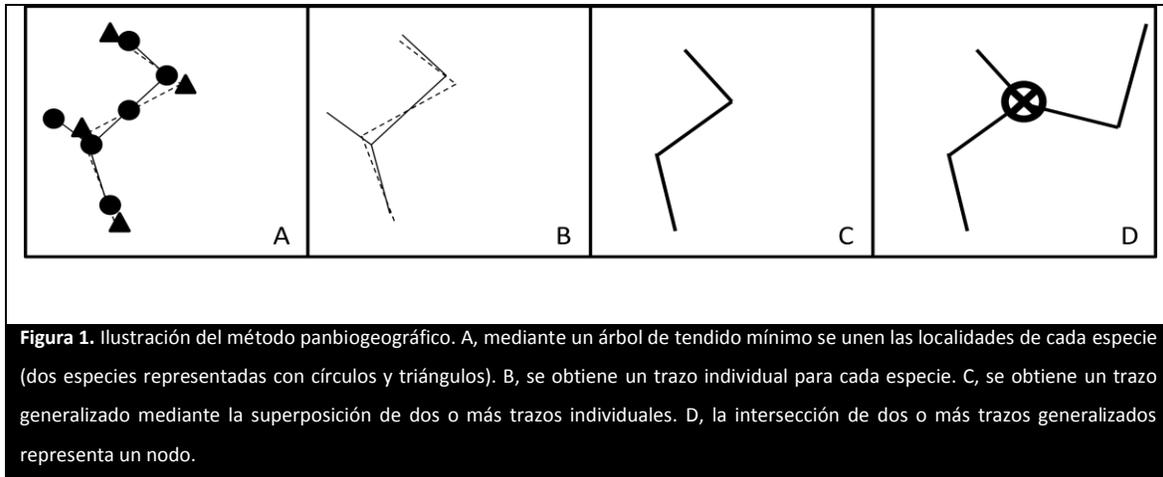
Además, para llegar a una aproximación de la integración metodológica es necesario profundizar términos como las *biotas* (Morrone, 2014), las unidades de análisis (Crovello, 1981) o la *historia*. Particularmente, Brown (2003) refiere que hay dos fenómenos asociados al concepto de *historia* en biogeografía: la *historia del lugar* y la *historia del linaje*. Ambos aspectos influyen en los rangos geográficos actuales de las especies (Brown *et al.*, 1996) y por tanto en los patrones espaciales que conforman.

De esta manera, las filogenias de los grupos taxonómicos son vistas como una forma de integrar la *historia del linaje* en estudios ecológicos a nivel de comunidades (Webb *et al.*, 2002; Gerhold *et al.*, 2008; Cavender-Bares *et al.*, 2009) y son el modo de abordar análisis integrales en niveles macroecológicos. Consiguientemente, Wiens y Donoghue (2004) y Beck *et al.* (2012) han propuesto incorporar información proveniente de la biogeografía histórica – especialmente de la biogeografía cladística– en análisis macroecológicos para observar los efectos históricos (*historia del lugar*) en los patrones de diversidad, por ejemplo, en los gradientes latitudinales. Sin embargo, otros enfoques basados esencialmente en datos espaciales, como la panbiogeografía (Croizat, 1958; Grehan, 2001), no han sido incluidos en análisis de la biogeografía ecológica.

Biogeografía de la vicarianza: panbiogeografía

La biogeografía cladística, expresamente propuesta por Wiens y Donoghue (2004) para integrarla en análisis macroecológicos, tiene sus orígenes en la panbiogeografía cuando Platnick y Nelson retomaron las ideas de Léon Croizat en 1977 y las empataron con la sistemática filogenética de Hennig (Morrone, 2000). Ambos enfoques biogeográficos parten del supuesto que la vicarianza es el proceso que explica la distribución de las especies. La diferencia radica en que la biogeografía cladística emplea información filogenética mientras que la panbiogeografía tiene la información espacial como prioridad y punto de partida.

Grehan (2001) aborda las distintas técnicas en las que se destacan los tres conceptos básicos de la panbiogeografía, a saber, el trazo individual, el trazo generalizado y el nodo (figura 1). Se puede decir que el trazo individual es el elemento básico de la panbiogeografía, así como la Unidad Geográfica Operativa lo es para la biogeografía cuantitativa propuesta por Crovello (1981); ambos elementos son indispensables para iniciar el análisis respectivo.



El *trazo individual*, en la práctica, es la unión de los puntos de presencia geográfica de un taxón, generalmente, mediante un árbol de tendido mínimo. Las líneas formadas, en palabras de Craw *et al.* (1999), “*dan forma o expresión al espacio y tiempo que necesariamente intervienen entre las localidades disyuntas*”.

Cuando dos o más trazos individuales se superponen, se obtiene un patrón llamado *trazo generalizado*. Morrone (2014) apunta que los trazos generalizados representan biotas. Estos conforman una primera hipótesis de homología biogeográfica; es decir, la historia de un conjunto de taxones en un lugar. Posteriormente, esta primera hipótesis, puede ser contrastada con un análisis de biogeografía cladística, esto es, una segunda hipótesis de homología biogeográfica (Morrone, 2009).

Por último, el *nodo* se obtiene cuando hay intersección o confluencia de dos o más trazos generalizados. Los nodos obtenidos con el método panbiogeográfico se caracterizan, entre otras cosas, por ser zonas de endemismo y/o de alta diversidad, según Heads (2004).

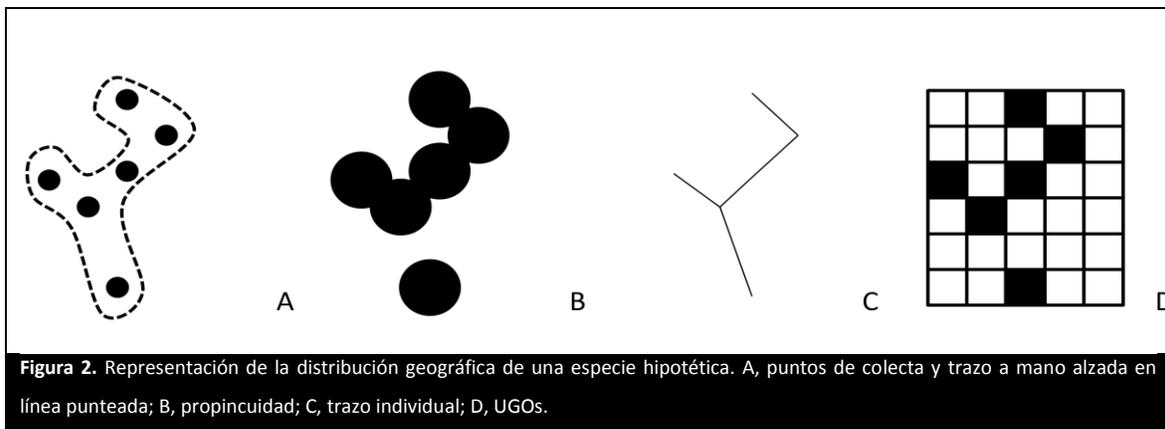
El área de distribución geográfica

Aunque uno de los puntos importantes de la panbiogeografía es dar prioridad al espacio geográfico a través de los trazos, estos carecen de área. De forma aparentemente sencilla se puede decir que la *areografía* o corología es el estudio de las áreas de distribución de los taxones (subespecies, especies, géneros, familias, etc.), es decir, el objetivo de la areografía es describir y analizar la forma y tamaño de tales áreas (Rapoport, 1975).

De acuerdo con Zunino y Palestrini (1991) el área de distribución de una especie es *“aquella fracción del espacio geográfico donde tal especie está presente e interactúa en forma no efímera con el ecosistema”*.

Entonces, el área de distribución al ser la proyección geográfica de una especie tiene propiedades ontológicas y genealógicas (Zunino, 2000).

Los primeros intentos por determinar la distribución geográfica de una especie estuvieron basados en los puntos de colecta, el taxónomo delineaba a mano alzada, o “a ojo”, áreas que englobaran tales puntos proyectados sobre un mapa. Sin embargo, existen otros métodos (figura 2) como la propincuidad media (Rapoport, 1975), el trazo individual (Craw et al., 1999), el uso de UGOs en forma de rejillas (Crovello, 1981) o los modelos espaciales (Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011).



Zunino y Zullini (2003) destacan al clima, sobre todo a las variaciones de la temperatura a lo largo del día y las estaciones, como uno de los principales factores que condicionan la extensión y forma del área de distribución. Aunado a esto, Brown (2003) escribe que los

límites de las distribuciones de las especies reflejan la variación en el ambiente abiótico. Al respecto, los típicos modelos de nicho ecológico han sido tomados como la nueva forma de representar las distribuciones de las especies. Sin embargo, Peterson y Soberón (2012) hacen una diferenciación entre los modelos de distribución de especies y los modelos de nicho ecológico a través de un diagrama de Venn que incorpora aspectos bióticos, abióticos y de movilidad de las especies (Soberón y Peterson, 2005), conocido como el “diagrama BAM” (Biótico-Abiótico-Movilidad).

De manera general, la relación espacial entre dos áreas de distribución puede ser de simpatría o alopatría; es decir que comparten toda (o parte de) su área de distribución o que son disyuntas, respectivamente.

Biodiversidad y sus componentes α y β

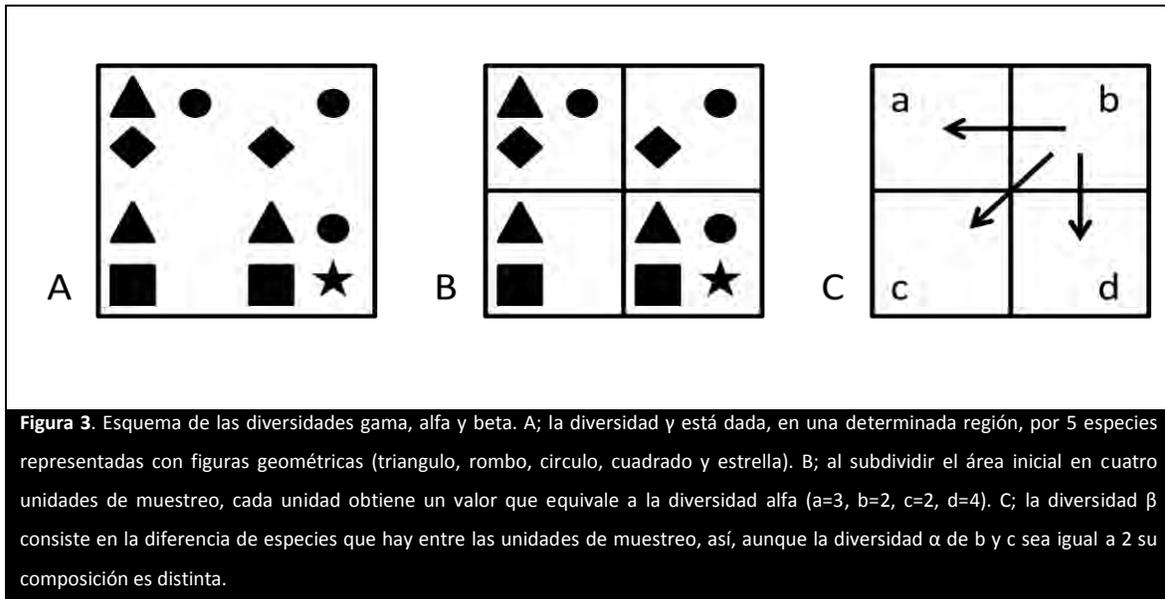
Dentro de los distintos campos de la biología se ha difundido el término *diversidad biológica* – o su sinónimo: *biodiversidad*–. Según el Convenio sobre la Diversidad Biológica (CBD, por sus siglas en inglés; ONU, 1992), la *biodiversidad* es:

la variabilidad de organismos vivos de cualquier fuente, incluidos, entre otras cosas, los ecosistemas terrestres y marinos y otros ecosistemas acuáticos, y los complejos ecológicos de los que forman parte; comprende la diversidad dentro de cada especie, entre las especies y de los ecosistemas.

Armsworth *et al.* (2004) retoman el concepto de la CBD y refieren que la biodiversidad en el nivel de especie generalmente es cuantificada como riqueza y abundancia de un grupo taxonómico más que el total de especies en un sitio, mientras que la biodiversidad en términos de comunidades está dada por las consecuencias de las interacciones, por ejemplo, la diferencia de abundancia de especies entre distintas asociaciones vegetales.

Tiempo atrás, al estudiar la vegetación de las montañas Siskiyou en el oeste de los Estados Unidos, Whittaker (1960) propuso que la diversidad tiene distintos componentes, estos son, las diversidades alfa (α), beta (β) y gama (γ). En términos sencillos la *diversidad* γ es la riqueza de especies presente en un área determinada (una ladera, una región biogeográfica o una entidad federativa), dicha área está compuesta por subunidades (cuadrantes en la ladera, provincias biogeográficas y municipios, para efectos de los ejemplos anteriores) y el

número de especies que contienen se denomina *diversidad α* . Por último, la diferencia de especies o recambio que hay entre las distintas subunidades es la *diversidad β* (figura 3). Armsworth *et al.* (2004) destacan que las medidas de diversidades α , β y γ tienen sentido en un contexto de escalas espaciales.



Diversidad alfa

Brown (2003) destaca que en macroecología hay dos patrones generales; es decir, fenómenos que se repiten para varios grupos taxonómicos. Estos son la distribución de frecuencias de los tamaños entre las especies y el gradiente latitudinal de la diversidad de especies. Por otra parte Halffter y Moreno (2005) refieren que la riqueza de especies se puede estudiar, ya sea como parámetro para analizar la estructura y funcionamiento de una comunidad (ecología mecanicista) o como especies que coexisten, resultado de la evolución, y determinan las características de los ensambles, sin importar cuáles especies son las trascendentales en la estructura (macroecología).

Desde el punto de vista de la biogeografía cuantitativa, Murguía y Rojas (2003) destacan que la diversidad α es definida como el número de especies presentes en una UGO y la diversidad α promedio se puede ser calculada con la diversidad α de cada una.

La diversidad α promedio no es la única medida de riqueza de especies que se puede obtener. Halffter y Moreno (2005) consideran también a la diversidad α puntual y la

diversidad α acumulada –además de la diversidad α promedio–. Así, la diversidad α puntual se refiere al número de especies que hay en un punto determinado dentro de una comunidad, mientras que la diversidad α acumulada tiene que ver con el número de especies de un punto y lapso determinados. No obstante, son varios los trabajos que retoman el sentido de la diversidad alfa no en el contexto de la comunidad sino en el de las UGOs que representan la distribución geográfica de varios grupos taxonómicos como agaváceas (García-Mendoza, 1995), leguminosas (Garcillán *et al.*, 2003) y mamíferos (Escalante *et al.*, 2002; Ramos-Vizcaíno, 2007), por citar algunos.

Diversidad beta

Desde la propuesta de Whitaker en 1960 hasta la actualidad, el concepto de diversidad β ha sido aplicado e interpretado de distintas maneras, Calderón-Patrón *et al.* (2012) hacen una revisión de ello.

Así como hay diferentes formas de concebir a la diversidad β existen también varios índices para cuantificarla. Koleff (2003) analiza 24 de ellos y los agrupa en: medidas de continuidad y pérdida, medidas de gradientes de riqueza de especies, medidas de continuidad y, medidas de ganancia y pérdida.

Los índices de diversidad β , de acuerdo con Wilson y Shmida (1984), deben cumplir algunas características, entre ellas poseer la propiedad de aditividad, ser independientes de la diversidad α , así como, ser independientes del sobre-muestreo.

Generalmente el *recambio de especies* se toma como sinónimo de diversidad β ; sin embargo, es Baselga (2010) quien hace una aclaración y expone que el recambio, junto con el anidamiento, es un componente de la diversidad β .

Con respecto al estudio de la biodiversidad a través de sus componentes, Arita y Rodríguez (2003) sugieren que un análisis de patrones y procesos de diversidad regional se puede obtener mediante la examinación no sólo de su componente local sino también de su recambio. Wilson y Shmida (1984) lo manifiestan de forma similar: *“beta diversity and alpha diversity together measure the overall diversity or biotic heterogeneity of an area”*

Pinos y encinos: aspectos de su diversidad y biogeografía

Los géneros *Pinus* y *Quercus* constituyen parte de los principales tipos de bosques en México como los bosques de coníferas, los bosques de encinos y los bosques de pino-encino, pero también son elementos importantes en zonas xéricas en donde prosperan los matorrales de *Pinus* (Rzedowski, 2006).

Alrededor de 100 especies hacen que *Pinus* sea el género de la familia Pinaceae con mayor distribución geográfica y número de especies (Farjon, 1996). Gernandt y Pérez de la Rosa (2013) reconocen 57 taxones de *Pinus* distribuidos en México. Los pinos forman un grupo monofilético de gimnospermas (Gernandt *et al.*, 2005) de origen laurásico, distribuido en el hemisferio norte (Critchfield y Little, 1966).

Cuadro 1. Grupos infragenéricos de *Pinus* según Gernandt *et al.* (2005).

Género	Subgénero	Sección	Subsección
<i>Pinus</i>	<i>Pinus</i>	<i>Trifoliae</i>	<i>Australes</i> <i>Ponderosae</i> <i>Contortae</i>
		<i>Pinus</i>	<i>Pinus</i> <i>Pinaster</i>
	<i>Strobis</i>	<i>Quinquefoliae</i>	<i>Strobis</i> <i>Krempfianae</i> <i>Gerardianae</i>
		<i>Parrya</i>	<i>Cembroides</i> <i>Balfourianae</i> <i>Nelsoniae</i>

Morfológicamente, los pinos se concentran en dos grandes grupos, *Haploxyylon* y *Diploxyylon*, que corresponden a los subgéneros *Strobis* y *Pinus*, respectivamente (Farjon, 1996). De acuerdo con Farjon y Styles (1997), las especies del subgénero *Strobis* (comúnmente llamados pinos blandos, por ejemplo, *Pinus cembroides*) tienen un haz vascular por hoja, madera ligera y clara, sus anillos de crecimiento muestran una transición gradual de las zonas más tempranas a las más recientes, tienen pocos ductos de resina y traqueidas con paredes lisas; mientras que el subgénero *Pinus* (pinos duros, por ejemplo, *Pinus leiophylla*) se

caracteriza por tener dos haces vasculares por hoja, madera dura y oscura, los anillos de crecimientos son mucho más claros para diferenciar las zonas más recientes de las antiguas, hay presencia de numerosos ductos de resina y traqueidas radiales dentadas.

Por debajo de estos dos grupos, Gernandt *et al.* (2005) han propuesto una clasificación del género basada en morfología y secuencias de DNA ribosomal y DNA de cloroplasto, en la que reconocen 2 subgéneros, 4 secciones y 11 subsecciones. Particularmente, las subsecciones *Cembroides*, *Balforiana* y *Nelsonia* pertenecen a la sección *Parrya*, una de las dos secciones del subgénero *Strobus* como se observa en el Cuadro 1.

Los pinos de la sección *Parrya* comprenden cerca de 12 especies endémicas de América del Norte. Con la excepción de *P. rzedowskii* (subsección *Cembroides*) y las 3 especies de la subsección *Balfouriana* (*P. aristata*, *P. longeva*, y *P. balfouriana*), poseen semillas grandes que carecen de alas funcionales para la dispersión por viento (Gernandt *et al.*, 2005; 2007), y tienen traqueidas radiales lisas y células radiales con pequeños orificios (Mirov, 1967).

Al igual que *Pinus* en la familia Pinaceae, *Quercus* es el género más diverso y con mayor distribución geográfica de Fagaceae. Se desconoce el número preciso de especies; sin embargo, hay alrededor de 450 distribuidas en el hemisferio norte, con la excepción de *Q. humboldtii* en Colombia (Nixon, 1993a). Entre 200 y 250 especies se encuentran en América (Nixon, 1993b) de éstas más de 150 están distribuidas en México (Valencia, 2004).

Dentro del género *Quercus* se distinguen tres secciones: *Lobatae* (encinos rojos), *Protobalanus* (encinos intermedios) y *Quercus* (encinos blancos) (Manos *et al.*, 1999). Estas tres secciones se encuentran dentro del subgénero *Quercus* (cuadro 2).

Cuadro 2. Grupos infragenéricos de *Quercus* según Nixon (1993b) y Manos *et al.* (1999).

Género	Subgénero	Sección
<i>Quercus</i>	<i>Cyclobalanopsis</i>	
	<i>Quercus</i>	<i>Lobatae</i> <i>Protobalanus</i> <i>Quercus</i>

En *Cyclobalanopsis* los estigmas son capitados a subcapitados o discoides, los estilos generalmente rollizos sin canal estigmatico adaxial y las escamas de la cúpula en anillos

concéntricos o en espiral (Nixon, 1993b). Por otro lado, el subgénero *Quercus* se caracteriza por tener estigmas usualmente amplios linealmente o muy amplios, estilos acanalados, o con una corta ranura estigmática que se extiende desde el estigma y las escamas de varias cúpulas están arregladas imbricadamente y libres.

En general, los encinos blancos predominan en zonas secas de México más que las otras dos secciones. No obstante, especies de encinos rojos pueden estar en áreas relativamente secas (Nixon, 1993a). De las 162 especies de *Quercus* que Valencia (2004) reconoce para México, 76 pertenecen a la sección *Lobatae*. Las características de esta sección son que sus especies tienen la base pistilada del perianto libre, los estilos usualmente son elongados y linealmente ampliados, el endocarpo siempre es tomentoso, las escamas de la cúpula son planas y los dientes de las hojas, si presentan, son aristados o espinosos, raramente mucronados (Nixon, 1993b).

La biogeografía de ambos grupos, pinos y encinos, se ha tratado por separado en diversos tópicos, desde la delimitación de áreas de distribución a mano alzada de las especies de *Pinus* (Farjon *et al.*, 1997) hasta análisis de riqueza y endemismo en especies de encinos rojos (Torres-Miranda, 2011).

Desde un enfoque dispersalista se ha propuesto que ya en América, los pinos migraron hacia el sur durante el Cretácico y Paleógeno, y en México se adaptaron a las diversas condiciones físicas y climáticas que dieron paso a su diversificación (Perry *et al.*, 1998), tales adaptaciones permitieron a los pinos establecerse en ambientes más cálidos y secos de latitudes más bajas (Farjon, 1996). Así, en la actualidad los pinos de la sección *Parrya* se distribuyen desde el suroeste de los Estados Unidos hasta el centro de México (Malusa, 1992). De igual forma, los encinos que sobrevivieron al cambio climático del Terciario, ahora dominan en áreas boscosas de México y Estados Unidos (Nixon, 1993a).

Tanto pinos piñoneros como algunos encinos rojos habitan en zonas semiáridas y su distribución sobrepasa las fronteras políticas de México, ya que las especies de estos géneros encontraron en esas latitudes un centro secundario de diversificación (Manos *et al.*, 1999; Gernandt y Pérez de la Rosa, 2013).

En el presente trabajo se hace un análisis biogeográfico de los pinos piñoneros y aquellos encinos rojos que tienen algún grado de simpatria con los pinos. El estudio comprende tres patrones biogeográficos (patrones corológicos, patrones de homología espacial y patrones de diversidad) para representar su área de distribución y detectar si la variación geográfica de la diversidad se relaciona con su ambiente e historia.

Hipótesis

Distintos factores –históricos y ecológicos– han moldeado las áreas de distribución de las especies y por tanto los patrones que muestran en conjunto. En este sentido:

- Los nodos se relacionan con las zonas de alta diversidad alfa.
- Las variables ambientales, los trazos generalizados y los nodos contribuyen a explicar la variación geográfica en la diversidad alfa y beta.

Objetivos

Objetivo general

Analizar la variación geográfica de la diversidad de *Pinus* sección *Parrya* y *Quercus* sección *Lobatae* y su relación con el ambiente y los patrones de homología espacial.

Objetivos particulares

- Determinar la distribución geográfica de las especies.
- Identificar patrones de homología espacial.
- Estimar los componentes alfa y beta de la diversidad.
- Abordar una integración biogeográfica.

Materiales y Métodos

Selección de taxones

Existen discrepancias entre los taxónomos en cuanto al reconocimiento de especies dentro de *Pinus* sección *Parrya*, así como de sus relaciones filogenéticas (Malusa, 1992; Farjon y Styles, 1997; Gernandt *et al.*, 2005, 2007). Aquí se consideran los taxones siguiendo la propuesta de Gernandt *et al.* (2005) pero se toman en cuenta las siguientes excepciones: se incluye a *P. lagunae* (Rob.-Pass.) Passini como una especie independiente, la cual es considerada por

Malusa (1992) y Farjon y Styles (1997) como una subespecie de *P. cembroides*, y se analizan las tres subespecies de *P. monophylla* por separado (Zavarin *et al.*, 1990; Price *et al.*, 2000; Cole *et al.*, 2008).

Para la selección de las especies de *Quercus* se tomó en cuenta el estudio de Valencia (2004). Se eligieron los encinos solamente de la sección *Lobatae* que están dentro de 20 km a la redonda de cada uno de los registros de los pinos de la sección *Parrya*.

Base de datos

A través de las bases de datos del proyecto JM010 “Distribución potencial de *Pinus* y *Quercus* en México” de CONABIO, datos del Dr. David S. Gernandt y del portal de Intermountain biota (<http://intermountainbiota.org/portal/collections/index.php>; 11 de marzo de 2013, último acceso), se obtuvieron registros de las colecciones ANSM, ARIZ, ASC, ASU, BANGEV, BCMEX, BH, CNFL, CHAP, CHAPA, CIIDIR, COCHISE, CS, DES, ENCB, ENLC, F, FLD, FLFO, GBH, GNNP, GH, GILA, HCIB, HNT, HUAZ, IBUG, IEB, INIF, KHD, LL, MESA, MEXU, MNA, NMC, NMCR, NY, OAX, RM, RMBL, SD, SEINet, SJNM, SNM, Sonoran Atlas, SUU, SWRS, TES, TEX, TSJC, UC, UCR, UNL, USON, UT, UTC, UVSC, WSC y XAL.

Se excluyeron los registros cuya distribución espacial no coincidiera con lo referido por Mastrogiuseppe y Mastrogiuseppe (1980), Zavarin *et al.* (1990), Zavarin y Snajberk (1986), Snajberk y Zavarin (1986), Zavarin y Snajberk (1987), Farjon y Styles (1997), Malusa (1999), Cuenca *et al.* (2003), Cole *et al.* (2008), Valencia (2004) y Villareal *et al.* (2009); asimismo, se agregaron registros de dichos autores y de González-Elizondo *et al.* (2011). Aunado a esto se asignaron coordenadas geográficas a los registros que no presentaron tal dato, siempre y cuando tuvieran información suficiente para ubicarlos geográficamente. Al final se logró organizar una base de datos con 13491 registros de 49 taxones.

Patrones areográficos

Se elaboraron modelos de distribución de especies (SDM, por sus siglas en inglés) para cada uno de los 49 taxones. Con la idea de incluir la movilidad (M) de las especies (Soberón y Peterson, 2005; Peterson y Soberón, 2012) se generó un árbol de tendido mínimo (trazo individual) para cada una con sus registros.

Los SDM se generaron en dos fases. Primero se obtuvieron los modelos espaciales con el programa Maxent versión 3.3.3k (Phillips *et al.*, 2006), el conjunto de 19 parámetros climáticos de “WorldClim” (Hijmans *et al.*, 2005; <http://www.worldclim.org/>) y las siguientes especificaciones: “Do jackknife to measure variable importance”; “Random test percentage”, 25; “Extrapolate”, no; “Do clamping”, no; “Maximum iterations”, 1000. De este primer paso se obtuvieron las variables climáticas importantes para cada especie.

Posteriormente, se volvió a correr el programa para obtener los modelos finales. En la segunda vez se utilizaron las mismas especificaciones descritas arriba y solamente las variables climáticas importantes para cada taxón. Las capas climáticas con las que se corrió el programa fueron recortadas según la M de la especie; es decir, con eco-regiones de la World Wild Foundation (Commission for Environmental Cooperation, 2009; <http://www.cec.org/naatlas/>) seleccionadas por el trazo individual.

Patrones de homología espacial

Se obtuvieron trazos individuales para cada género y cada una de sus especies con la extensión TRAZOS 2004® (Rojas, 2004) en el Sistema de Información Geográfica (SIG) Arcview 3.1., a partir de sus registros puntuales.

A continuación, se seleccionaron todos los trazos individuales de las especies que compartieran parte y forma de su distribución espacial y se aplicó el comando *trazo generalizado*.

Ya formados los trazos generalizados se seleccionaron todos y se usó el comando *nodos* para encontrar los puntos de intersección entre las poli-líneas que representan a los distintos componentes bióticos.

Patrones de diversidad

Unidades Geográficas Operativas

Se generaron cuadros de 50 km de latitud y longitud en el área de distribución de los taxones (desde el suroeste de EUA hasta Centroamérica) en una proyección Mollweide. Posteriormente, se creó un punto en el centro de la cada UGO con el cual se extrajeron los datos de 19 variables climáticas de WorldClim.

Diversidad alfa

Para determinar la riqueza de especies se superpusieron los registros de la base de datos con las UGO y se cuantificó el número de especies presentes en cada cuadro.

Diversidad beta

El recambio de especies se calculó entre todas las UGO con el índice β_{sim} mediante el script betapart (Baselga y Orme, 2012) para R-3.0.2. Este índice no es afectado por la diversidad α y es considerado una medida de ganancia y pérdida (Koleff, 2003); es decir, cuantifica el recambio de especies.

Análisis de patrones biogeográficos

Matriz de datos

Se estructuró una matriz con datos correspondientes a cada UGO con la siguiente información: diversidad α , diversidad β , nodos, trazos generalizados, variables climáticas, latitud y altitud. Tanto trazos generalizados como nodos fueron codificados como “1” y “0” que representan presencia y ausencia en las UGO, respectivamente. El resto de las variables son continuas.

De este modo, la riqueza y el recambio de especies corresponden a los patrones de diversidad, es decir, un enfoque de la biogeografía ecológica; el número de trazos generalizados y nodos representan la parte de la biogeografía histórica; las variables climáticas son una parte del ambiente actual; mientras que la altitud y latitud representan aspectos de la geografía.

Análisis estadístico

Se llevaron a cabo dos análisis de correlación: uno de los nodos y diversidades α y β para determinar si las diversidades están relacionadas entre ellas y con los nodos y, otro de las variables climáticas para disminuir la multicolinealidad. Un tercer análisis de correlación se realizó para verificar que las variables ambientales no se correlacionaran con los valores de diversidad α y β . En todos los casos se usó el coeficiente de correlación de Spearman.

Las variables climáticas menos relacionadas fueron las que representaron el factor ambiental para analizar las diversidades α y β .

Posteriormente, se realizaron modelos lineales generalizados en donde las variables de respuesta fueron las diversidades α y β y, las variables predictivas fueron los nodos, los trazos generalizados, el ambiente y la geografía. Con las variables predictivas se construyeron 5 modelos explicativos para cada variable dependiente (ver resultados). Se utilizó una distribución de Poisson y una función de enlace logarítmica.

Los modelos se evaluaron con el Criterio de Información de Akaike (AIC) el cual valora el ajuste del modelo a los datos, los valores menores del AIC indican que el ajuste es mejor.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el paquete SAM v4.0 (Spatial Analysis in Macroecology; Rangel *et al.*, 2010).

Resultados

Patrones areográficos

Se generaron 49 SDM (anexo). Cabe notar que al superponer los trazos de las especies con su respectivo modelo de distribución potencial, la mayoría quedan circunscritos al modelo espacial en donde la probabilidad de presencia es mayor. Ejemplo de ello son *Q. laurina*, *Q. crassipes*, *P. balfouriana*, *P. nelsonii*, *Q. conzattii* y *Q. gentryi* (anexo A1, A12 y A15).

Para algunas otras especies, como *P. maximartinezii* (anexo A13) o *Q. cupreata* (anexo A8), su distribución potencial está generalizada en la eco-región elegida como la M y no muestra congruencia alguna con el trazo individual.

Cuadro 3. Variables ambientales importantes para *Pinus*. **1**, temperatura promedio anual; **2**, oscilación diurna de la temperatura; **3**, isothermalidad; **4**, estacionalidad de la temperatura; **5**, temperatura máxima promedio del periodo más cálido; **6**, temperatura mínima promedio del periodo más frío; **7**, oscilación anual de la temperatura; **8**, temperatura promedio del trimestre más lluvioso; **9**, temperatura promedio del trimestre más seco; **10**, temperatura promedio del trimestre más cálido; **11**, temperatura promedio del trimestre más frío; **12**, precipitación anual; **13**, precipitación del periodo más lluvioso; **14**, precipitación del periodo más seco; **15**, estacionalidad de la precipitación; **16**, precipitación del trimestre más lluvioso; **17**, precipitación del trimestre más seco; **18**, precipitación del trimestre más cálido; **19**, precipitación del trimestre más frío. ^c *P. monophylla* subesp. *californiarum*, ^f *P. monophylla* subesp. *fallax*, ^m *P. monophylla* subesp. *monophylla*.

Taxón	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>P. aristata</i>		x			x	x	x			x					x				x
<i>P. balfouriana</i>					x			x			x				x			x	x
<i>P. cembroides</i>			x	x	x		x		x			x		x		x			x
<i>P. culminicola</i>				x	x	x			x					x	x				
<i>P. discolor</i>	x		x	x		x		x			x	x		x				x	x
<i>P. edulis</i>	x	x	x	x				x		x	x	x			x	x	x	x	x

Continuación...

Taxón	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>P. lagunae</i>		x			x	x								x	x	x			
<i>P. longaeva</i>	x				x			x	x	x	x					x			
<i>P. maximartinezii</i>				x		x									x	x			
<i>P. monophylla</i> ^c						x		x					x	x					x
<i>P. monophylla</i> ^f	x			x		x			x		x			x	x	x		x	x
<i>P. monophylla</i> ^m				x				x	x			x		x		x	x	x	x
<i>P. nelsonii</i>		x	x	x		x							x		x	x	x		
<i>P. pinceana</i>		x	x	x		x							x		x		x		x
<i>P. quadrifolia</i>							x	x				x		x	x	x		x	x
<i>P. remota</i>		x		x	x	x			x		x		x		x		x	x	x
<i>P. rzedowskii</i>	x		x	x				x							x	x	x	x	

El estimador Jackknife, en la primera ejecución de Maxent, muestra que el conjunto de las 19 variables climáticas no son importantes para la distribución en cada una de las especies. En otras palabras, cada taxón responde a un grupo de variables específicas como se muestra en el cuadro 3 para *Pinus* y en el cuadro 4 para *Quercus*.

Cuadro 4. Variables ambientales importantes para *Quercus*. **1**, temperatura promedio anual; **2**, oscilación diaria de la temperatura; **3**, isothermalidad; **4**, estacionalidad de la temperatura; **5**, temperatura máxima promedio del periodo más cálido; **6**, temperatura mínima promedio del periodo más frío; **7**, oscilación anual de la temperatura; **8**, temperatura promedio del trimestre más lluvioso; **9**, temperatura promedio del trimestre más seco; **10**, temperatura promedio del trimestre más cálido; **11**, temperatura promedio del trimestre más frío; **12**, precipitación anual; **13**, precipitación del periodo más lluvioso; **14**, precipitación del periodo más seco; **15**, estacionalidad de la precipitación; **16**, precipitación del trimestre más lluvioso; **17**, precipitación del trimestre más seco; **18**, precipitación del trimestre más cálido; **19**, precipitación del trimestre más frío.

Taxón	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Q. acherdophylla</i>				x					x	x			x	x				x	x
<i>Q. acutifolia</i>				x		x	x			x					x		x		x
<i>Q. affinis</i>			x	x	x	x	x		x		x			x	x				
<i>Q. alboncincta</i>		x	x	x				x		x	x		x		x	x		x	x
<i>Q. canbyi</i>		x		x			x		x			x		x	x	x	x		x
<i>Q. candicans</i>			x	x	x	x	x			x					x	x			
<i>Q. castanea</i>			x	x		x		x		x			x		x				
<i>Q. coahuilensis</i>				x	x		x					x		x					x
<i>Q. coccolobifolia</i>		x	x	x				x		x		x			x		x	x	x
<i>Q. conspersa</i>				x		x	x	x		x	x				x				
<i>Q. conzattii</i>	x	x	x	x		x	x	x	x					x	x	x		x	x
<i>Q. crassifolia</i>			x		x	x	x			x				x	x				
<i>Q. crassipes</i>		x	x	x	x		x			x					x				x
<i>Q. cupreata</i>				x			x		x		x	x				x			x

Continuación...

Taxón	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Q. devia</i>		x			x	x							x	x	x	x			
<i>Q. durifolia</i>			x	x		x			x	x					x	x		x	
<i>Q. eduardi</i>		x	x	x			x			x					x				
<i>Q. elliptica</i>				x		x	x			x	x		x		x	x		x	x
<i>Q. emoryi</i>	x		x	x		x			x		x	x	x	x				x	x
<i>Q. flocculenta</i>				x	x				x	x		x			x				x
<i>Q. fulva</i>	x		x	x				x		x					x			x	x
<i>Q. galeanensis</i>				x		x			x					x		x	x	x	
<i>Q. gentryi</i>			x	x		x	x			x					x	x			x
<i>Q. grahamii</i>		x	x	x		x													x
<i>Q. gravesii</i>		x		x		x	x		x			x			x		x		x
<i>Q. hintonii</i>				x		x		x							x	x		x	x
<i>Q. hintoniorum</i>		x	x	x	x	x	x		x				x		x				
<i>Q. hypoleucoides</i>			x	x		x		x			x	x		x	x		x	x	x
<i>Q. hypoxantha</i>		x		x	x				x				x		x		x		x
<i>Q. laurina</i>				x	x	x	x			x					x				

En el caso de los pinos se puede ver, por ejemplo, que el número de variables es semejante entre dos subespecies de *P. monophylla*: *P. monophylla* subesp. *fallax* y *P. monophylla* subesp. *monophylla* con 10 y 9 variables, respectivamente, de las cuales comparten 6 (cuadro 3). En el caso de *P. monophylla* subesp. *californiarum* 5 variables ambientales son las importantes. La precipitación del periodo más seco y la precipitación del trimestre más cálido son las variables que comparten las 3 subespecies de *P. monophylla*.

Incluso las variables son distintas, tanto en tipo como en número, en el resto de los “verdaderos piñoneros” –como los denominó Malusa (1990) –, incluyendo a *P. lagunae* (6 variables importantes) estos son: *P. quadrifolia* (8), *P. culminicola* (7), *P. discolor* (11), *P. johannis* (8), *P. remota* (11), *P. cembroides* (9) y *P. edulis* (12), ver cuadro 3. Para la mayoría de estas especies, la estacionalidad de la temperatura (excepto *P. lagunae* y *P. quadrifolia*) y la estacionalidad de la precipitación (excepto para *P. cembroides* y *P. discolor*) son importantes.

Además, la temperatura promedio del trimestre más cálido y la precipitación del periodo más lluvioso son las variables con menos frecuencia en la sección *Parrya*.

Quercus grahamii es la especie de encino que tiene menos variables importantes (5). En contraparte *Q. conzattii* resultó con 13 de las 19 variables de WorldClim (cuadro 4).

Por otro lado, en los encinos, la estacionalidad de la temperatura fue la más frecuente, ya que para 29 especies es importante y la temperatura promedio anual solamente es considerada por cuatro encinos (cuadro 4).

Patrones de homología espacial

Se realizaron 51 trazos individuales, 18 corresponden a taxones de *Pinus*, 31 de *Quercus* (anexo), así como, un trazo para cada género (figuras 4 y 5). Treinta y seis trazos individuales (12 pinos y 24 encinos) formaron 11 trazos generalizados (figura 6) y de estos 9 contribuyeron a la formación de nodos (figura 7) representados por 180 intersecciones.

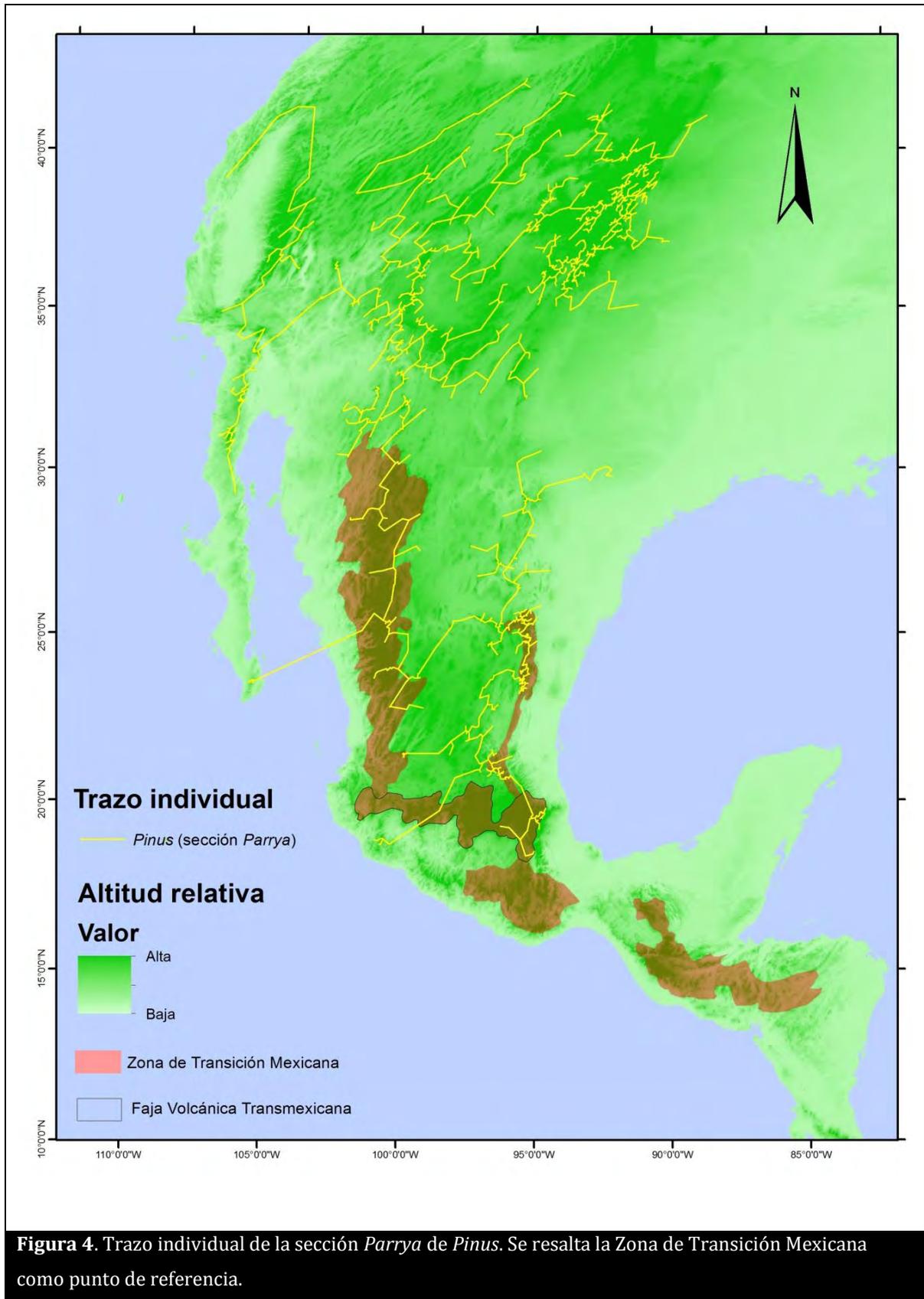
Cuatro trazos generalizados se crearon con especies de *Quercus*, 2 con especies de *Pinus* y 5 con especies de ambos géneros (Cuadro 5).

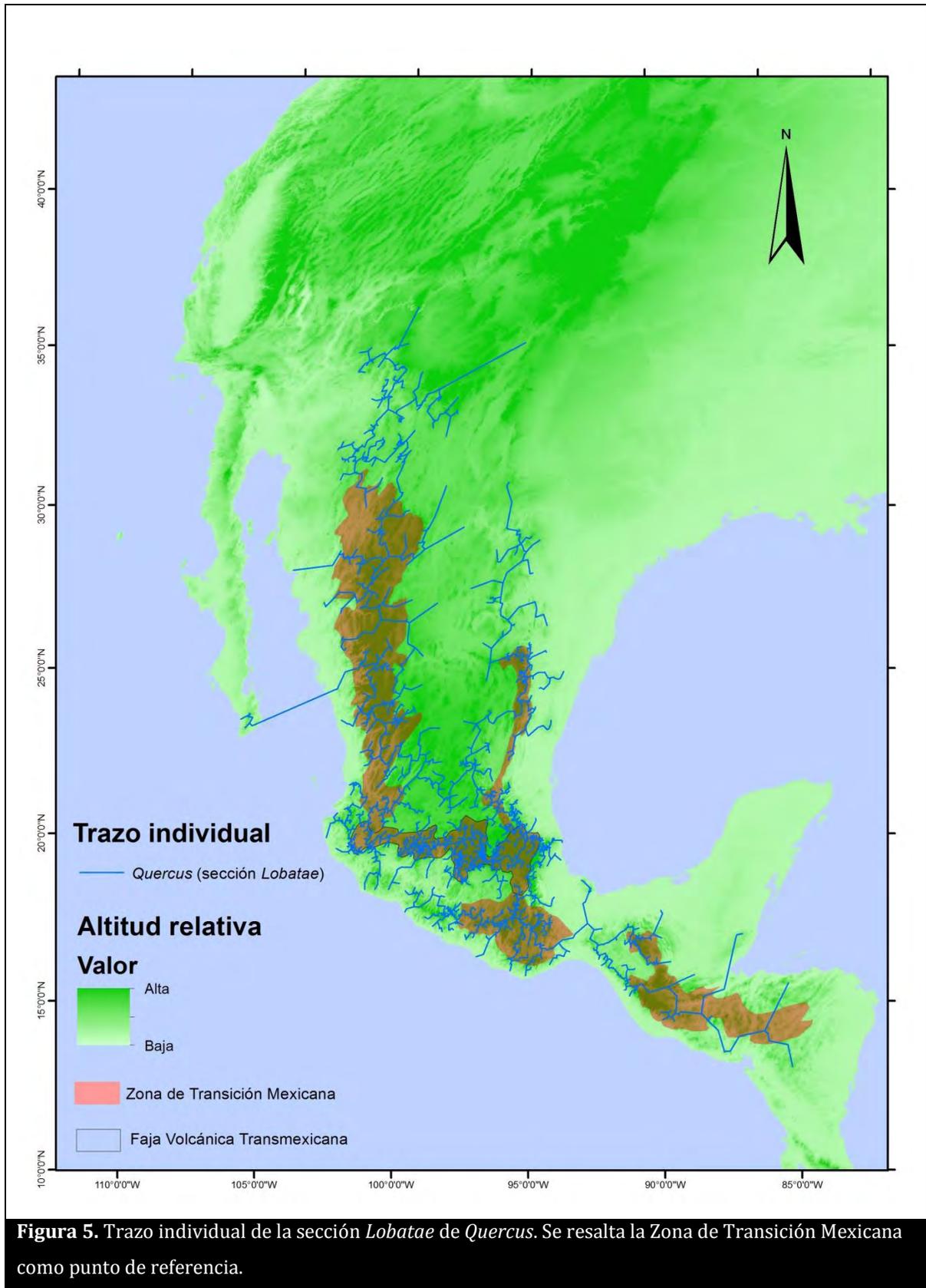
Pinus lagunae y *Q. devia* forman el trazo generalizado más corto, se encuentra al sur de la Península de Baja California (PBC), en Sierra La Laguna. Este trazo no forma nodos, tampoco el trazo generalizado 5 (*P. quadrifolia* y las subespecies de *P. monophylla*) y el trazo generalizado 9 (*P. aristata* y *P. edulis*) ubicados en el norte de México y el suroeste de los Estados Unidos (figura 6).

El trazo generalizado 3 es el más largo. Abarca desde la Sierra Madre Occidental (SMOc) hasta América Central (AmC) y en latitudes medias pasa por la Faja Volcánica Transmexicana (FVT). Está sustentado por tres especies de *Quercus*: *Q. crassifolia*, *Q. castanea*, *Q. candicans*; en su porción de la SMOc está anidada una sección del trazo generalizado 6 formado por especies de ambos géneros: 1 pino y 5 encinos. Así mismo, el trazo generalizado 3 concuerda en la FVT con el trazo generalizado 1 creado a partir de trazos individuales de *Quercus*. En su porción en la SMS coincide con el trazo generalizado 2 formado también por especies del mismo género (ver cuadro 5 y figura 6).

Tres trazos están relacionados en la curvatura de Monterrey, al norte de la Sierra Madre Oriental (SMOr). Estos son los trazos generalizados 7, 8 y 11 (cuadro 5, figura 5, anexo A7, A8 y A11).

La mayoría de los nodos se concentran en la Sierra Madre Occidental (SMOc), en la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) y en la Sierra Madre del Sur (SMS; figura 7). Justo en estas regiones fisiográficas existe un anidamiento de trazos generalizados en el trazo generalizado 3 (figura 6).





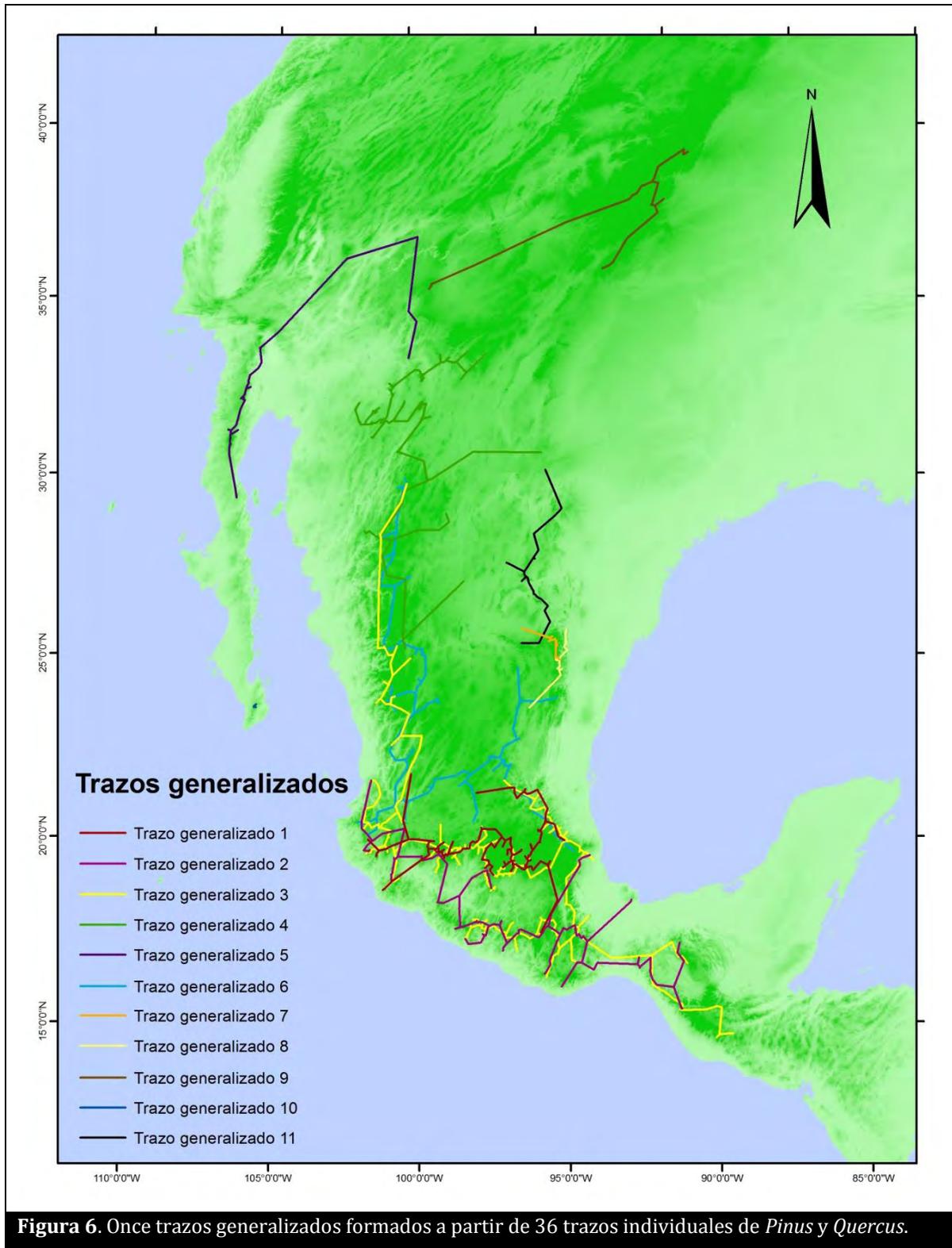


Figura 6. Once trazos generalizados formados a partir de 36 trazos individuales de *Pinus* y *Quercus*.

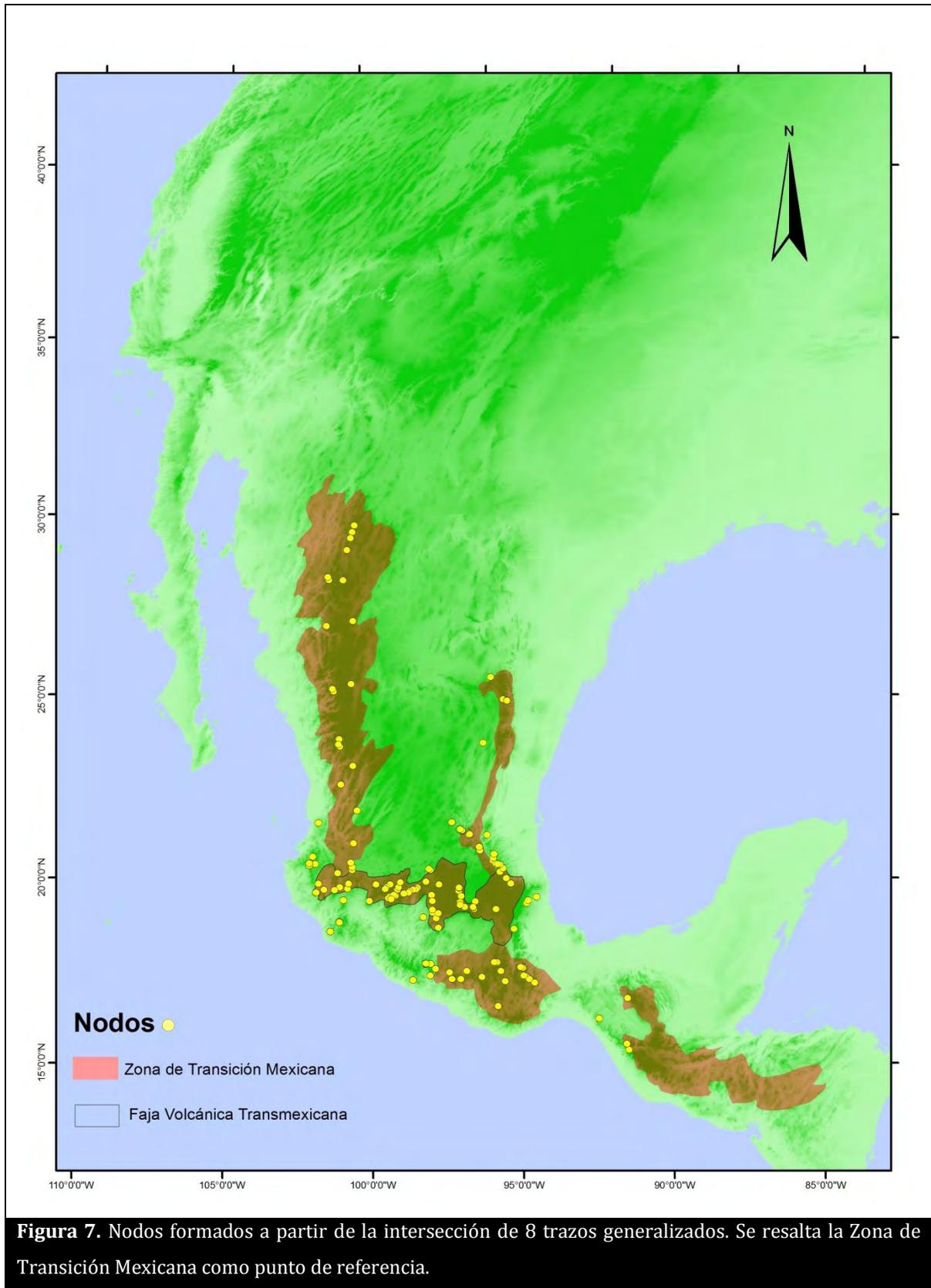


Figura 7. Nodos formados a partir de la intersección de 8 trazos generalizados. Se resalta la Zona de Transición Mexicana como punto de referencia.

Cuadro 5. Especies que conforman los trazos generalizados. *Trazos generalizados que no formaron nodos.

Trazo generalizado	Especies
1	<i>Q. laurina, Q. crassipes,</i>
2	<i>Q. acutifolia, Q. elliptica, Q. conspersa</i>
3	<i>Q. crassifolia, Q. castanea, Q. candicans</i>
4	<i>P. discolor, Q. emoryi, Q. hypoleucoides</i>
5*	<i>P. quadrifolia, P. monophylla subsp. monophylla, P. monophylla subsp. californiarum, P. monophylla subsp. fallax</i>
6	<i>P. cembroides, Q. coccolobifolia, Q. eduardi, Q. fulva, Q. durifolia, albocincta</i>
7	<i>P. culminicola, Q. hypoxantha, Q. hintoniorum</i>
8	<i>Q. cupreata, Q. flocculenta, Q. canbyi, Q. galeanensis</i>
9*	<i>P. aristata, P. edulis</i>
10*	<i>P. lagunae, Q. devia</i>
11	<i>P. remota, P. pinceana, Q. gravesii, Q. coahuilensis</i>

Patrones de diversidad

Diversidad alfa

Los 49 taxones ocupan 762 OGU de 50 x 50 km. De estas 321 tienen una riqueza de 1 mientras 2 OGU presentan una riqueza de 11 especies (figura 8). De manera general, las OGU con mayor riqueza se ubican en el centro-sur de México, en el Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur. La menor riqueza se ubica al norte en Estados Unidos y la Península de Baja California, así como en el sur, en Centroamérica (figura 9).

Diversidad beta

El análisis de la diversidad β muestra que de manera general el recambio de especies es alto en las distintas UGOs, ya que la diversidad β que menor se registró equivale a 0.65 (figura 10). Sólo una UGO presentó valor de $\beta_{sim} = 1$. Esta se encuentra en Sierra de la Laguna al sur de la PBC.

La PBC, la SMOr y el suroeste (más próximo a la costa) de los Estados Unidos es una de las zonas con mayor diversidad beta junto con la Sierra Madre Oriental. Por otro lado, la FVT y la SMS tienen los valores más bajos (figura 10).

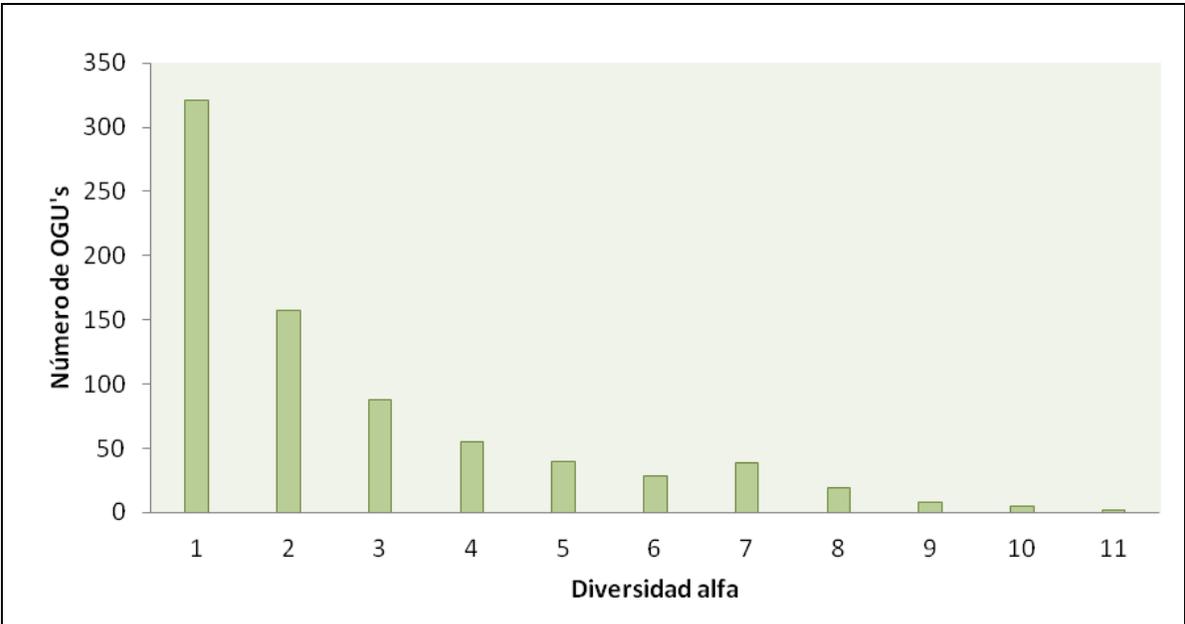
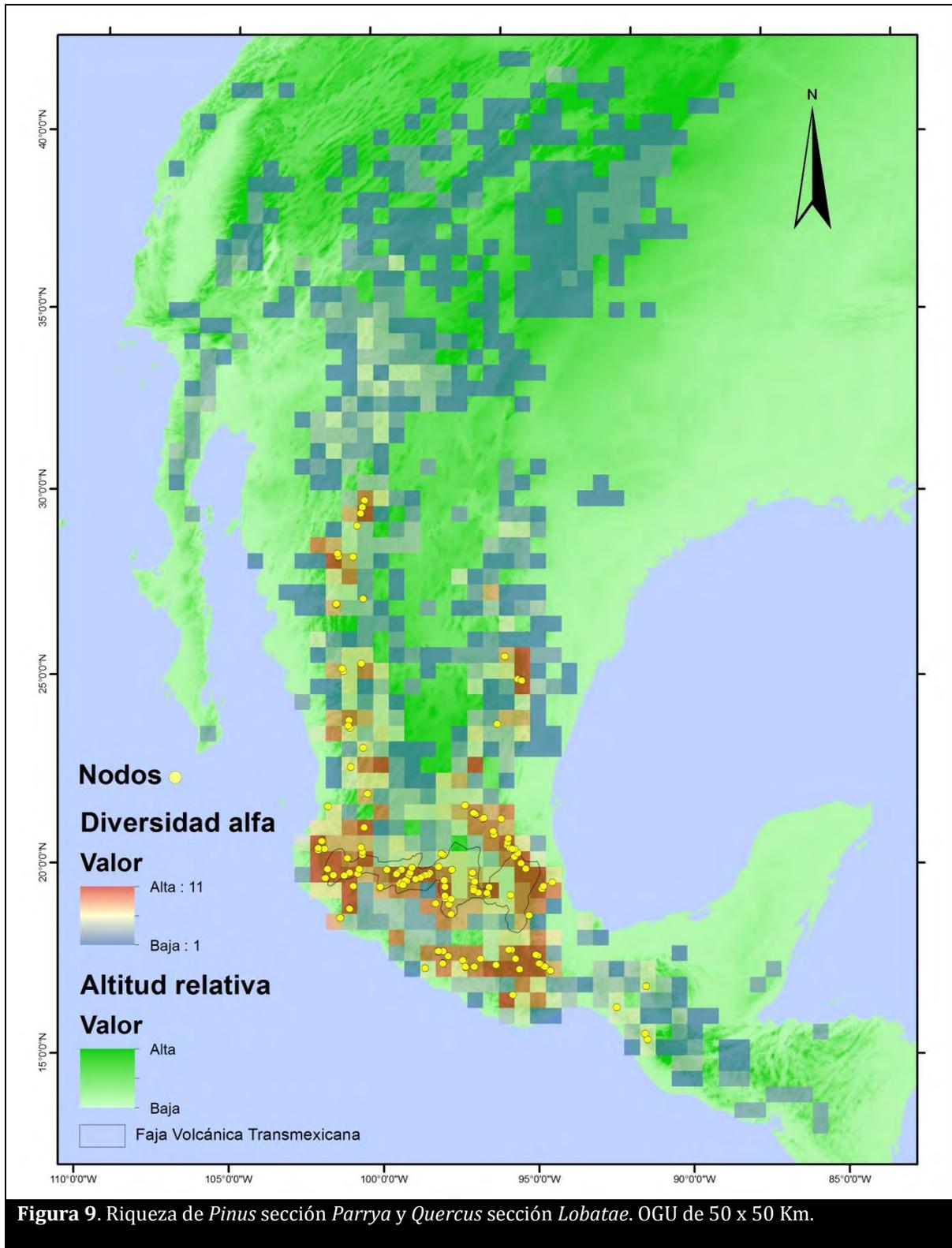
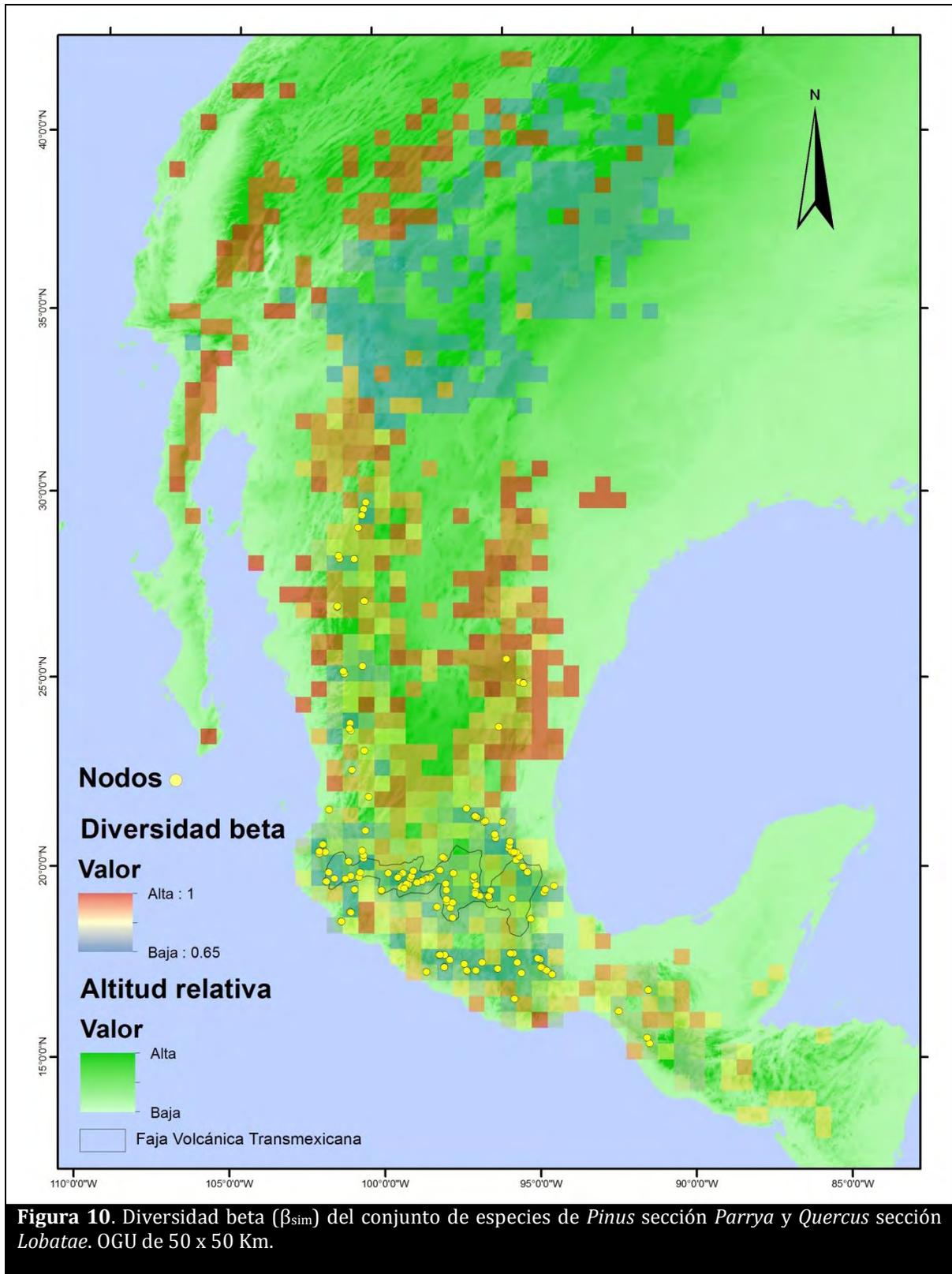


Figura 8. Frecuencia de riqueza de especies (diversidad α) por número de OGU.





Análisis de patrones biogeográficos

Los nodos generados de los patrones de homología espacial, es decir de los trazos generalizados, se relacionan más con la riqueza de especies ($r^2= 0.499$; $p<.001$) que con el recambio ($r^2= 0.127$; $p<.001$). Por otro lado, la relación que hay entre ambas diversidades es mínima (Cuadro 6).

Cuadro 6. Correlación de los nodos y las diversidades α y β de *Pinus* sección *Parrya* y *Quercus* sección *Lobatae*.

	Nodos	Diversidad α	Diversidad β
Nodos	-	0.499*	-0.133*
Diversidad α		-	-0.127*
Diversidad β			-

* $P < 0.01$

Con el segundo análisis de correlación (anexo B) las 19 variables ambientales se redujeron a tres; es decir, en el análisis de los patrones de diversidad el ambiente está representado por la oscilación diurna de la temperatura (BIO02), la temperatura máxima promedio del periodo más cálido (BIO05) y la precipitación del trimestre más frío (BIO19). En el Cuadro 7 se puede observar que no hay una alta correlación entre las diversidades α y β con las variables ambientales seleccionadas.

Cuadro 7. Correlación entre las medidas de diversidad y el ambiente.

	BIO02	BIO05	BIO19
Diversidad α	-0.130*	-0.139*	-0.136*
Diversidad β	-0.138*	0.247*	-0.033

* $P < 0.01$

Los modelos lineales generalizados muestran que la variación geográfica de la diversidad α es mejor explicada por las combinaciones “Nodos + Geografía” y “Trazos + Geografía”. Por otro lado, el recambio de especies no es explicado por ninguno de los factores analizados. Sin embargo, los valores del Criterio de Selección de Akaike en todos los casos son elevados; en el caso de la diversidad α , “Trazos generalizados + geografía” sería el mejor modelo entre los cuatro propuestos ya que presenta el menor valor (Cuadro 8).

Cuadro 8. Modelos lineales generalizados. Contribución de conjunto de variables para explicar la variación geográfica de la diversidad de pinos piñoneros y encinos rojos.

Variable dependiente	Variables predictivas	Pseudo-r ²	AICc
Diversidad α	Nodos + Ambiente	0.42	2697.53
	Nodos + Geografía	0.534	2505.932
	Trazos generalizados + Ambiente	0.42	2697.537
	Trazos generalizados+ Geografía	0.51	2467.908
Diversidad β	Nodos + Ambiente	0.101	-643.53
	Nodos + Geografía	0.11	-645.575
	Trazos generalizados + Ambiente	0.85	-643.48
	Trazos generalizados+ Geografía	0.91	-645.515

Discusión

Patrones areográficos

Dilucidar las áreas de distribución de las especies es una de las tareas primarias de la biogeografía ¿Qué determina los límites de dichas áreas? Al respecto, Brown (2003) señala que de igual forma que las fronteras de las áreas de distribución son determinadas por condiciones físicas, las barreras también son delineadas por condiciones ambientales. Sin embargo, de acuerdo con Peterson *et al.* (2011) las áreas están delimitadas por tres factores: el biótico, el ambiental y la movilidad de las especies.

En el caso de los pinos y encinos estudiados, se puede observar que distintas variables ambientales contribuyen, con proporciones diferentes, al modelo de distribución de cada especie (cuadros 3 y 4). Sin duda hay otras variables, diferentes a las climáticas, que son determinantes para delimitar su área. Las condiciones ambientales similares fueron excluidas de otra región que no fuese la región de movilidad sugerida por el trazo individual.

Particularmente para el caso de las plantas, la movilidad de las especies se puede entender como el espacio en el que los individuos son capaces de establecerse en medios adecuados, sea por semillas o esporas, sea por propagación vegetativa. Las especies *Q. devia* y *P. lagunae*, que forman el trazo generalizado 10, pueden servir como ejemplo de lo restringida que puede ser un área y la importancia de las barreras (como el mar o el desierto en Baja California Sur) para que la especie pueda invadir más allá del lugar donde se encuentra. En los mapas se puede notar como la mayor probabilidad de presencia de las especies está en las partes elevadas de Sierra La Laguna (anexo A10).

Por otro lado, hay especies que su área de distribución es más bien disyunta, un conjunto de áreas dentro de diversos sistemas montañosos, como *P. edulis* (anexo A9) y *P. monophylla* (anexo A5) que habitan en la región intermontañosa de California que se extiende hacia el sur en Baja California. Se puede observar también que subespecies de *P. monophylla* muestran diferencias geográficas como también se dan de forma química según los análisis de Zavarin et al. (1990).

La interacción con otras especies es clave para superar los límites que las plantas por sí mismas no están en condiciones de superar, es el caso de *Pinus* subsección *Cembroides* (con la excepción de *P. rzedowskii*) cuyas semillas carecen de alas, estructura que facilita la dispersión por el viento. Para *P. edulis* y *P. monophylla*, referidos arriba, Tomback y Linhart (1990) señalan que tienen relaciones mutualistas con córvidos del género *Naucifraga*, en donde las aves dispersan las semillas de estos pinos y probablemente también las de otras especies en el norte de México.

De igual forma, poblaciones de *Aphelocoma coerulescens* (Corvidae), cuya distribución va desde el suroeste de EUA hasta el sur de México y la Florida, tienen una variación morfológica adaptativa desarrollada en paralelo con una especialización ecológica según las plantas con las que cohabita, sean encinos, pinos piñoneros u otras plantas (Peterson y Vargas-Barajas, 1993).

Un segundo ejemplo de interacción es la relación de parasitismo del género *Dendroctonus* en varias especies de *Pinus*, incluidos *P. cembroides*, *P. pinceana* y *P. quadifolia*

(Salinas-Moreno *et al.*, 2004). En este caso la distribución de los pinos es el factor inmediato que delimita la distribución de los escarabajos descortezadores.

No obstante que las interacciones bióticas influyen en las áreas de distribución de las especies, como en los casos anteriores, son las condiciones ambientales las que determinan a éstas en última instancia, afirma Brown (2003).

Acerca de las barreras, Rapoport (1975) destaca que lo que para unas especies puede ser una barrera para otras puede ser un corredor biológico y ambos proporcionan una *dirección preferencial* a las áreas de distribución. De tal manera que Halffter (1987) refiere que el sistema montañoso de México es un corredor (de norte a sur) muy importante, con la excepción de la Faja Volcánica Transmexicana que corre de oeste a este y cuya importancia radica en ser un elemento que favorece la vicarianza en la Zona de Transición Mexicana (ZTM) para varios taxones.

En ese sentido, la figura 4 muestra que la sección *Parrya* de *Pinus* corre de norte a sur, sus miembros más sureños son individuos de *P. cembroides* (anexo A6a) y *P. rzedowskii* (anexo A13). La primera es la especie con mayor distribución geográfica y su límite es justamente el sureste de la FVT, mientras que la segunda es una especie con una distribución limitada a unas montañas al suroeste de la misma provincia.

Por otra parte, los miembros de la sección *Lobatae* relacionados geográficamente con los pinos piñoneros están restringidos a toda la ZTM en el sentido de Halffter (1987) en lo que años después Rzedowski (1991) considera como Megaméxico3 (figura 5). Sin embargo, el resto de la sección *Lobatae* se extiende hacia Panamá, en donde se han detectado un área de endemismo (Torres-Miranda, 2013). Entonces, mientras que la FVT parece ser una barrera que contiene a los pinos, para los encinos forma parte de un corredor biológico (figuras 4 y 5). Además, resulta interesante que la selección de los encinos para este estudio por medio de la cercanía geográfica con los pinos de la sección *Parrya* (20km, ver Materiales y métodos) ha dado como resultado que el trazo generalizado para tales encinos este restringido por el área biogeográfica referida.

Hay un debate sobre el uso de modelos espaciales para usarlos como generadores de áreas de distribución de las especies. Una de las posturas, la de Mateo *et al.* (2011), refiere que los modelos de distribución de especies en realidad no lo son. Es decir, cuando se modela con las capas climáticas lo que se está modelando son las condiciones ambientales óptimas en la que se han desarrollado las especies. En otras palabras, se modela la similitud ambiental en las que se ha observado la ocurrencia de los organismos.

Sin embargo, aunado a lo que (arriba) Brown (2003) refiere sobre el ambiente y las áreas de distribución, se considera que los modeladores espaciales, junto con los trazos individuales (incluso los trazos generalizados), contribuyen de forma significativa a los estudios areográficos. Muestra de ello es el siguiente caso: *P. lagunae* y *Q. devia* conforman el trazo generalizado 10 (figura 6) ubicado en Batolito de Sierra La Laguna (Ortega et al., 1992); es decir, forman un componente biótico. Los requerimientos ambientales de estas especies son similares debido a que de las seis variables importantes que requieren cada una sólo difieren en una (cuadro 1), mientras que para *Q. devia* es importante la precipitación para *P. lagunae* lo es la temperatura.

Al unir “nubes” de puntos disyuntas, los trazos individuales ayudan a conocer el área de distribución total (conocida). Esto puede ser considerado para delimitar la M de las especies y así eliminar aquellas áreas de un SDM que se consideran como sobrestimaciones del modelo. Delgadillo et al. (2012) utilizan una metodología similar, donde los trazos individuales de especies de *Grimmia* quedan dentro de modelos de distribución potencial de tipo booleano, para explicar una hipótesis de migración de este género de musgos.

Patrones de homología espacial

Si los factores ambientales delinean a las barreras y a los corredores y, estos a su vez dan forma a las distribuciones de cada taxón, entonces transfieren sus características a los patrones que conforman cuando las distribuciones geográficas de varios taxones se superponen, como en los trazos generalizados de la panbiogeografía o los patrones compuestos de la areografía.

De esta manera las distribuciones de especies como *Q. laurina* y *Q. crassipes* (anexo A1) en la FVT dan una dirección preferencial al trazo generalizado que forman en el sentido del arco volcánico, de oeste a este (figura 6). O como *P. monophylla* y *P. quadrifolia* cuyo trazo generalizado se encuentra en el batolito de San Pedro Mártir (Ortega, 1992) y montañas aledañas de Estados Unidos con una orientación de norte a sur. Estas direcciones preferenciales también han sido encontradas con patrones compuestos de *Dendroctonus* (Salinas-Moreno et al., 2004).

Estos patrones detectados con diferentes metodologías son semejantes ya que, de acuerdo con Zunino y Zullini (2003), tanto trazos generalizados, como corotipos y patrones de distribución son generalizaciones basadas en distribuciones de especies que llegan a

coincidir en el espacio. Generalmente estos patrones de homología espacial son explicados por eventos de vicarianza.

Hay casos en los que puede ser adecuada dicha hipótesis de vicarianza, como en el trazo generalizado 10 que representa una biota aislada de otras (figura 6). En esta biota la dinámica poblacional de *P. lagunae* ha demostrado que la población es relativamente joven. Sin embargo, esto es debido a la resiliencia ante disturbios por incendios y huracanes (Díaz et al., 2000) y no por un origen reciente. En este sentido León-De la Luz y Domínguez-Cadena (1989) consideran a la zona boscosa como una isla biológica en donde predominan, en cobertura y número de individuos, *P. lagunae*, *Q. devia*, *Nolina beldingii* y *Arbutus peninsularis*, especies endémicas a la sierra La Laguna. También esta región es considerada por Sosa y De Nova (2012) como un área de endemismo para linajes de angiospermas.

Por otro lado, los trazos generalizados 11 y 7 tienen un punto de contacto precisamente entre dos provincias geológicas: la Plataforma de Coahuila y el Cinturón Mexicano de Pliegues y Fallas –que corresponde a la SMOr– (Ortega et al., 1992). En la figura 7 se observa el nodo en el norte de la SMOr, en las cadenas montañosas que corren de este a oeste pero que en la parte sur corren de norte a sur, este sistema montañoso es conocido como la curvatura de Monterrey (ver Tardy et al., 1977). A su vez, el trazo generalizado 7 intersecta con el trazo generalizado 8 dentro de dichas montañas. Casos como estos es donde los nodos se pueden interpretar como “áreas complejas que resultan de la ‘hibridez’ de dos o más biotas, con una explicación tectónica” (Morrone, 2015). Además, sobre los nodos, Morrone (2004) refiere que “fueron interpretados por Croizat como zonas de convergencia geobiótica” y subraya que “son el punto de partida para especular sobre la existencia de áreas compuestas”

La mayoría de los nodos (123 de 180) están en la Zona de Transición Mexicana (figura 7) propuesta en la regionalización del Neotrópico (Morrone, 2013; Löwenberg-Neto, 2014). Esta zona de transición está compuesta esencialmente por sistemas montañosos de México y parte de Centroamérica. Particularmente, la provincia Faja Volcánica Transmexicana es la que concentra el mayor número de nodos (74).

Geológicamente, la FVT es un arco volcánico que se divide en tres sectores: occidental, central y oriental. Pero las características de cada uno de estos no están relacionadas directamente con la edad, ya que, la litosfera oceánica en la subducción en la trinchera tiene edades variables pero por debajo del arco volcánico se encuentra una placa de edad uniforme (Ferrari, 2000). No obstante, biológicamente, en la FVT se han descrito cuatro unidades de acuerdo con la distribución de plantas (Suárez-Mota *et al.*, 2013).

Aunado a lo anterior, las investigaciones en esta provincia biogeográfica indican que es una de las más diversas en gimnospermas (Contreras-Medina, 2007) en donde Torres-Miranda y Luna-Vega (2006) encontraron 15 nodos al estudiar la distribución de aves, mamíferos, reptiles, helechos y encinos, por otra parte, se reporta la presencia de 6 nodos con la distribución de mamíferos (Escalante *et al.*, 2004).

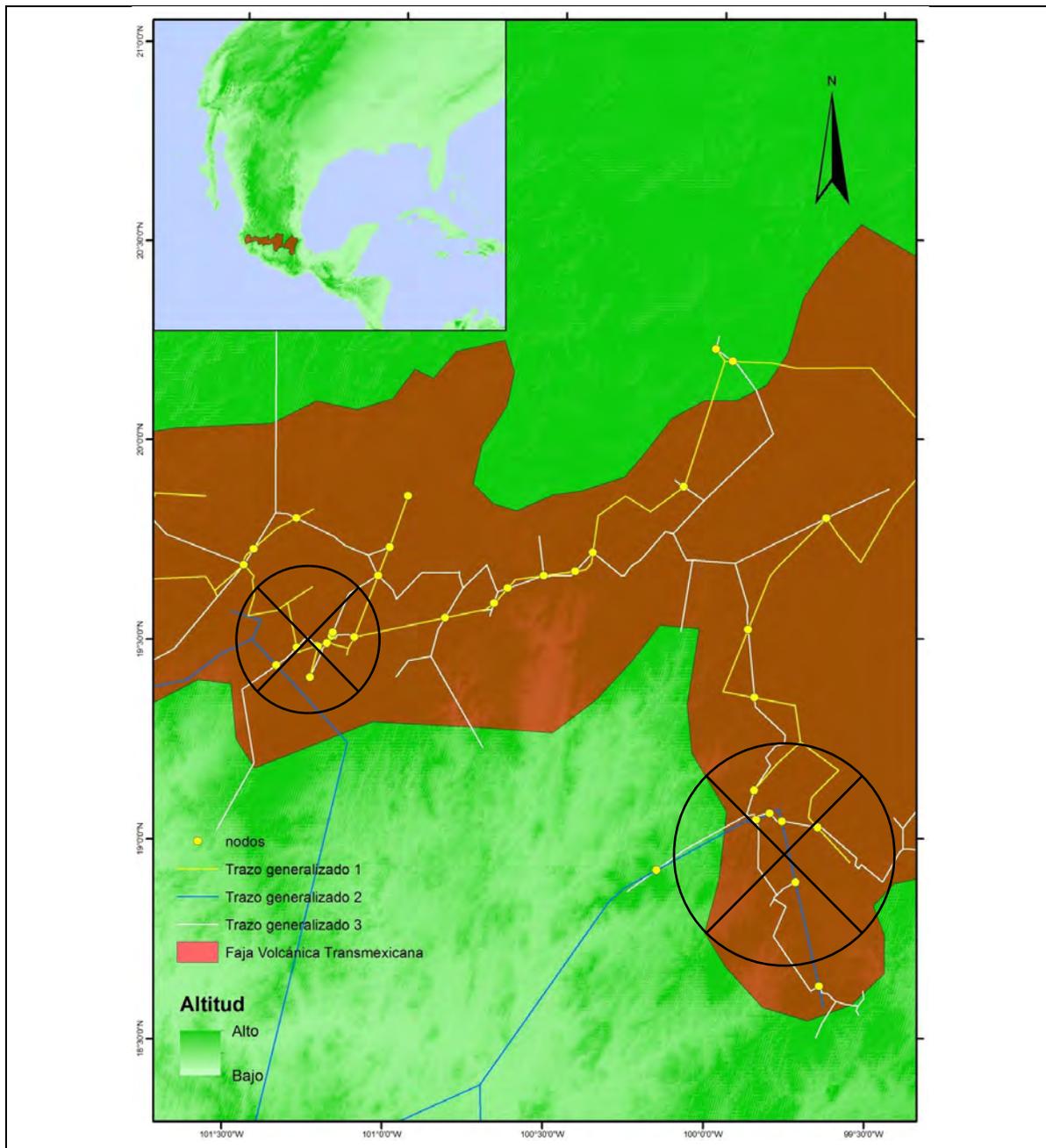


Figura 11. Detalle de nodos generados con TRAZOS y dos posibles nodos según el método manual (⊗) en la FVT.

Pero ¿por qué en este estudio se encontraron 74 nodos en la FVT con tan sólo 4 trazos generalizados? Se puede asumir que la respuesta se encuentra en la metodología y en el número de registros.

Tanto Escalante *et al.* (2004) como Torres-Miranda y Luna-Vega (2006) obtuvieron sus trazos de forma manual, uno de los métodos analíticos de la panbiogeografía (Grehan, 2001). Este método puede llegar a ser práctico con pocos registros pero cuando se tienen especies como *P. cembroides* con 568 registros o 1224 registros de *Q. laurina* la tarea se vuelve complicada; aún más cuando se trata de buscar la superposición de los trazos individuales para decidir por donde tiene que pasar el trazo generalizado.

La ventaja de usar TRAZOS (Rojas, 2004) radica en la rapidez y precisión para realizar los trazos. Tener n puntos implica tener $n-1$ segmentos en un trazo; esto da diversas orientaciones a lo largo del trazo y aumenta la probabilidad de que dos trazos que estén cercanos se crucen entre sí más de una vez. En estos casos para el método manual puede considerarse pertinente detectar un menor número de nodos como se muestra en la figura 11.

Patrones de diversidad: Diversidad alfa

Las especies de *Pinus* y *Quercus* contempladas aquí se distribuyen en las cadenas montañosas. Debido a ello encontramos que cada trazo generalizado se ubica en alguna(s) provincia(s) fisiográficas en particular. La confluencia de trazos generalizados, desde un punto de vista macroecológico podría sugerir la presencia de zonas con una mezcla de especies y atributos ambientales que permitan su existencia, de tal forma que Craw *et al.* (1999) señalan que los nodos son “*hot spots*” de diversidad debido, en parte, a que son puntos de confluencia donde plantas y animales pueden tener presencia local. Por su parte, Heads (2004) resalta que los nodos reflejan zonas de alta diversidad, en términos de la macroecología, esto se entiende como una elevada diversidad alfa o riqueza de especies.

Una de las críticas a la panbiogeografía es la falta de claridad de cómo se cuantifica objetivamente la diversidad (Waters *et al.*, 2013). Si bien la metodología panbiogeográfica no cuantifica la diversidad –y no es su fin– sí podría plantear hipótesis sobre los sitios con alta diversidad alfa a través de la detección de nodos.

Por ejemplo, en la figura 9 se observa que las UGOs con mayor número de especies concuerdan con la presencia de nodos en las provincias FVT y SMS. La UGO con la máxima riqueza de especie se encuentra en el norte de la Sierra Madre Oriental (SMOr) y coincide con

nodo de la curvatura de Monterrey. Aquí cabe destacar que los valores altos de diversidad alfa muestran que existen las condiciones actuales necesarias para que las especies habiten dichas áreas, pero también reflejan las condiciones que en el pasado han permitido la acumulación de estas especies (Brown, 2003). Es así cómo se explica una relación entre diversidad alfa elevada y la presencia de nodos; patrones que están enmarcados en aspectos ecológicos, principalmente ambientales, e históricos.

Ferro y Morrone (2014) refieren que los nodos panbiogeográficos pueden detectar zonas de transición y que existen dos tipos de éstas: zonas de transición de sustracción y zonas de transición de adición. Para el caso de las UGOs con elevada riqueza de especies con presencia de nodos se consideran zonas de transición de tipo aditivo. Aquí, la riqueza de especies como patrón general está relacionado con la presencia de nodos ($r^2=499$), en conjunto con el ambiente es explicada en un 0.42% y con la geografía en un 0.534% (cuadro 8). Sin embargo, los valores de AIC son elevados en ambos casos, esto puede ser debido a que existen los dos tipos de transición en el área de estudio. En este sentido, es importante proyectar en el espacio geográfico los patrones de distribución de las especies, pues en un mapa se puede observar información que los índices y gráficas no pueden indicar con facilidad (Ruggiero y Hawkins, 2006), con ello se puede plantear nuevas preguntas u orientar análisis futuros.

Patrones de diversidad: Diversidad beta

Para los objetivos del presente trabajo, el cálculo del componente beta de la diversidad no tiene como fin el recambio de especies en un gradiente latitudinal sino entre todas las UGOs con un índice en el que no influye la riqueza de especies. A pesar de ello, los resultados son similares con los obtenidos por Rodríguez *et al.* (2003) quienes analizaron el recambio de especies de mamíferos en bandas latitudinales. En ambas investigaciones existe una elevada diversidad β entre los 25° y 30° de latitud.

No obstante que la riqueza de especies es baja en el suroeste de los Estados Unidos y la Península de Baja California (figura 9), con la diversidad β se pueden diferenciar dos partes contrastantes de oeste a este (figura 10). Al respecto, Qian y Ricklefs (2000) señalan que las diferencias –al menos en diversidad de especies– en Norteamérica son debido fundamentalmente a que el oeste es más heterogéneo fisiográficamente.

Baselga (2010) propone que la diversidad β está dada por el anidamiento y por la composición de especies y añade que la diferencia de la diversidad β (en una zona como el suroeste de los EUA), cuando se mide por la composición, se debe a la presencia de barreras o diferenciación selectiva entre las comunidades. Los taxones que contribuyen a este fenómeno son, principalmente, las tres subespecies de *P. monophylla*, *P. aristata*, *P. longaeva* y *P. balfouriana*, ya que estas especies tienen características ambientales distintas (cuadro 3) y en el caso de las especies de la subsección *Balfourianae* presentan áreas de distribución alopátricas entre ellas (anexo A9 y A12).

Otra diferencia se encuentra en México, en donde la FVT tiene una elevada diversidad α pero su diversidad β es baja en comparación con la SMO_r y la SMO_c. Halffter (1987) anticipa que la FVT es una barrera importante para diversos taxones en un sentido latitudinal.

La UGO que contiene el trazo generalizado 10, compuesto por *Q. devia* y *P. lagunae*, tiene el valor máximo para el índice β_{sim} que representa el máximo recambio (figuras 6 y 10). Este es un claro ejemplo de vicarianza en el que una flora, representada en este caso por el trazo generalizado, está aislada geográficamente de aquellas con las que tiene similitud, Peinado et al. (1994) destacan que existen plantas endémicas en este sitio debido al efecto de insularidad originado por la sumersión de algunas zonas peninsulares. Así, las barreras geológicas, fisiográficas y ambientales determinan los patrones de endemismo, riqueza de especies y diversidad β de la región (Garcillán y Ezcurra, 2003; Garcillán et al., 2003; Torres-Miranda et al., 2011).

Si bien las variables ambientales incluidas en el análisis no explican los patrones de diversidad de los pinos piñoneros y los encinos rojos, no indica necesariamente que el ambiente no influye en la distribución de las especies (cuadros 3 y 4) y de los patrones que forman. Puede ser que el conjunto de variables empleadas (oscilación diurna de la temperatura, la temperatura máxima promedio del periodo más cálido y la precipitación del trimestre más frío) no lo relaciona ni explica (cuadros 7 y 8) en la forma en la que se abordó el análisis; ya que Qian et al. (2009) confirman que la temperatura promedio anual, junto con la estacionalidad de la temperatura, es parte del gradiente macroclimático relacionado al gradiente latitudinal de diversidad β de los mamíferos de Norteamérica.

En este sentido, otros factores abióticos han sido propuestos como factores que influyen en los patrones de biodiversidad. O'Brien (1998), al estudiar la distribución de especies de plantas leñosas, señala que los gradientes de riqueza de especies están relacionados con la disponibilidad de agua y los gradientes de energía. Por su parte, Quian y

Ricklefs (2000) proponen que la heterogeneidad topográfica, principalmente, ha dado lugar a la diversificación de especies de plantas.

Cabe señalar que dentro del grupo de los pinos, McCune (1988) analiza 18 rasgos ecológicos de 34 especies y encuentra que estas forman grupos con características ambientales particulares, el grupo “tolerante al estrés” es uno de ellos y está formado por *P. aristata*, *P. balfouriana*, *P. edulis*, *P. albicaluis*, *P. flexilis*, *P. monophylla* y *P. quadrifolia*. Particularmente, la morfología de las acículas de *P. monophylla* y *P. edulis* está marcada por la cantidad y estacionalidad de la precipitación (Cole *et al.*, 2008) y en las áreas en donde confluyen suelen formar híbridos (Lanner, 1974). Además, Valencia (2004) señala que, para el caso de los encinos, es necesario realizar estudios de la distribución enmarcados en la fisiografía para conocer más sobre la biogeografía del género.

Consideraciones sobre la integración biogeográfica

Si bien existe una gama de herramientas, técnicas, metodologías y teorías encaminadas a dilucidar aspectos inherentes a la biogeografía de los organismos (en alguna de sus distintas categorías taxonómicas), es prácticamente imposible llegar a una síntesis o integración en la que se unan los esfuerzos esenciales de todos los enfoques biogeográficos, ya sea por la incompatibilidad teórica, el uso de distintas unidades de análisis, el tipo de pregunta a responder o por la disponibilidad y certeza de la información, y por qué no decirlo, por las propias preferencias de los investigadores.

En este ejercicio con los pinos de la sección *Parrya* y los encinos simpátricos de la sección *Lobatae* se utilizaron modelos espaciales y trazos individuales para conocer parte de la areografía de estos taxones. La otra parte del estudio consistió en integrar información histórica, en este caso de la panbiogeografía, con información ambiental para ver si ambas se relacionan con los patrones de riqueza y recambio de especies (macroecología). Con ello, unidades básicas de análisis de dos métodos biogeográficos, a decir los trazos individuales de la panbiogeografía y las UGO de la biogeografía cuantitativa, pudieron ser utilizadas en un mismo estudio.

¿Qué se pudo observar en este trabajo? Básicamente que [1] la mayoría de los trazos individuales se circunscriben en las áreas de mayor probabilidad de los modelos espaciales y que [2] los nodos –hechos con 11 trazos generalizados– están en las áreas de mayor diversidad alfa. Con ello se prueba que, al menos en el caso de los pinos y encinos, si se puede

considerar que hay nodos en sitios de alta riqueza como se especifica en la literatura, aunque la presencia de todos los nodos no explica el patrón de diversidad.

Es un hecho que en la distribución de las especies intervienen aspectos ecológicos y que las relaciones entre las especies y su ambiente van cambiando a lo largo del tiempo ¿Por qué entonces las variables ambientales no se correlacionaron ni con la diversidad α ni con la diversidad β ? Dentro de lo que se puede vislumbrar, la respuesta se encuentra en el tipo de información y forma de representar el ambiente dentro de una OGU. Al ser México un territorio sumamente variable en cuanto a su fisiografía se deben considerar aspectos topográficos y edafológicos, por ejemplo.

¿Se puede hacer una integración biogeográfica? Difícilmente. La diversidad biológica varía tanto como la información que se tiene de ella. Evidentemente habrá un gradiente de pertinencia entre si se trata de conocer la distribución de una ballena mediante un modelo espacial o si se hace con un trazo individual o a través de propincuidad media. Además, no se puede tener la misma cantidad (y calidad) de información de un mamífero que de un tardígrado o una libélula. Veo a la biogeografía como una *caja de herramientas* en la que dentro hay secciones que llamamos biogeografía evolutiva, biogeografía cuantitativa, macroecología, filogeografía, biogeografía de islas, biogeografía de la vicarianza, etc. Cada una de estas secciones tiene *instrumentos* acomodados de gran utilidad. Y estos deben ser los instrumentos utilizados por el biogeógrafo (o el taxónomo que tuvo la necesidad de convertirse en uno) para seguir un *instructivo* llamado proyecto de investigación en el cual se busca una respuesta (y en donde generalmente le surgen a uno más preguntas que respuestas).

Hasta ahora no hay una especie de receta biogeográfica aplicable para cualquier taxón. Sin embargo, puedo referir que resulta imprescindible tener presente [1] contar con buena información espacial de los taxones, [2] determinar el tipo de unidad básica de análisis e [3] incorporar análisis históricos y ecológicos (de nuestra *caja de herramientas*) para responder a la pregunta biogeográfica.

Conclusiones

Se logró integrar, en un mismo análisis, información proveniente de la panbiogeografía y la macroecología, así como, información ambiental para tratar de explicar la variación geográfica de la diversidad alfa y beta. De ello se obtuvo que hay una coincidencia espacial y correlación

estadística entre la presencia de nodos y la diversidad alfa. La diversidad α es explicada más por los nodos y la geografía (latitud y altitud) que por los nodos y el ambiente (BIO02, BIO05 y BIO19). Sin embargo, la diversidad beta no está relacionada ni explicada, ni por elementos panbiogeográficos ni por el ambiente –al menos en la forma en la que se analizó. Por otro lado, los trazos individuales se circunscriben en las áreas potenciales de distribución.

Literatura citada

Arita, H. T. y P. Rodríguez. 2003. Ecología geográfica y macroecología. En: Llorente J. y J. J. Morrone. Eds. *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, pp. 63-80, Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

Armsworth, P. R., B. E. Kendall y F. W. Davis. 2004. An introduction to biodiversity concepts for environmental economist. *Resource and Energy Economics* 26: 115-136.

Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19(1): 134-143.

Baselga, A. y C. D. L. Orme. 2012. Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3(5): 808-812.

Beck, J., L. Ballesteros-Mejia, C. M. Buchmann, J. Dengler, S. A. Fritz, B. Gruber, C. Hof, F. Jansen, S. Knapp, H. Kreft, A. Schneider, M. Winter y C. F. Dormann. 2012. What's on the horizon for macroecology? *Ecography* 35(8): 673-683.

Brown, J. 2003. *Macroecología*. Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México.

Brown, J. H., G. C. Stevens y D. M. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:597-623.

Calderón-Patron, J. M., C. E. Moreno y I. Zuria. 2012. La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 879-891.

Commission for Environmental Cooperation. 2009. *Ecological Regions of North America*. Commission for Environmental Cooperation, Québec. <http://www.cec.org/naatlas/>

- Cavender-Bares, J., K. H. Kozak, P. V. Fine y S. W. Kembel. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12(7): 693-715.
- Cole, K. L., J. Fisher, S. T. Arundel, J. Cannella y S. Swift. 2008. Geographical and climatic limits of needle types of one-and two-needled pinyon pines. *Journal of Biogeography* 35(2): 257-269.
- Contreras-Medina, R. e I. Luna-Vega. 2007. Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms. *Biodiversity and Conservation* 16(6): 1803-1821.
- Craw, R. C., J. R. Grehan y M. J. Heads. 1999. *Panbiogeography: tracking the History of Life* (Vol. 11). Oxford University Press, New York.
- Critchfield, W. B., & Little, E. L. 1966. *Geographic distribution of the pines of the world* (Vol. 991). US Department of Agriculture, Forest Service. Washington D.C
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Publicado por el autor, Caracas.
- Crovello, T. 1981. Quantitative biogeography: an overview. *Taxon* 30(3): 563-575.
- Cuenca, A., A. E. Escalante y D. Piñero. 2003. Long-distance colonization, isolation by distance, and historical demography in a relictual Mexican pinyon pine (*Pinus nelsonii* Shaw) as revealed by paternally inherited genetic markers (cpSSRs). *Molecular Ecology* 12(8): 2087-2097.
- Delgadillo, C., J. L. Villaseñor y E. Ortiz. 2012. The potential distribution of *Grimmia* (Grimmiaceae) in Mexico. *The Bryologist* 115(1): 12-22.
- Díaz, S., C. Mercado y S. Alvarez-Cardenas. 2000. Structure and population dynamics of *Pinus lagunae* M.-F. Passini. *Forest Ecology and Management* 134: 249-256.
- Escalante, T., D. Espinosa y J. J. Morrone. 2002. Patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 87: 47-65.
- Escalante, T., G. Rodríguez y J. J. Morrone. 2004. The diversification of nearctic mammals in the Mexican Transition Zone. *Biological Journal of the Linnean Society* 83(3): 327-339.
- Espinosa, D., J. J. Morrone, J. Llorente y O. Flores. 2002. *Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México.

- Farjon, A. 1996. Biodiversity of *Pinus* (Pinaceae) in Mexico: speciation and palaeo-endemism. *Botanical Journal of the Linnean Society* 121(4): 365-384.
- Farjon, A. y Styles, B. T. 1997. *Flora Neotropica. Pinus (Pinaceae)*. New York Botanical Garden, New York.
- Farjon, A., J. A. Pérez de la Rosa y B. T. Styles. 1997. *Guía de campo de los pinos de México y América Central*. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Ferrari, L. 2000. Avances en el conocimiento de la Faja Volcánica Transmexicana durante la última década. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 53(1): 84-92.
- Ferro, I y J. J. Morrone. 2014. Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 1-12.
- García-Mendoza, A. 1995. Riqueza y endemismos de la familia Agavaceae. En: Linares E., P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T. Elías. *Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques*, pp. 51-75, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Ciudad de México.
- Garcillán, P. P., E. Ezcurra y H. Riemann. 2003. Distribution and species richness of woody dryland legumes in Baja California, México. *Journal of Vegetation Science* 14: 475-486.
- Garcillán, P. P. y E. Ezcurra. 2003. Biogeographic regions and β -diversity of woody dryland legumes in the Baja California peninsula. *Journal of Vegetation Science* 14: 859-869.
- Gerhold, P., M. Pärtel, J. Liira, K. Zobel y A. Prinzing. 2008. Phylogenetic structure of local communities predicts the size of the regional species pool. *Journal of Ecology* 96(4): 709-712.
- Gernandt, D. S., G. Gaeda López, S. Ortiz García y A. Liston. 2005. Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon* 54(1): 29-42.
- Gernandt, D. S., O. Z. Flores, I. Goyenechea. 2007. Inferencia filogenética mediante secuencias de DNA: un ejemplo con los pinos piñoneros. En: A. Contreras-Ramos, C. Cuevas, I. Goyenechea y U. Iturbe. Eds. *La sistemática, base del conocimiento de la biodiversidad*, pp. 55-65, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca.

Gernandt, D. S. y Pérez de la Rosa, J. 2013. Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad Supl.* 85:S126-S133.

González-Elizondo M., M. S. González-Elizondo, L. Ruacho-González y M. Molina-Olvera. 2011. *Pinus maximartinezii* Rzed. (Pinaceae), primer registro para Durango, segunda localidad para la especie. *Acta Botánica Mexicana* 96: 33-48.

Grehan, J. R. 2001. Panbiogeografía y la geografía de la vida. En: J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone. Eds. *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*, pp. 181-195, Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32(1): 95-114.

Halffter, G. y C. E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gama. En: Halfter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic. Eds. *Sobre la diversidad biológica: el significado de las diversidades*, pp. 5-15, Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.

Heads, M. 2004. What is a node? *Journal of Biogeography* 31(12): 1883-1891.

Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology* 25(15): 1965-1978.

Koleff, P., K. J. Gaston y J.J Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72(3), 367-382.

Lanner, R. M. 1974. Natural hybridization between *Pinus edulis* and *Pinus monophylla* in the American southwest. *Silvae Genetica* 23(4): 108-116.

León-de la Luz, J. L. y R. Domínguez-Cadena. 1989 Flora of the Sierra de La Laguna, Baja California Sur, México. *Madroño* 36 (2):61-83.

Lomolino, M. V., B. R. Riddle y J. Brown. 2006. *Biogeography*. Sinauer Associates, Third edition, Massachusetts.

- Löwenberg-Neto, P. 2014. Neotropical región: shapefile of Morrone's (2014) Biogeographical regionalisation. *Zootaxa* 3802(2): 300-300.
- Malusa, J. 1992. Phylogeny and biogeography of the pinyon pines (*Pinus* subsect. *Cembroides*). *Systematic Botany* 17(1): 42-66.
- Manos, P. S., J. J. Doyle y K. C. Nixon. 1999. Phylogeny, biogeography and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12(3): 333-349.
- Mastrogiuseppe, R. J. y J. D. Mastrogiuseppe. 1980. A study of *Pinus balfouriana* Grev. & Balf. (Pinaceae). *Systematic Botany* 5(1): 86-104.
- Mateo, R. G., A. M. Felicísimo y J. Muñoz. 2011. Modelos de distribución de especies: una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural* 84(2): 217-240.
- McCune, B. 1988. Ecological diversity in North American pines. *American Journal of Botany* 75(3): 353-368.
- Mirov, N. T. 1967. *The genus Pinus*. Ronald Press Co., New York
- Morrone, J. J. 2000. Entre el escarnio y el encomio: León Croizat y la panbiogeografía. *Interciencia* 25 (1): 41-47.
- Morrone, J. J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología* 48(2): 149-162.
- Morrone, J. J. 2007. Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural* 80(4): 509-520.
- Morrone, J. J. 2009. *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. Columbia University Press. New York.
- Morrone, J. J. 2013. Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. *Cladistics* 30(2): 202-214.
- Morrone, J. J. 2014. On biotas and their names. *Systematics and Biodiversity* 12(4): 386-392.

Morrone, J. J. 2015 Track analysis beyond panbiogeography. *Journal of Biogeography* 42(3):413-425.

Morrone, J. J. y J. Crisci. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematic* 26: 373-401

Murguía, M. y F. Rojas. 2003. Biogeografía cuantitativa. En: Llorente, J. y J. J. Morrone. Eds. *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*, pp. 39-47, Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

Nixon, K. C. 1993a. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annales des sciences forestières* 50, suppl 1: 25s-34s.

Nixon, K. C. 1993b. The genus *Quercus* in Mexico. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. Eds. *Biological diversity of Mexico. Origins and distribution*, pp. 309-317, Oxford University Press, New York.

O'Brien, E. 1998. Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography* 25(2): 379-398.

Ortega, F., L. M. Mitre-Salazar, J. Roldán-Quintana, J. J. Aranda-Gómez, D. Morán-Zenteno, S. A. Alaníz-Alvarez, A. F. Nieto-Samaniego. 1992. *Texto Explicativo de la Quinta Edición de la Carta geológica de la República Mexicana, Escala 1:2'000,000*. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México y el Consejo de Recursos Minerales, de la Secretaría de Energía, Minas e Industria Paraestatal.

Peinado, M., F. Alcaraz, J. Delgadillo y I. Aguado. 1994. Fitogeografía de la Península de Baja California, México. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 51(2):255-277

Perry, J. P., A. Graham y D. M. Richardson. 1998. The history of pines in Mexico and Central America. En: Richardson D. M. Ed. *Ecology and Biogeography of Pinus*, pp. 137-149, Cambridge University Press, Cambridge.

Peterson, A. T. y N. Vargas-Barajas. 1993. Ecological diversity in scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*). En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. Eds. *Biological diversity of Mexico. Origins and distribution*, pp 447-458, Oxford University Press, New York.

Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, R. P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura y M. Bastos. 2011. *Ecological niches and geographic distributions* (MPB-49) (No. 49). Princeton University Press, Princeton

Peterson, A. T. y J. Soberón. 2012. Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. *Natureza & Conservação* 10(2): 102-107.

Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling* 190(3): 231-259.

Pliscoff, P y T. Fuentes-Castillo. 2011. Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande* 48: 61-79.

Price, R. A., A. Liston y S. H. Strauss. 2000. Phylogeny and systematics of *Pinus*. En: Richardson D.M. *Ecology and biogeography of Pinus*, pp. 49-68, Cambridge University Press, Cambridge.

Qian, H. y R. E. Ricklefs. 2000. Large- scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature* 407: 180-182.

Qian, H., C. Badgley y D. L. Fox. 2009. The latitudinal gradient of beta diversity in relation to climate and topography for mammals en North America. *Global Ecology and Biogeography* 18: 111-122.

Ramos-Vizcaíno, I., S. Guerrero-Vázquez y F. M. Huerta-Martínez. 2007. Patrones de distribución de los mamíferos de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78:175-189.

Rangel, T. F., J. A. F. Diniz-Filho y L. M. Bini. 2010. SAM: a comprehensive application for spatial analysis in macroecology. *Ecography* 33(1): 46-50.

Rapoport, E. H. 1975. *Areografía: estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México.

Rodríguez, P., J. Soberón y H.T. Arita. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 89: 241-259.

Rojas, C. A. 2004. Automatización del método de la Panbiogeografía. Identificación de centros de biodiversidad del Parque Nacional Iztaccíhuatl, Popocatepetl y anexas. *Tesis de grado*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

Ruggiero, A. y C. Ezcurra. 2003. Regiones y transiciones biogeográficas: complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica. En: Llorente J. y J. J. Morrone. Eds. *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, pp. 141-154, Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

Ruggiero, A. y B. A. Hawkins. 2006. Mapping macroecology. *Global Ecology and Biogeography* 15: 433-437.

Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* (14): 3-21.

Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1ª edición digital. *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*, Ciudad de México.

Salinas-Moreno, Y., G. Mendoza, M. A. Barrios, R. Cisneros, J. Macías-Sámano y G. Zuniga. 2004. Areography of the genus *Dendroctonus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Mexico. *Journal of Biogeography* 31(7): 1163-1177.

Snajberk, K. y E. Zavarin. 1986. Monoterpenoid differentiation in relation to the morphology of *Pinus remota*. *Biochemical Systematics and Ecology* 14(2): 155-163.

Soberón, J. y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and specie's distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10

Sosa V. y A. De Nova. 2012. Endemic angiosperm lineages in Mexico: hotspots for conservation. *Acta Botánica Mexicana* 100: 293-315.

Suárez-Mota, M E, O Téllez-Valdés, R Lira-Saade, y J L Villaseñor. 2013. Una regionalización de la Faja Volcánica Transmexicana con base en su riqueza florística. *Botanical Sciences* 91(1): 93-105.

Tardy, M., Longoria, J. F., Martínez-Reyes, J., Mitre, L. M., Patiño, M., Podilla, R., y S. Ramírez. 1977. Observaciones generales sobre la estructura de la Sierra Madre Oriental: la aloctonía del

conjunto cadena altiplano central, entre Torreón, Coah. y San Luís Potosí, SLP México. *Revista Instituto de Geografía UNAM* 75(1): 1-11.

Tomback D. F. y Y. B. Linhart. 1990. The evolution of bird-dispersed pines. *Evolutionary Ecology* 4: 185-219.

Torres-Miranda, A. y I. Luna-Vega. 2006. Análisis de trazos para establecer áreas de conservación en la Faja Volcánica Transmexicana. *Interciencia* 31(12): 849-855.

Torres-Miranda, A., I. Luna-Vega y K. Oyama. 2011. Conservation biogeography of red oaks (*Quercus*, section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *American Journal of Botany* 98(2): 290-305.

Torres-Miranda, A., I. Luna-Vega y K. Oyama. 2013. New approaches to the biogeography and areas of endemism of red oaks (*Quercus* L., section *Lobatae*). *Systematic Biology* 62(4): 555-573.

Valencia, A. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75: 33-53.

Villarreal, J. Á., O. Mares, E. Cornejo y M. A. Capó. 2009. Estudio florístico de los piñonares de *Pinus pinceana* Gordon. *Acta Botánica Mexicana* 89: 87-124.

Waters, J. M., S. A. Trewick, A. M. Paterson, H. G. Spencer, M. Kennedy, D. Craw, C. P. Burridge y G. P. Wallis. 2013. Biogeography off the tracks. *Systematic Biology* 62(3): 494-498.

Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeck y M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475-505.

Wiens, J. J. y M. J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in ecology & evolution* 19(12): 639-644.

Wilson, M. V. y A. Shmida. 1985. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* 72: 1055-1064.

Wittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains. Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279- 338.

Zavarin, E. y K. Snajberk. 1986. Monoterpenoid differentiation in relation to the morphology of *Pinus discolor* and *Pinus johannis*. *Biochemical Systematics and Ecology* 14(1): 1-11.

Zavarin, E. y K. Snajberk. 1987. Monoterpene differentiation in relation to the morphology of *Pinus culminicola*, *Pinus nelsonii*, *Pinus pinceana* and *Pinus maximartinezii*. *Biochemical Systematics and Ecology* 15(3): 307-312.

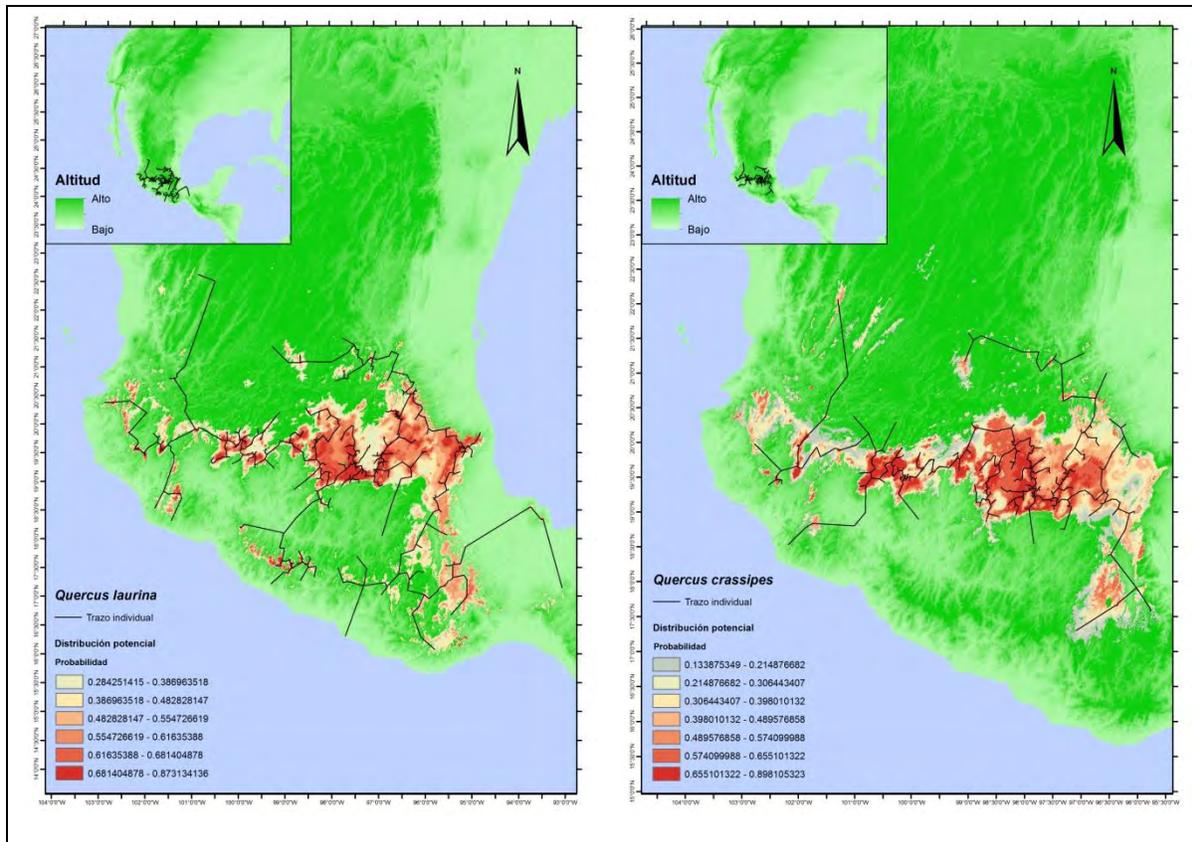
Zavarin E., K. Snajberk y L. Cool. 1990. Chemical differentiation in relation to the morphology of the single-needle pinyons. *Biochemical Systematics and Ecology* 18(2): 125-137.

Zunino, M. 2000. El concepto de área de distribución: algunas reflexiones teóricas. En: Martín-Piera, F y J. J. Morrone. *Hacia un proyecto CyTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica Pribes-2000*, pp. 79-85. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.

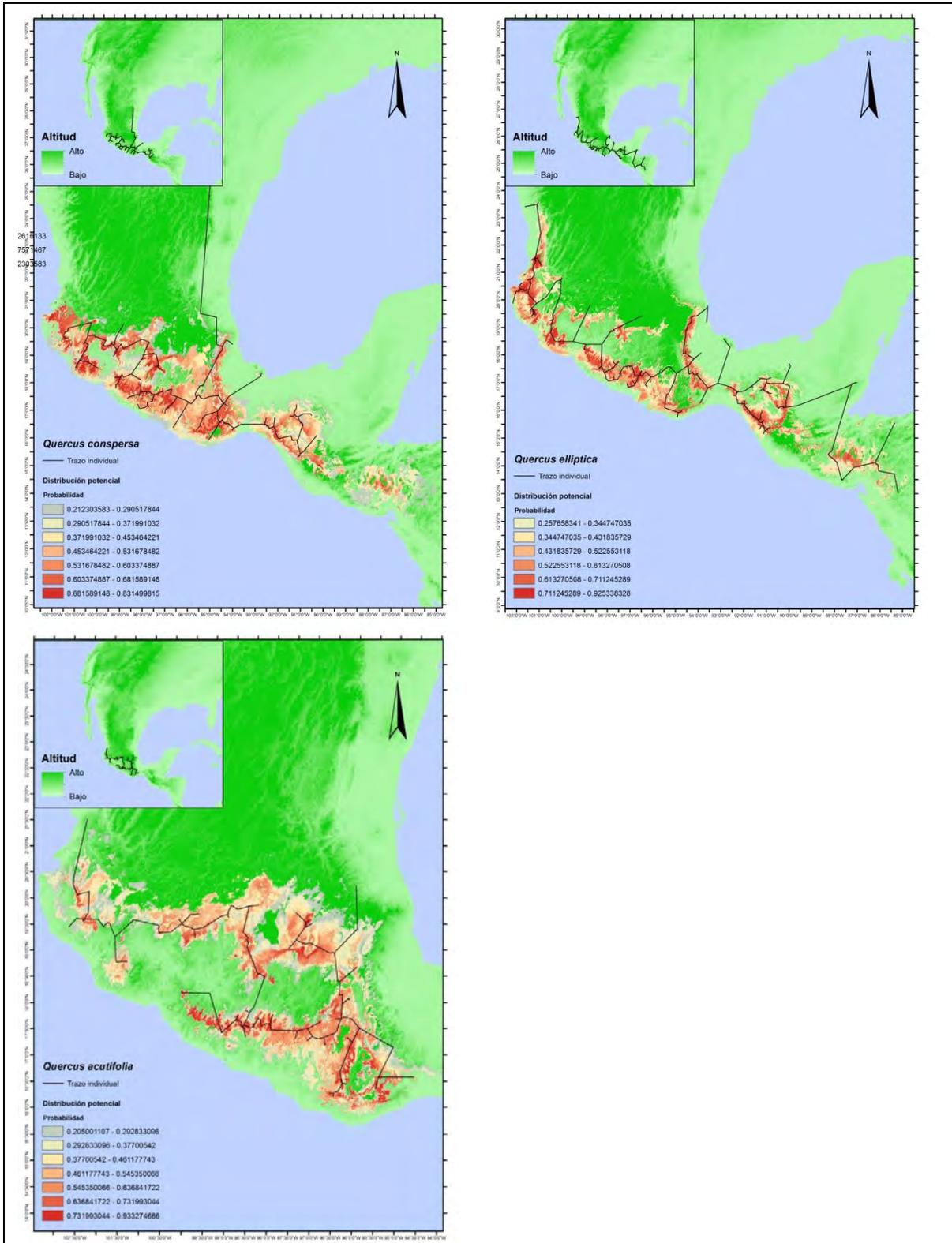
Zunino, M y C. Palestini. 1991. El concepto de especie y la biogeografía. *Anales de Biología*, 17 (Biología Animal, 6), 85-88.

Zunino, M. y A. Zullini. 2003. *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México.

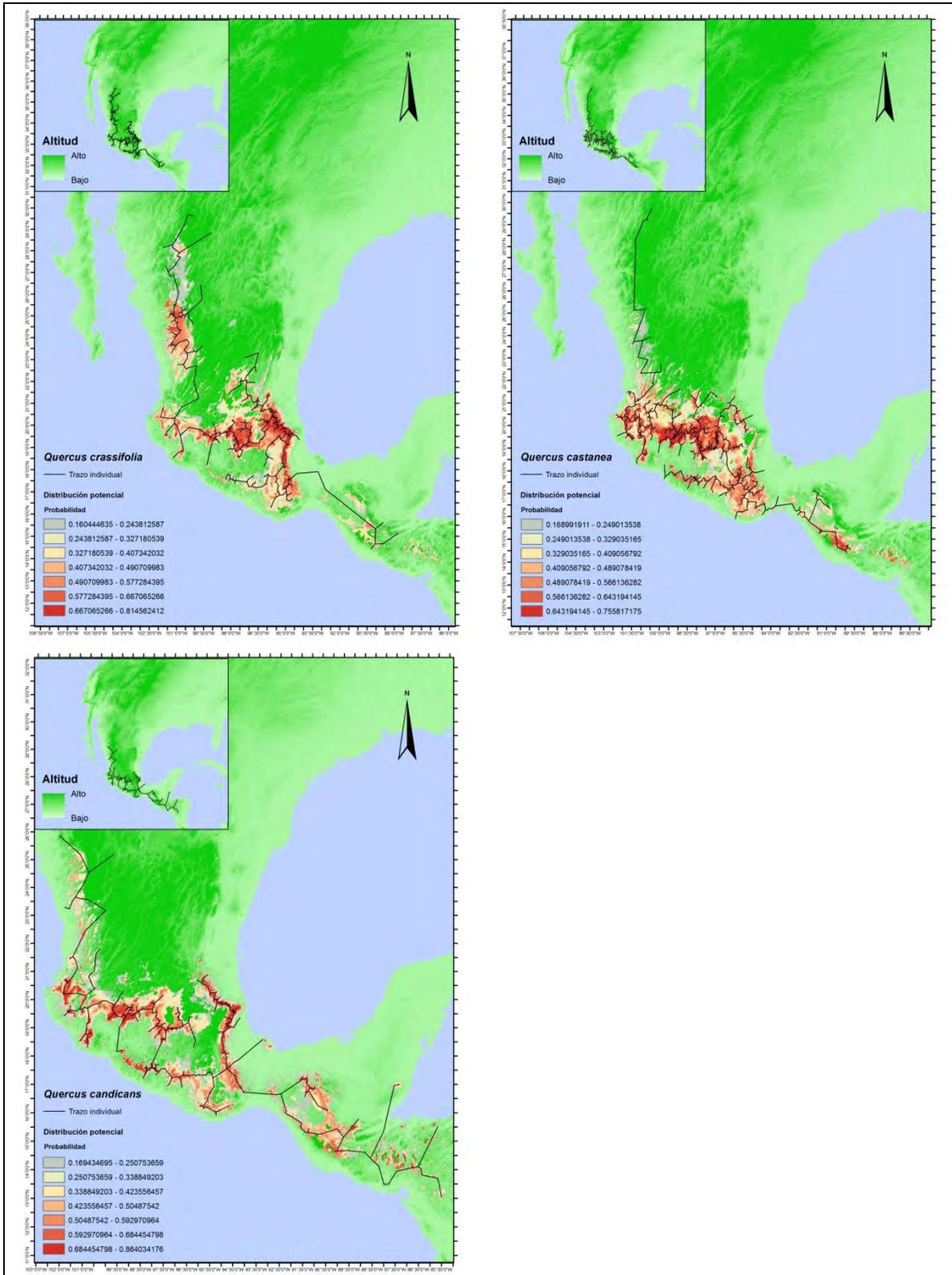
Anexo A



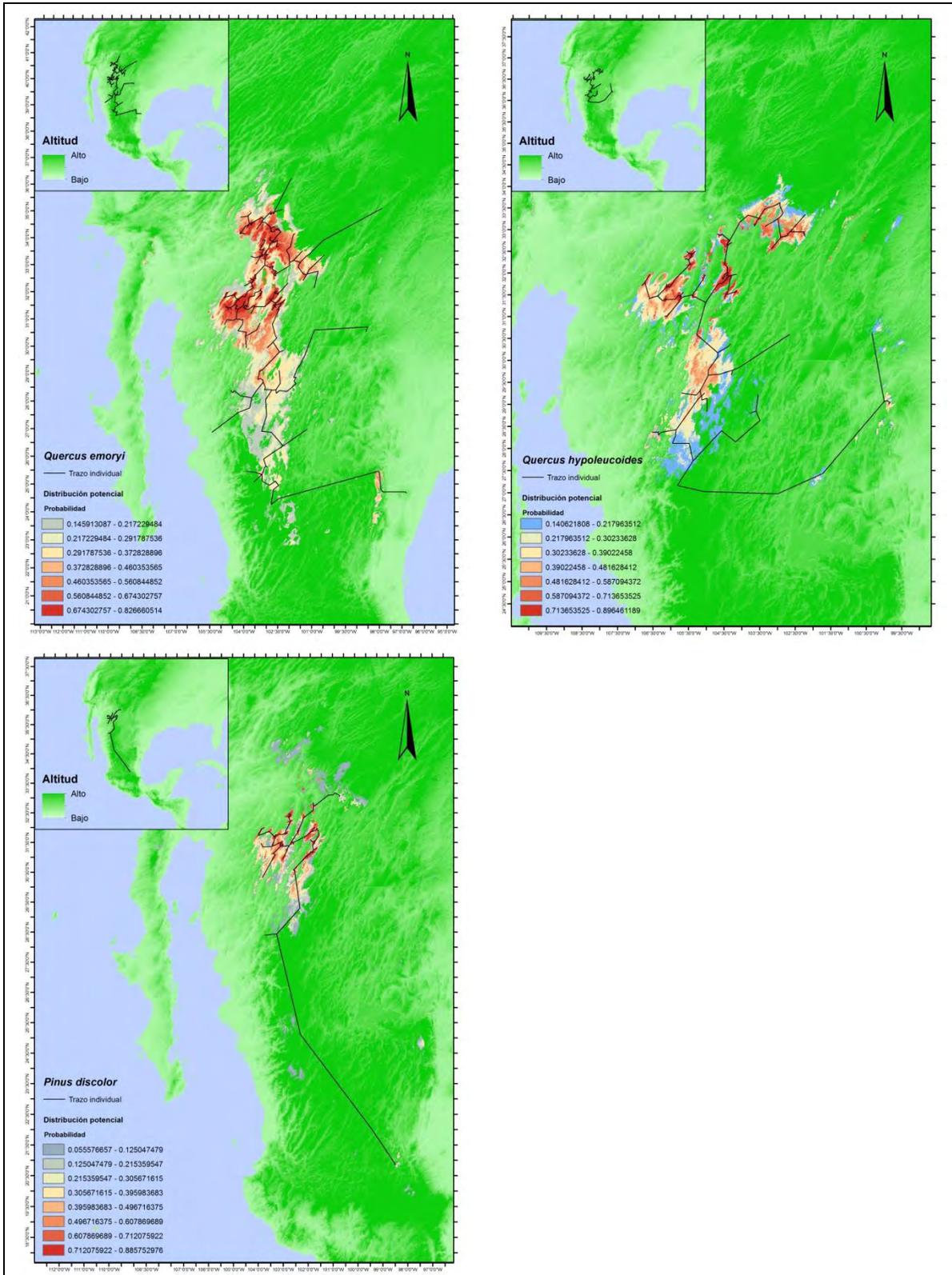
A1. Especies que forman el trazo generalizado 1: *Q. laurina*, *Q. crassipes*.



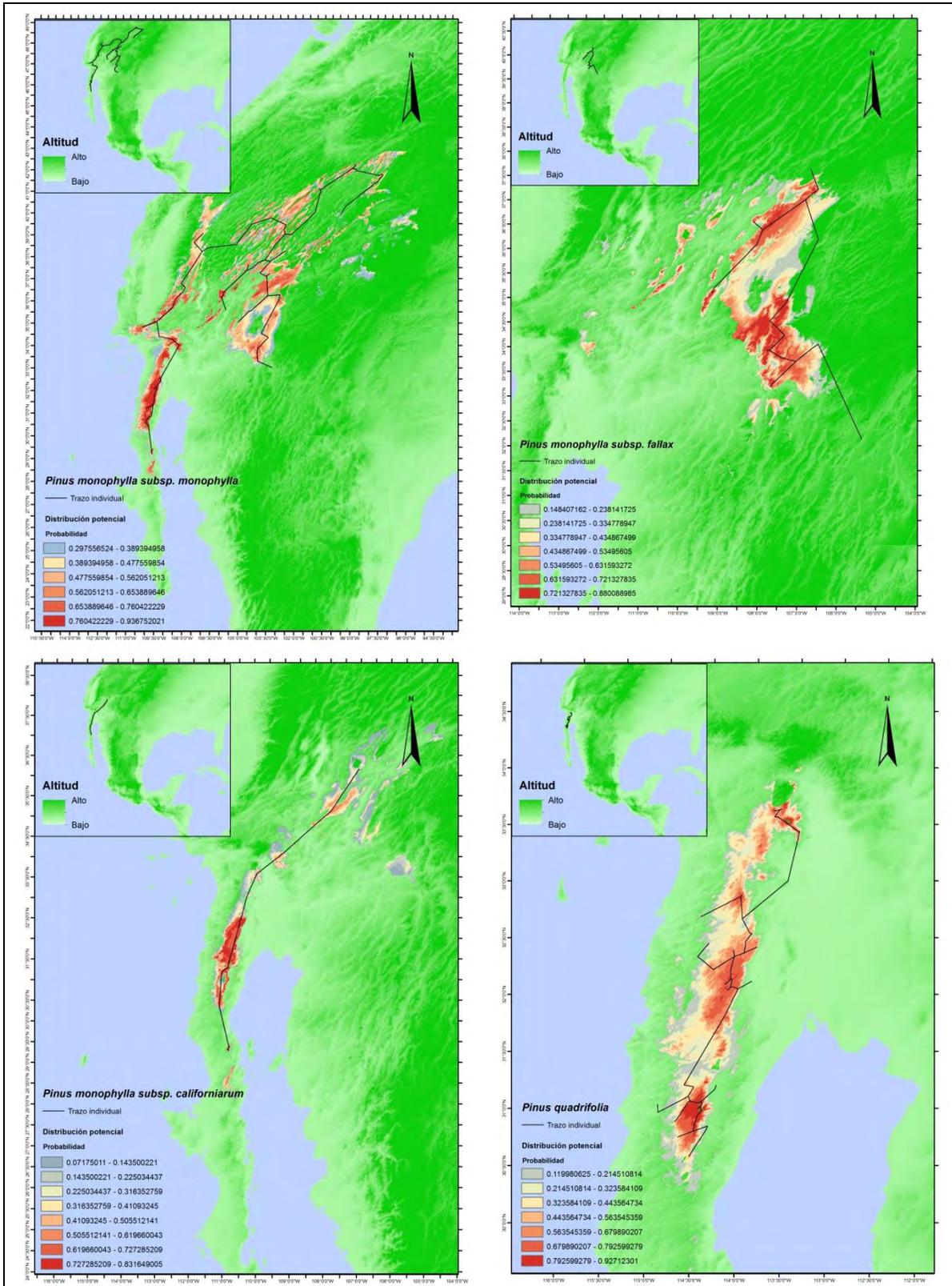
A2. Especies que conforman el trazo generalizado 2: *Q. conspersa*, *Q. elliptica*, *Q. acutifolia*.



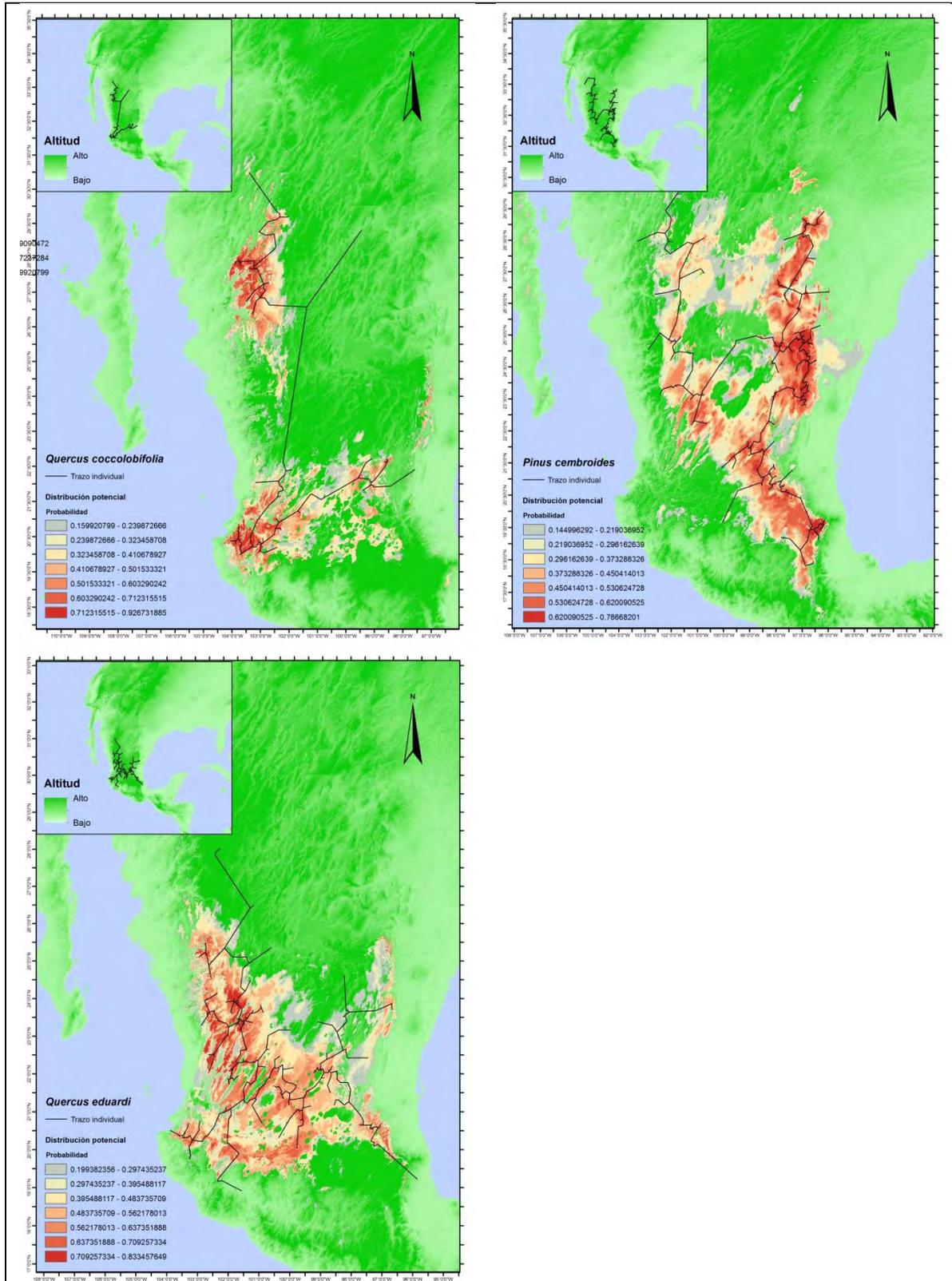
A3. Especies del trazo generalizado 3: *Q. crassifolia*, *Q. castanea*, *Q. candicans*.



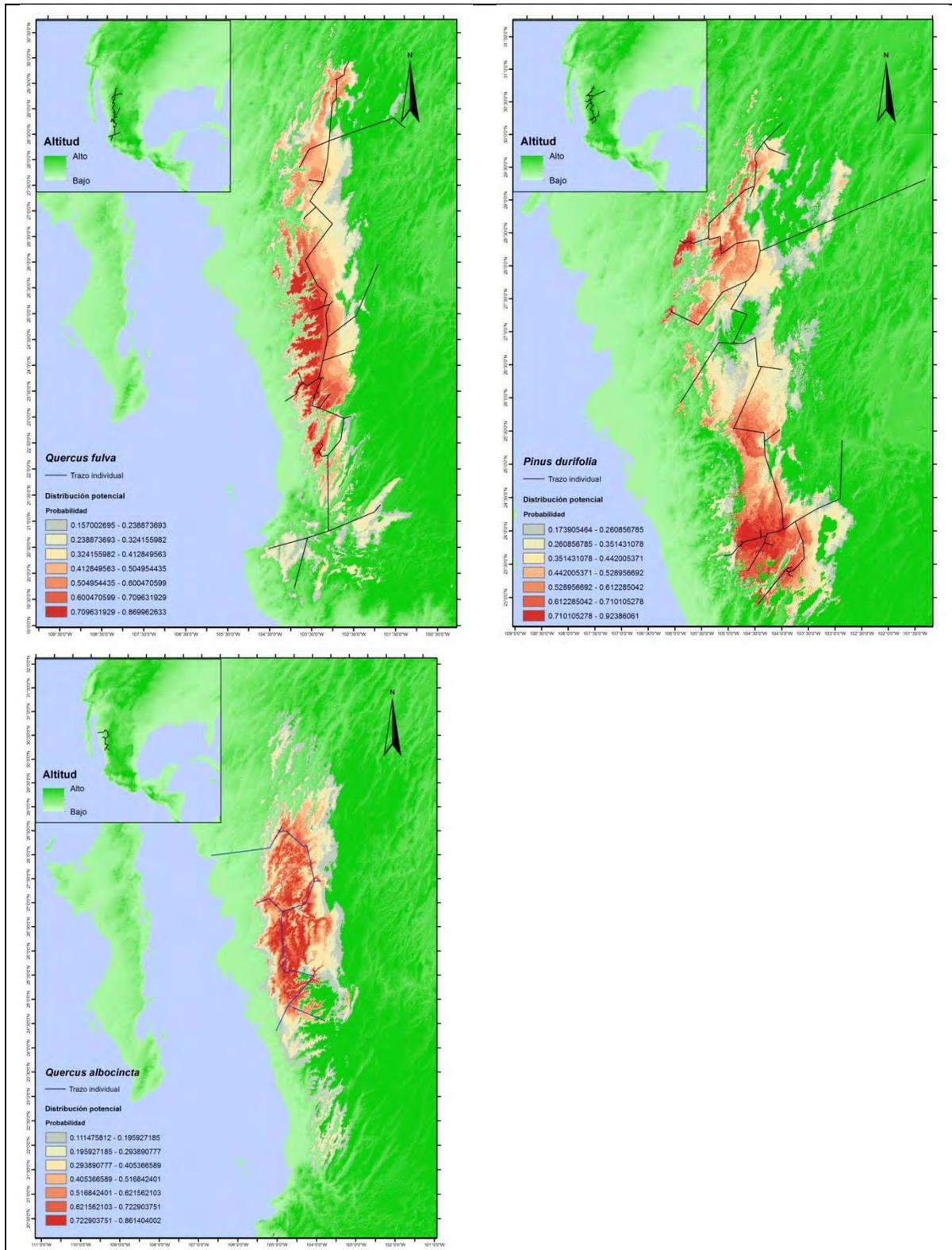
A4. Especies que forman el trazo generalizado 4: *Q. emoryi*, *Q. hypoleucoides*, *P. discolor*



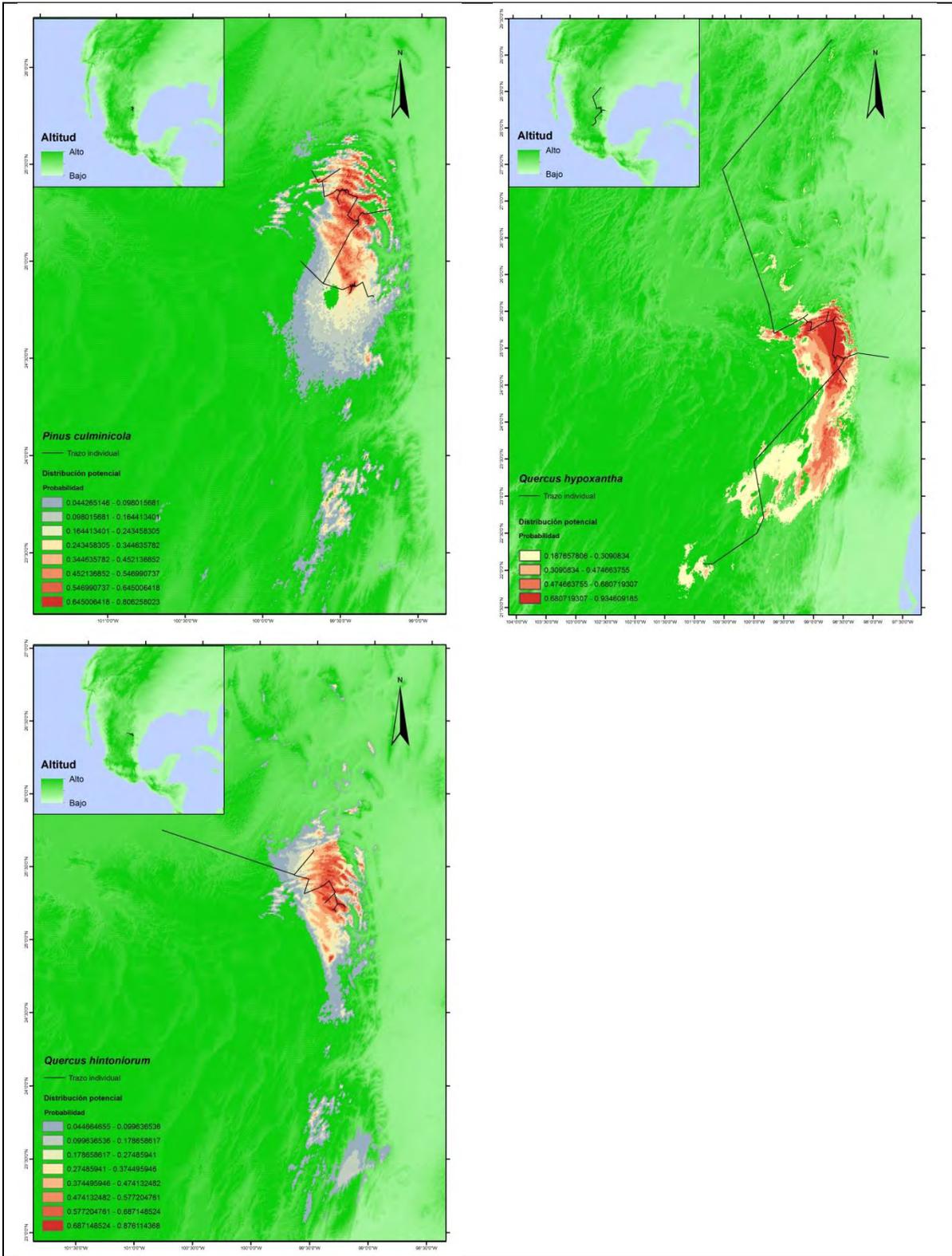
A5. Especies que forman el trazo generalizado 5: *P. monophylla* subsp. *monophylla*, *P. monophylla* subsp. *fallax*, *P. monophylla* subsp. *californiarum*, *P. quadrifolia*.



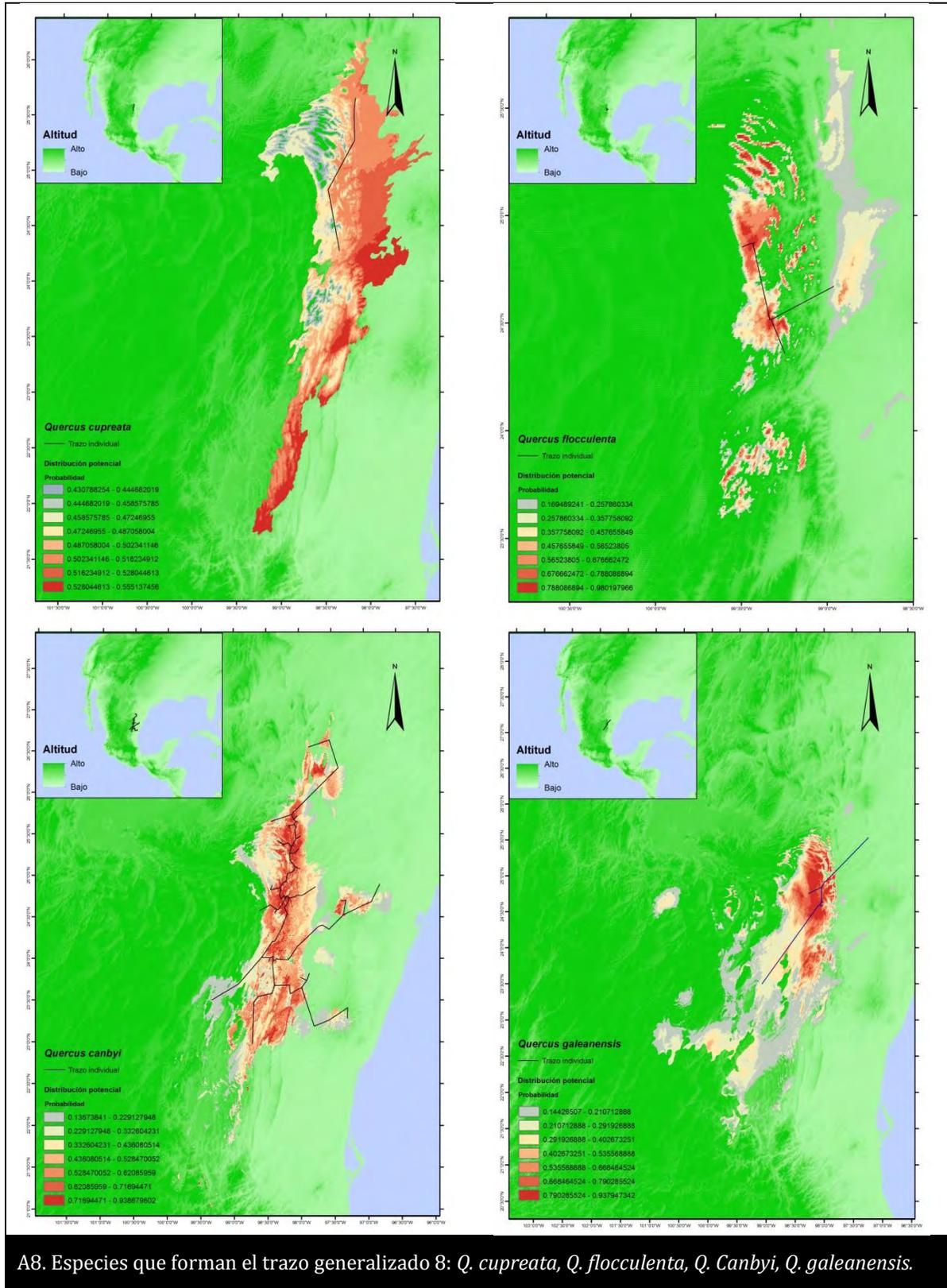
A6a. Especies que forman el trazo generalizado 6: *Q. coccolobifolia*, *P. cembroides*, *Q. eduardi*.



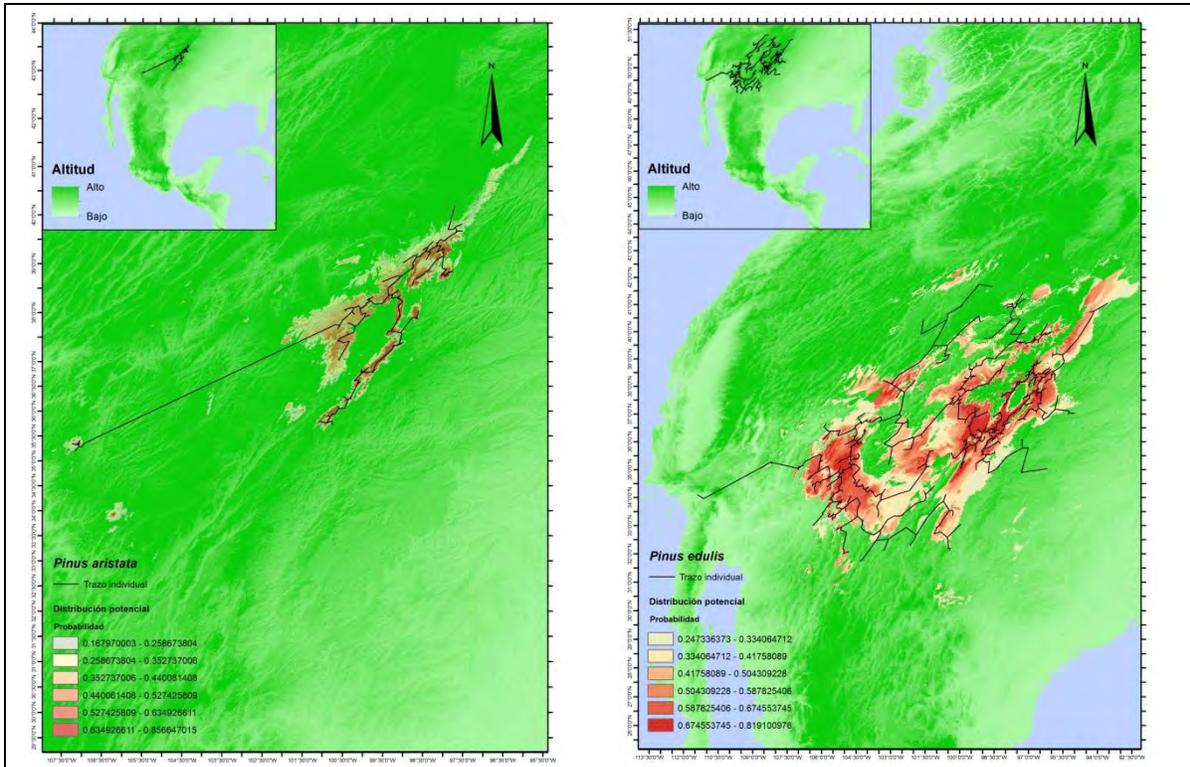
A6b. Especies que forman el trazo generalizado 6 : *Q. fulva*, *Q. durifolia*, *Q. albocincta*.



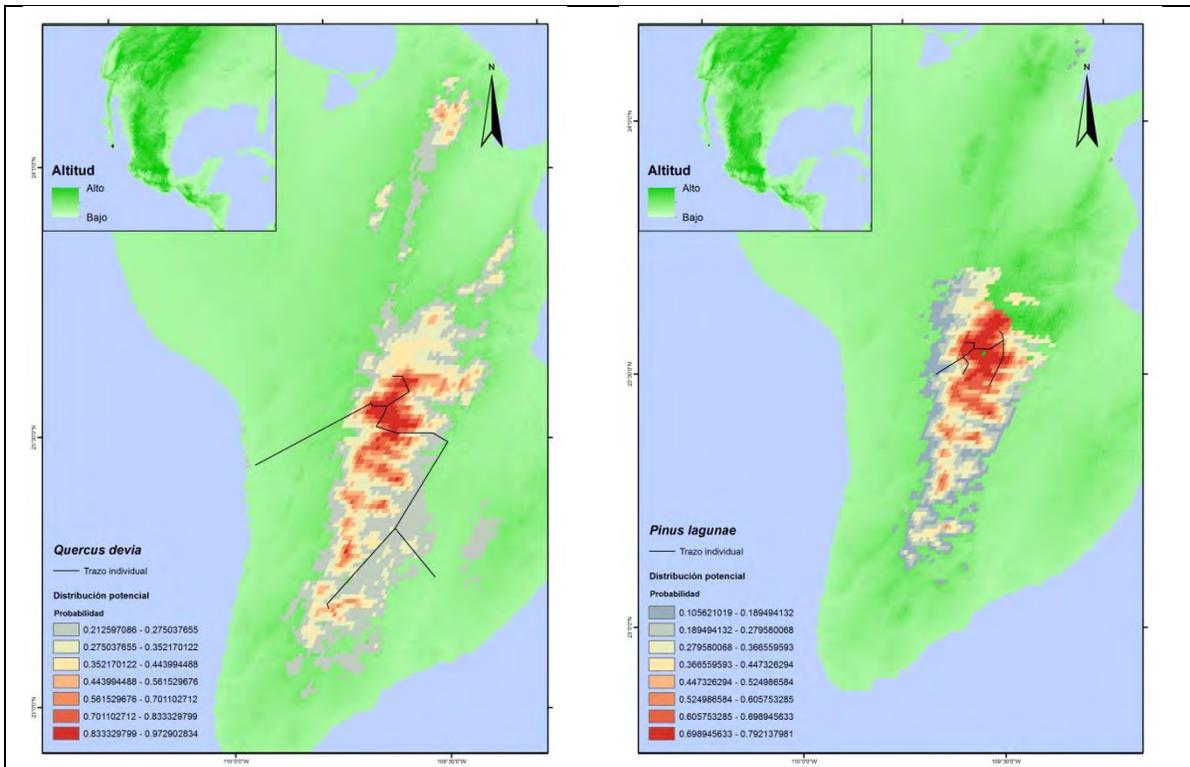
A7. Especies que forman el trazo generalizado 7: *P. culminicola*, *Q. hypoxantha*, *Q. hintoniorum*



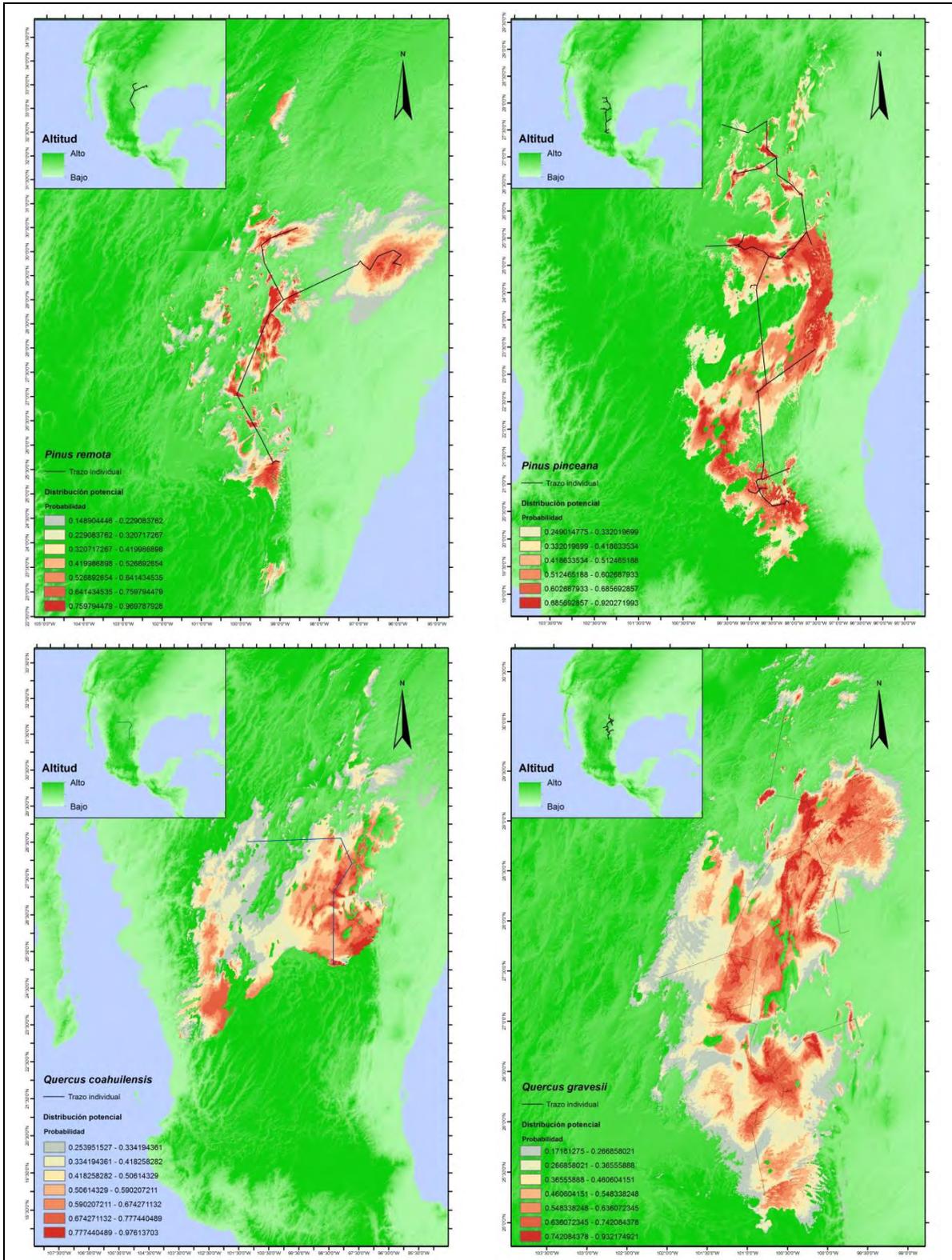
A8. Especies que forman el trazo generalizado 8: *Q. cupreata*, *Q. flocculenta*, *Q. Canbyi*, *Q. galeanensis*.



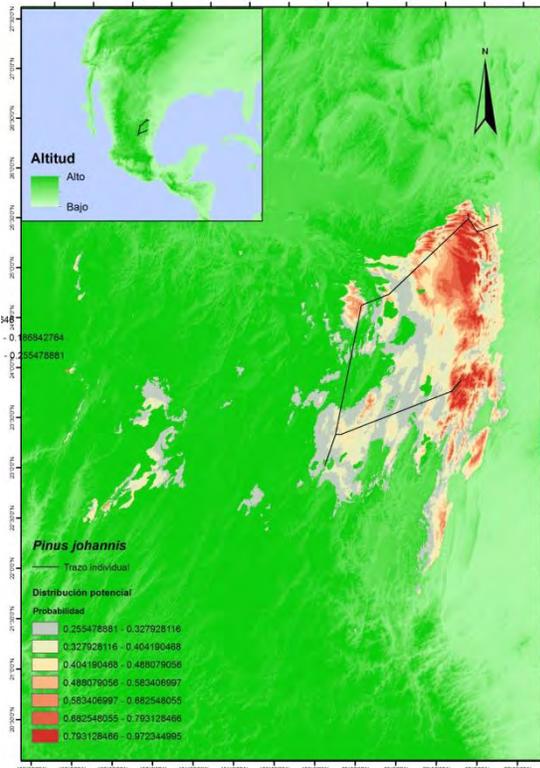
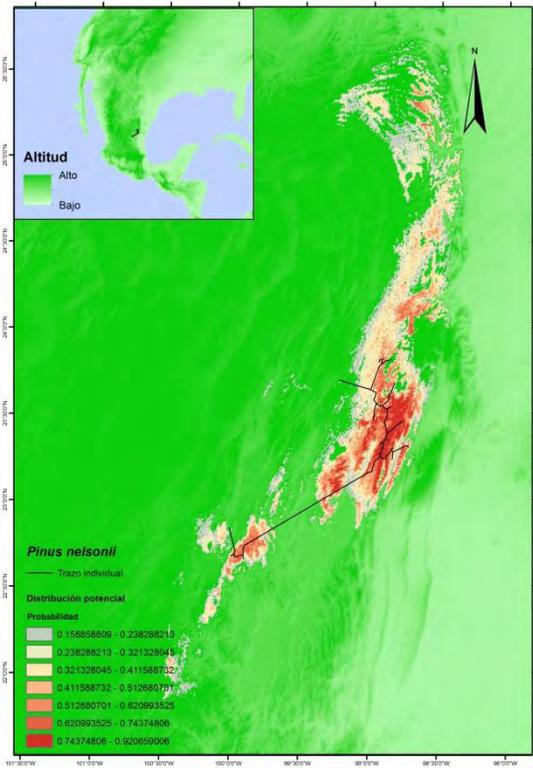
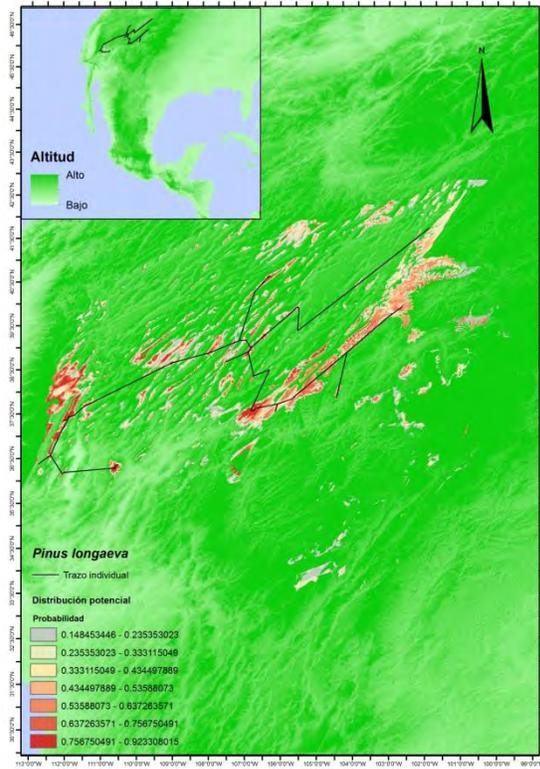
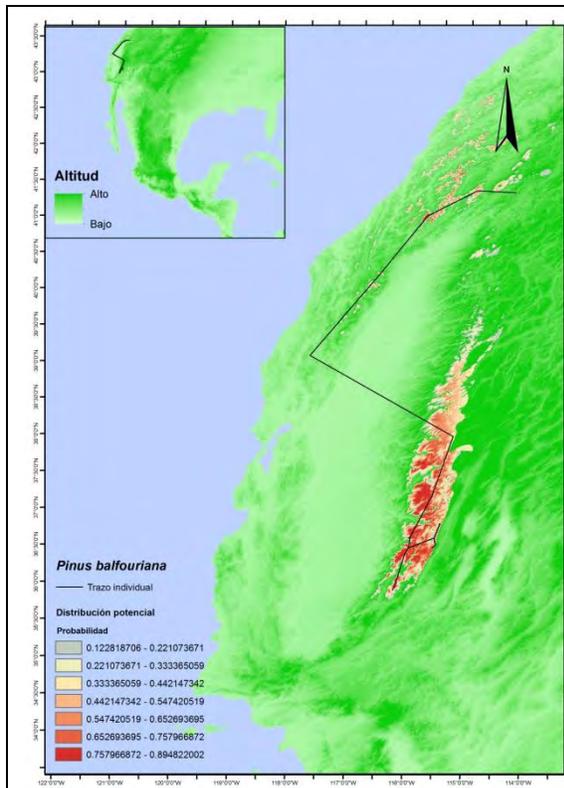
A9. Especies que forman el trazo generalizado 9: *P. aristata* (sección *Balfourianae*), *P. edulis*.



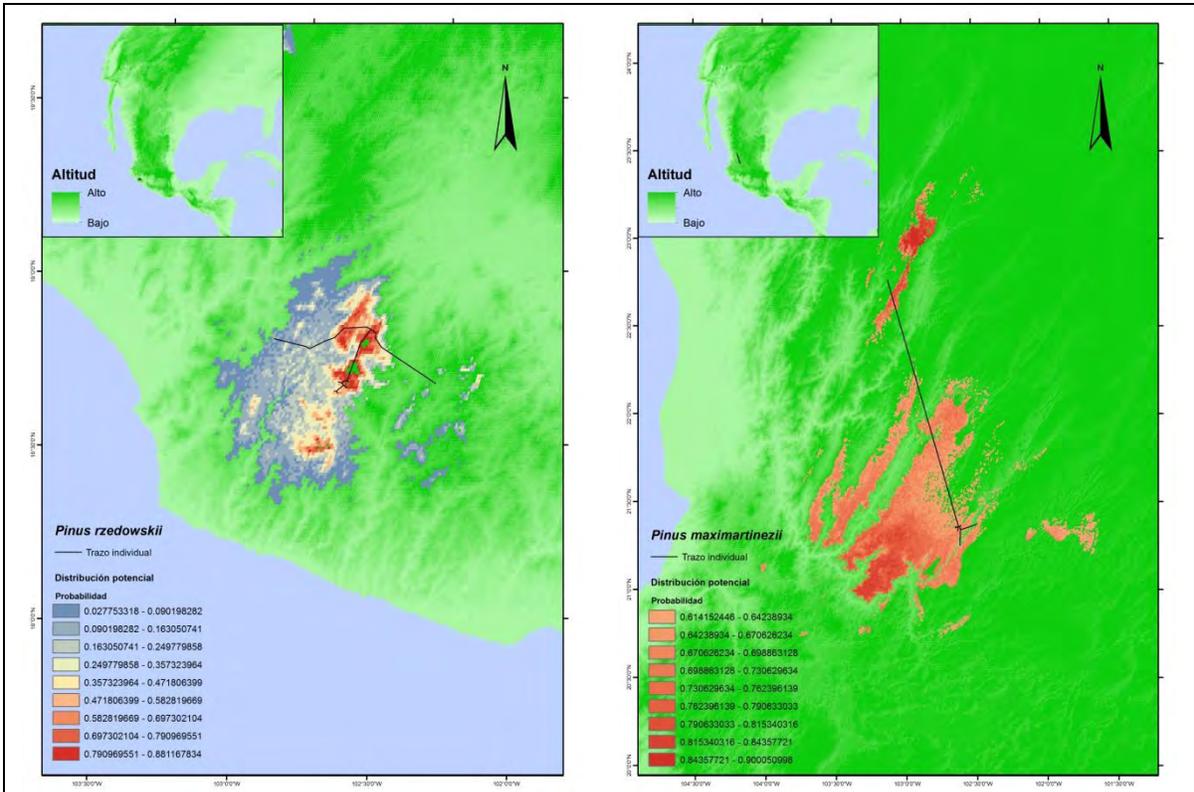
A10. Especies que forman el trazo generalizado 10: *Q. devia*, *P. lagunae*.



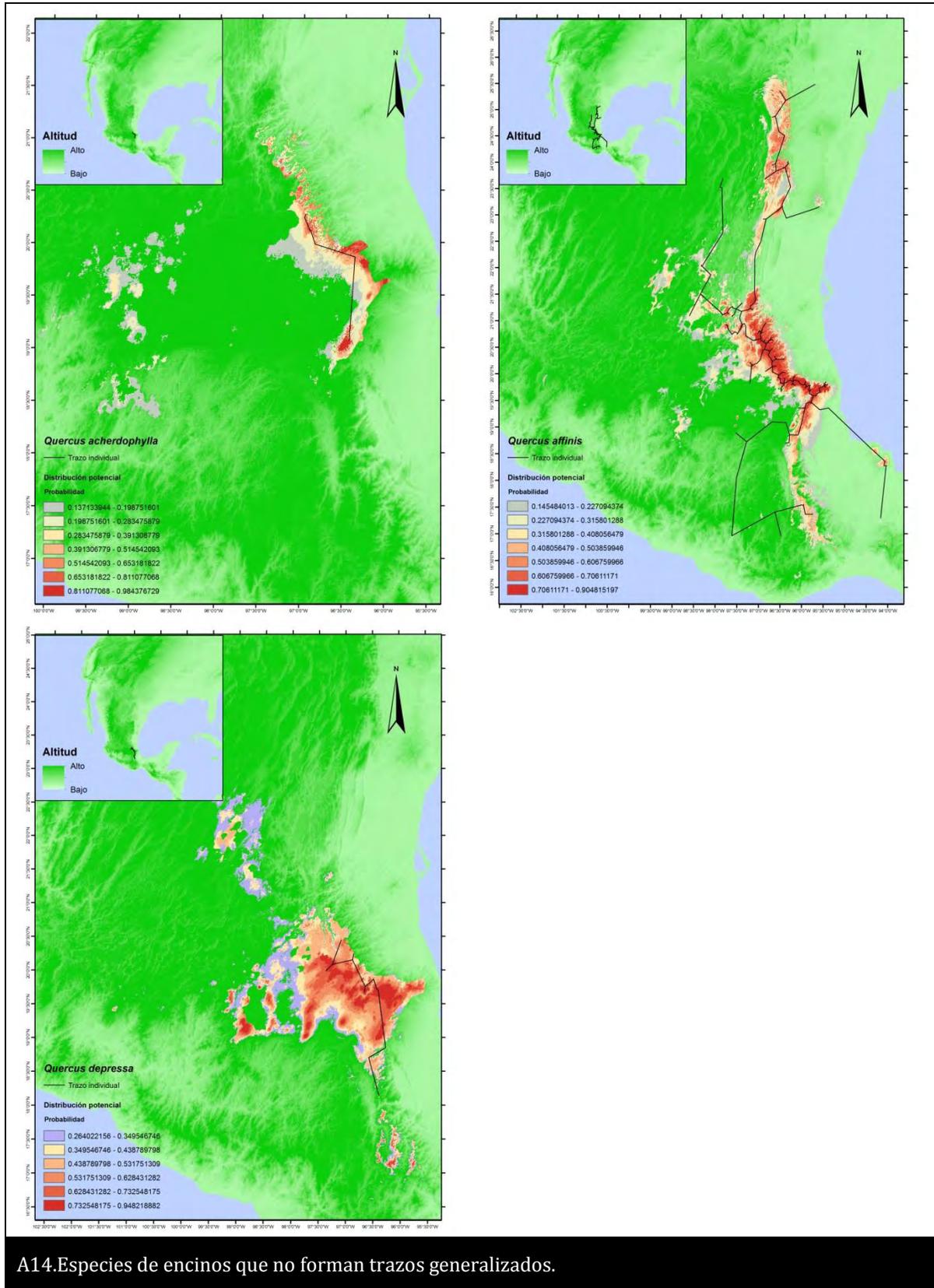
A11. Especies que forman el trazo generalizado 11: *P. remota*, *P. pinceana*, *Q. coahuilensis*, *Q. gravesii*.



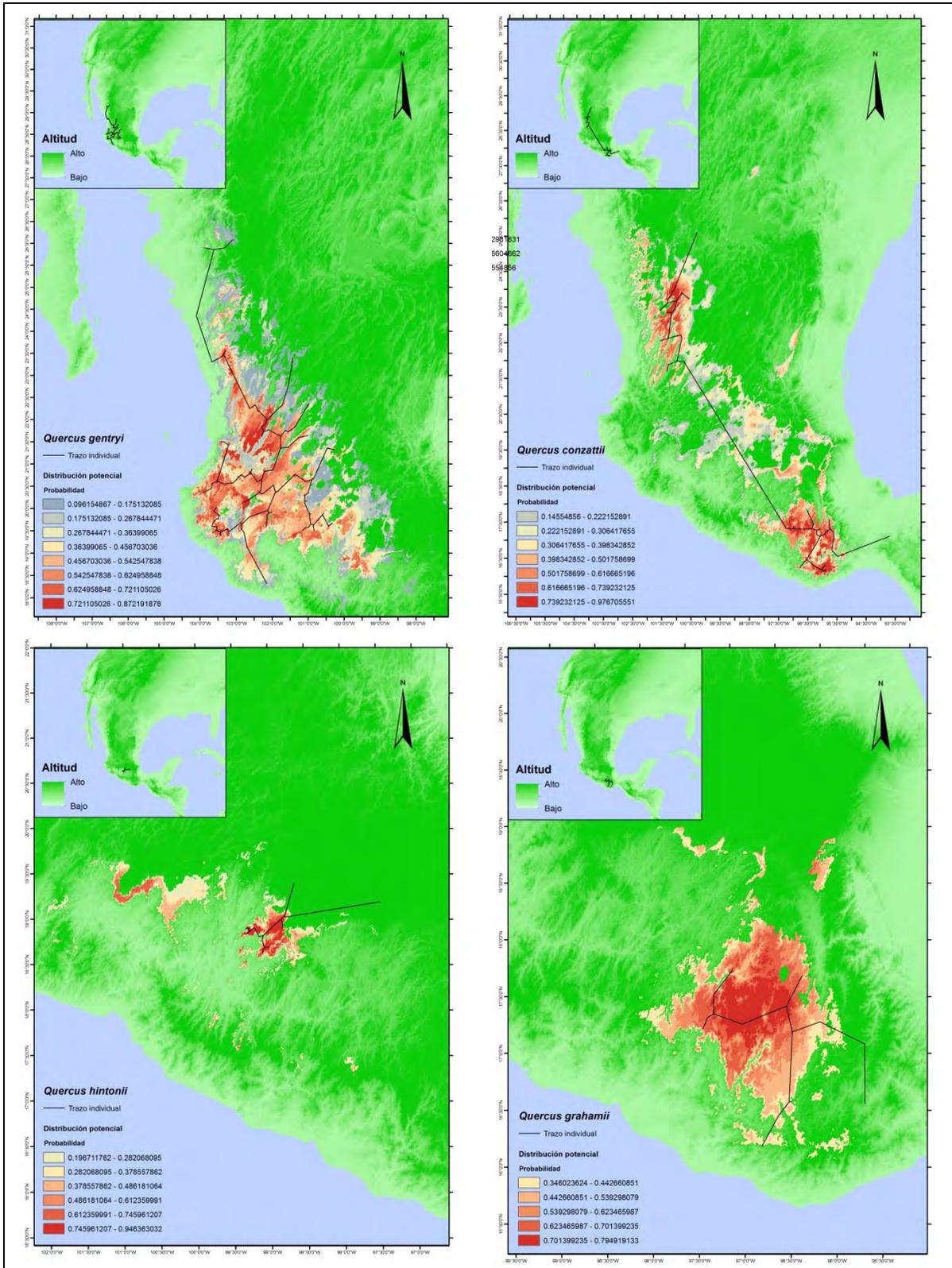
A12. Especies de pinos que no forman trazos generalizados. *P. balfouriana* y *P. longaeva* (Sección *Balfourianae*), *P. nelsonii*, *P. johannis*.



A13. Especies de pinos que no forman trazos generalizados.



A14. Especies de encinos que no forman trazos generalizados.



A15. Especies de encinos que no forman trazos generalizados.

Anexo B

Anexo B. Correlación de Spearman para las 19 variables ambientales. Variables sombreadas fueron utilizadas en el análisis. En negrita los valores menores a 0.1 y mayores a -0.1.

	BI001	BI002	BI003	BI005	BI006	BI007	BI008	BI009	BI010	BI011	BI012	BI013	BI014	BI015	BI016	BI017	BI018	BI019
BI001	1																	
BI002	-0.400*	1																
BI003	0.674*	-0.243*	1															
BI005	0.646*	0.055	0.029	1														
BI006	0.946*	-0.528*	0.818*	0.413*	1													
BI007	-0.731*	0.617*	-0.892*	-0.009	-0.895*	1												
BI008	0.802*	-0.186*	0.363*	0.739*	0.656*	-0.401*	1											
BI009	0.822*	-0.343*	0.533*	0.611*	0.787*	-0.583*	0.597*	1										
BI010	0.813*	-0.187*	0.194*	0.943*	0.618*	-0.255*	0.845*	0.716*	1									
BI011	0.951*	-0.445*	0.842*	0.429*	0.992*	-0.877*	0.671*	0.783*	0.618*	1								
BI012	0.453*	-0.508*	0.688*	-0.179*	0.622*	-0.786*	0.202*	0.404*	0.007	0.620*	1							
BI013	0.586*	-0.421*	0.785*	-0.029	0.724*	-0.834*	0.367*	0.489*	0.159*	0.732*	0.941*	1						
BI014	-0.453*	-0.100*	-0.388*	-0.422*	-0.398*	0.260*	-0.329*	-0.457*	-0.423*	-0.425*	0.078*	-0.114*	1					
BI015	0.633*	-0.088*	0.756*	0.217*	0.677*	-0.667*	0.453*	0.503*	0.321*	0.717*	0.539*	0.740*	-0.633*	1				
BI016	0.572*	-0.422*	0.793*	-0.055	0.717*	-0.839*	0.337*	0.479*	0.133*	0.726*	0.948*	0.994*	-0.119*	0.741*	1			
BI017	-0.440*	-0.139*	-0.383*	-0.423*	-0.376*	0.228*	-0.334*	-0.403*	-0.413*	-0.413*	0.109*	-0.093	0.961*	-0.637*	-0.098*	1		
BI018	0.492*	-0.285*	0.681*	-0.065	0.590*	-0.702*	0.367*	0.321*	0.114*	0.610*	0.828*	0.888*	-0.006	0.651*	0.881*	0.004	1	
BI019	-0.281*	-0.138*	-0.270*	-0.249*	-0.228*	0.100*	-0.263*	0.003*	-0.227*	-0.276*	0.209*	0.056	0.566*	-0.404*	0.047	0.676*	0.060	1

*P < 0.01

