

Diversidad filogenética y conservación: ejemplos a diferentes escalas y una propuesta a nivel poblacional para *Agave victoriae-reginae* en el desierto de Chihuahua, México

Phylogenetic diversity and conservation: examples at different scales and a
population level proposal for *Agave victoriae-reginae* in the
Mexican Chihuahuan desert

LUIS E. EGUIARTE¹, JORGE LARSON-GUERRA², JUAN NUÑEZ-FARFAN¹,
ALEJANDRO MARTINEZ-PALACIOS¹, KARINA SANTOS DEL PRADO¹ y
HECTOR T. ARITA³

¹Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-275, Ciudad Universitaria, México D. F. 04510, México, e-mail (LEE): fruns@servidor.unam.mx

²Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 399. Ciudad Universitaria, México D. F. 04510, México. ³Departamento de Ecología de los Recursos Naturales, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 27-3 (Xangari), Morelia, Michoacán 58089, México

RESUMEN

En este artículo presentamos una revisión de ideas y ejemplos en torno a distintas perspectivas de la diversidad filogenética. Los estudios de diversidad orientados a la conservación que utilizan exclusivamente la especie como unidad de análisis podrían beneficiarse de la incorporación de las propuestas de la diversidad filogenética, los análisis jerárquicos de la diversidad y de los análisis de complementariedad. Se revisan los índices de diversidad filogenética de Vane-Wright et al. (1991), May (1990) y Faith (1992), cuyos fundamentos son similares, y se ejemplifica su uso. Estos métodos de valoración diferencial de los taxa basados en la diversidad filogenética se pueden aplicar con base en datos de diferente calidad y a diferentes niveles taxonómicos y espaciales. Pueden ser utilizados para elegir: áreas de conservación con alto contenido de diversidad filogenética; de especies u otros taxa supraespecíficos que ameriten esfuerzos particulares de conservación, y para la elección de poblaciones dentro de una especie para orientar esfuerzos de conservación in situ y ex situ. El concepto de complementariedad implica encontrar el conjunto mínimo de áreas que contengan el mayor porcentaje de la diversidad filogenética total de un determinado taxón. Se recomienda aplicar este concepto con cuidado, ya que cada especie generalmente esta formada por varias poblaciones con diferentes historias de vida, adaptación local, etc., por lo que no sólo la riqueza filogenética es importante. Se revisa la partición jerárquica del índice de diversidad jerárquica propuesta por Pielou (1969) y se muestra su aplicación en la caracterización de la diversidad de tres bosques de Norteamérica. Finalmente, se desarrolla de manera explícita un análisis de diversidad filogenética para las diez poblaciones conocidas de *Agave victoriae-reginae*, una especie endémica y amenazada del desierto chihuahuense mexicano. Haciendo uso de una genealogía de poblaciones (dendrograma) derivada de distancias genéticas, y empleando datos demográficos y de diversidad genética, se identificaron las poblaciones prioritarias para la conservación.

Palabras clave: *Agave victoriae-reginae*, análisis de complementariedad, desierto chihuahuense, diversidad filogenética, diversidad jerárquica, genética de poblaciones.

ABSTRACT

In this paper we present a review of ideas and examples related to different perspectives on phylogenetic diversity. Studies on diversity focused on conservation biology and based on species as the units of analysis can benefit from incorporating the proposals of phylogenetic diversity, hierarchical analysis of diversity and critical fauna analysis. The

Trabajo presentado originalmente en el "Taller sobre Ecosistemas de Zonas Mediterráneas" organizado por la Red Iberoamericana de Ecosistemas Mediterráneos, CYTED-CONICYT, Chile, 14-16 de mayo de 1997

methods outlined by Vane-Wright et al. (1991), May (1990), and Faith (1992), whose foundations are similar, are briefly reviewed and their use is exemplified. These methods, based on phylogenetic diversity, can accommodate in their analyses data of different quality and at different hierarchical levels, both taxonomically and spatially. Their application can be used as a guide for selecting, for conservation purposes, areas with a high phylogenetic diversity, species or higher level taxa that deserve particular conservation efforts, or populations for ex situ and in situ conservation measures. The method of critical fauna analysis seeks to find the minimum set of areas which encompass the highest proportion of total phylogenetic diversity of a particular taxon. However, it is recommended to use this concept carefully since species are composed of numerous populations with different life histories, levels of local adaptation, etc., and not only phylogenetic diversity must be accounted for. Pielou's (1969) partitioning of the Shannon diversity index is reviewed and its application in the characterization of the diversity of three North American forests is shown. Finally, an analysis of phylogenetic diversity is developed for the ten known populations of *Agave victoriae-reginae*, an endemic and endangered species from the Chihuahuan desert, in Mexico. Data from population genetics (genetic diversity, number of alleles, etc.) and population size, together with the genealogy of populations derived from a cluster analysis using Nei's genetic distances, were used to reveal the populations that merit particular conservation efforts from the phylogenetic diversity point of view.

Key words: *Agave victoriae-reginae*, complementarity analysis, Chihuahuan desert, phylogenetic diversity, hierarchical diversity, population genetics.

INTRODUCCION

Hace más de veinticinco años Robert MacArthur (1972) señalaba que: "Tal vez la palabra diversidad, como muchas otras palabras del vocabulario inicial de los ecólogos ("sere", "ecotono", y otras), debiera ser eliminada (...) al hacer más daño que beneficio. Para algunas personas diversidad significa el número de especies, para otras ésta incorpora tanto el número como la equitabilidad de sus abundancias, y para otras puede ser vista como un vector donde un componente es el número de especies y el segundo la equitabilidad de las abundancias; para otros más es mejor descrita por la curva de abundancias relativas". El año en que se editó el clásico "Geographical Ecology" coincide también con la prematura muerte de su autor. En este artículo presentamos, como un modesto homenaje a uno de los fundadores de la ecología evolutiva y de poblaciones, una breve revisión de ideas y ejemplos concretos que agrupamos bajo el nombre de diversidad filogenética. Los estudios de diversidad orientados a la conservación que utilizan exclusivamente la especie como unidad de análisis, podrían beneficiarse de la incorporación de las propuestas aquí analizadas.

Indudablemente el concepto de diversidad es paradójico ya que, aunque sigue siendo un concepto central en la ecología, existen tantos significados, usos y medidas que la palabra resulta poco útil e incluso confunde ciertas discusiones teóricas relevantes (Hurlbert 1971, Peet 1974, Cousins

1991). La biología de la conservación, en los últimos treinta años, ha aumentado tanto la calidad de la información utilizada en la toma de decisiones, como los recursos financieros ejercidos, debido a la urgencia que provoca la crisis de la extinción antropogénica. En este contexto surge el concepto de biodiversidad que es ampliamente incluyente y sugiere la consideración de aproximaciones a la diversidad desde diferentes disciplinas de la biología. La biodiversidad es un término de reciente incorporación al vocabulario y su definición puede ser pragmática: "...totalidad de los genes, especies y ecosistemas de una región" (WRI, IUCN & UNEP 1992), hasta una de amplia cobertura y poca operatividad: "la variabilidad de los 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" (CBD 1992). Entre ambos extremos hay una definición particularmente adecuada a nuestro tema de interés. Para di Castri y Younes (1996) la biodiversidad es "... el ensamble y las interacciones jerárquicas, a diferentes niveles de integración, de las escalas de organización genética, taxonómica y ecológica". De hecho, y como es nuestra intención mostrar aquí, la diversidad filogenética es un concepto que recorre con solidez dife-

rentes interacciones jerárquicas en diferentes niveles de integración.

La esencia de esta discusión está ligada a la pregunta planteada por Brooks et al. (1992), “¿Debemos dar prioridad, en las decisiones de conservación, a las áreas con mayor número de especies?” Ellos señalan que para contestar esta pregunta necesitamos información acerca del número de especies y de su historia evolutiva. Este es el principio básico de la aplicación de la diversidad filogenética a la conservación.

Lamentablemente es cada vez menos la diversidad biológica que debemos conservar y quizá una de las pocas consecuencias positivas de la crisis de la biodiversidad ha sido la convergencia del pensamiento taxonómico, evolutivo, y filogenético, con la ecología en el contexto de la biología de la conservación (Chernoff 1986, Eldredge 1992). Esta convergencia busca, de manera general y con diferentes enfoques, dar un valor diferencial a los taxa en función de la

“carga evolutiva” que llevan. Es tal la crisis de la biodiversidad que es necesario y urgente reconocer taxa y regiones prioritarias para la conservación. Por ello, si uno de los objetivos de la biología de la conservación es maximizar la cantidad de “información genética” protegida y viable, entonces la diversidad filogenética es una herramienta fundamental para la toma de decisiones. Por otro lado, si reconocemos que los principios de reconstrucción filogenética pueden ser aplicados en un continuo que va desde la variación genética a nivel de poblaciones hasta la diferenciación de taxa lejanamente emparentados (Fig. 1), entonces los análisis de diversidad filogenética deben utilizar diferentes metodologías de acuerdo con las escalas espacial y taxonómica de cada caso y con la calidad de los datos con que se cuenta. Revisar estas ideas y aportar ejemplos particulares de su aplicación es el objetivo de esta contribución.

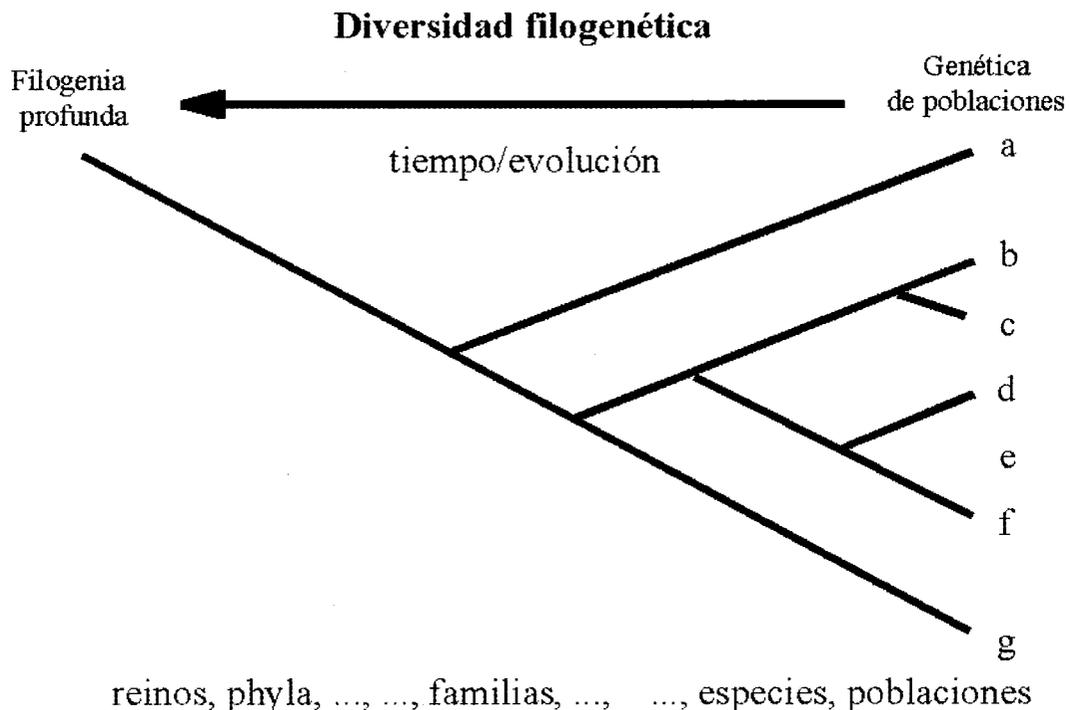


Fig. 1. Representación gráfica de la diversidad filogenética. El árbol representa un continuo filogenético que va desde poblaciones hasta reinos. Mientras más profundo es el enraizamiento de un taxón más diferenciado está de otros taxa y más relevante es su conservación.

Graphic representation of phylogenetic diversity. The tree represents a phylogenetic continuum from populations to kingdoms; the deeper a taxon is rooted in the phylogeny, the more differentiated it is and the higher its relevance to conservation.

Diversidad filogenética

La idea básica de la diversidad filogenética fue expresada por Atkinson (1989) de la siguiente manera: "Dados dos taxa amenazados, uno no emparentado a las otras especies vivientes y el otro relacionado a especies comunes y de amplia distribución, suena razonable dar prioridad a la forma filogenéticamente más distinta". Este razonamiento sugiere que se les puede asignar un valor diferencial a los taxa en función de su rareza filogenética o de la cantidad de información genética que contienen. Es importante resaltar que este razonamiento es equivalente, aunque en diferente contexto y escala, a la idea de la diversidad jerárquica de Pielou (1975) explicada así: "Considere cualquier comunidad con s especies y con ciertas proporciones de sus miembros en las diferentes especies. Uno consideraría su diversidad mayor (de la comunidad) si las especies pertenecieran a diferentes géneros, que si todas fueran congénicas, y más grande aún si estos géneros pertenecieran a varias familias y no sólo a una".

Sin pretender negar que cada especie es importante y que la riqueza es un atributo relevante para la conservación, enfatizamos que el uso de la riqueza como criterio es un razonamiento que lleva implícito una valoración similar para todas las especies, que no diferenciamos el papel ecológico de cada una de ellas, o en palabras de May (1990) "¿podría la WWF reemplazar su logotipo de panda por cualquier especie de roedor?"

La explosión de datos moleculares y métodos de reconstrucción filogenética ha generado un interés renovado por las filogenias por lo que estamos en un momento oportuno para comenzar a utilizarlas ampliamente en el contexto de la conservación. Una herramienta fundamental para estudiar la diversidad genética en diferentes niveles de integración es el uso de las filogenias. En ellas se resume el grado de divergencia entre diferentes grupos de organismos y el concepto de filogenia se puede usar a todos los niveles de la jerarquía biológica. Este continuo evolutivo de la vida permite el análisis de filogenias profundas como las de Woese (1987), así

como análisis a diferentes niveles taxonómicos en plantas (Chase et al. 1993, Duvall et al. 1993a, b, Eguiarte et al. 1994, Eguiarte 1995) y animales (Sibley & Ahlquist 1990, Graur 1993).

Reconstrucción filogenética

Brevemente, podemos señalar que los métodos cladistas basan su análisis filogenético en la búsqueda de caracteres homólogos derivados, en los cuales se puedan distinguir diferentes estados de carácter que permitan encontrar las afinidades genealógicas. El método de parsimonia es de los más usados en la reconstrucción filogenética; con él se construyen todos los árboles posibles y se elige como la filogenia más probable al árbol con el menor número de pasos. Los métodos de similitud utilizan los caracteres para producir una matriz que contiene las distancias entre cada par de taxa. Existen diferentes métodos para estimar las distancias entre taxa, según los caracteres utilizados. Por ejemplo, con datos de isoenzimas se usan las distancias genéticas de Nei (1978), y si son secuencias de ADN se usa el número corregido de sustituciones nucleotídicas (ver Kimura 1983). Con base en este tipo de matrices de datos, los algoritmos de reconstrucción filogenética nos permiten obtener un árbol que representa las relaciones entre los taxa.

Los diferentes algoritmos de reconstrucción filogenética usan diferentes reglas de unión entre los taxa que implican diferentes supuestos acerca del modo y ritmo ("tempo and mode") de la evolución de los caracteres en los organismos. Por ejemplo, algoritmos como el UPGMA (Unweighted pair-group method with arithmetic mean), asumen necesariamente una tasa de evolución constante; el de Fitch-Margoliash, y el de neighbor-joining, no asumen una constancia en la tasa de evolución entre linajes, es decir un reloj molecular (ver Eguiarte et al. 1997).

Al analizar un árbol filogenético (Eguiarte et al. 1997) es importante considerar que:

i) Para enraizar el árbol usualmente se utiliza un grupo externo, que es necesario para darle polaridad al cambio de los carac-

teres y, por tanto, a la filogenia. Se debe tener cuidado al elegir el grupo externo ya que la dirección del cambio observada puede ser un artefacto.

ii) En algunos casos el árbol simplemente refleja la posición relativa entre las diferentes ramas o taxa terminales, es decir, la topología. En otros, el largo de las ramas se ajusta a un reloj molecular por lo que el largo es proporcional al tiempo de divergencia entre los taxa. Ambos tipos de árboles son útiles pero debemos tener claro lo que cada uno de ellos expresa.

iii) La confiabilidad de un árbol puede ser evaluada comparando los árboles producidos mediante métodos de pseudo-muestreo como "bootstrap" o "jackknife"; el número de pasos que implica cada árbol (parsimonia); los intervalos de confianza del largo de las ramas, y los valores de confiabilidad para cada ramificación.

Por otra parte, como aún no es posible contar con filogenias para la mayoría de los grupos de seres vivos, los análisis de diversidad filogenética pueden utilizar las clasificaciones taxonómicas. En sentido estricto, estos análisis son de diversidad taxonómica jerárquica pero los incluimos bajo el concepto de diversidad filogenética porque consideramos que su importancia no debe ser minimizada simplemente por no fundamentarse en filogenias con datos moleculares. La clasificación taxonómica contiene mucha información acerca de la historia natural, biogeografía y evolución ("taxonomic statements"; Micevich & Platnick 1989) que muchas veces refleja adecuadamente las relaciones filogenéticas. Las incongruencias usualmente se han encontrado en los grupos más pobremente entendidos (Duvall et al. 1993a, b, Eguiarte et al. 1994, Eguiarte 1995).

La agonía de elegir

Vane-Wright et al. (1991) propusieron un índice de contenido de información filogenética cuyo fundamento es sencillo explicar con un ejemplo. Si la tuatara (*Sphenodon punctatus*) es el taxón basal en la filogenia de las lagartijas y serpientes, esta especie valdría tanto como las restan-

tes 6,800 especies de lagartijas y serpientes. Esta es una propuesta evidentemente extrema por lo que estos autores proponen un índice ponderado que sin caer en la valoración extrema asigna a cada taxón terminal un porcentaje del contenido de información filogenética total del grupo.

En la Figura 2a presentamos un ejemplo hipotético con doce taxa (A, ..., L). En el método de Vane-Wright et al. (1991) se cuenta la totalidad de los nodos o puntos de ramificación que hay en la filogenia, y se cuenta el número de nodos (N) que se requieren para ir desde la raíz del árbol hasta cada uno de los taxa terminales. Mientras menor sea el número de nodos más basal será el taxón. El cociente del total de nodos (T) respecto al número de nodos de cada taxón (T/N) produce un valor para cada taxón terminal, que entre más alto indica un enraizamiento más basal en la filogenia. Para normalizar el índice se divide el valor de cada taxón entre el valor más bajo de T/N (en el caso de la Fig. 2, es 6,5) y así se obtiene un índice normalizado que es de 1 para el taxón menos informativo, y entre más alto indica que hay mayor contenido de información filogenética. Finalmente, este valor se expresa en forma porcentual respecto al total de información filogenética del conjunto de taxa analizados. En nuestro ejemplo el taxón H posee la mayor cantidad de información filogenética. Uno de los problemas de basar el análisis en el conteo de nodos es que no produce una diferenciación que sería útil entre los taxa E, F y G. Los dos últimos son los únicos que contienen la información producida en la primera ramificación del taxón A-G mientras que E comparte la información de esa misma ramificación con A-D. También es importante anotar que el grupo elegido para el análisis determina el contenido total de información filogenética en cada caso y que el valor asignado por el índice no es un atributo invariable de cada especie.

Cuando la filogenia utilizada no está completamente resuelta el índice de Vane-Wright et al. (1991) puede dar mucho valor filogenético a taxa bien diversificados o carecer de resolución para dar peso diferencial a cada taxón. Por estas razones, May (1990) sugiere que en lugar de contar

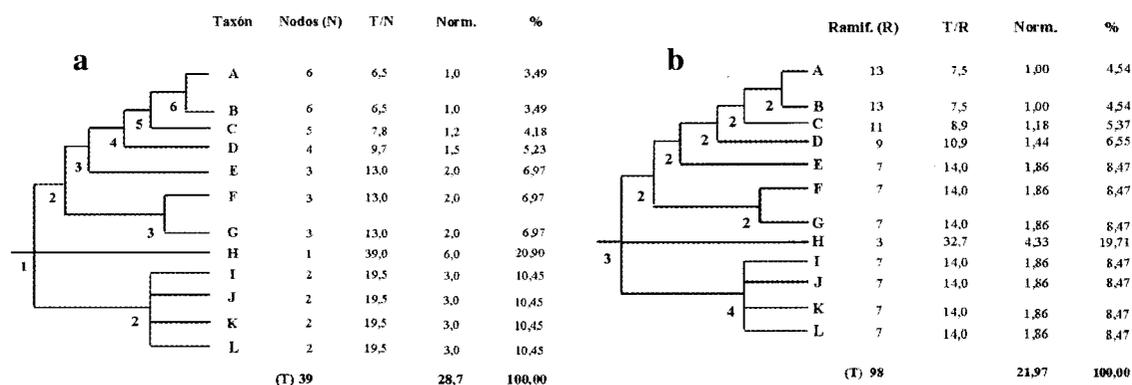


Fig. 2. Índices de diversidad filogenética (a) de Vane-Wright et al. (1991) y (b) de May (1990). Ejemplo hipotético con doce taxa terminales e idéntica topología para ambos índices. Ver detalles de su estimación en el texto.

Phylogenetic diversity indices: (a) Vane-Wright et al. (1991), and (b) May (1990). Hypothetical example including 12 terminal taxa and equal topology for both indices. See details for their estimation in the text.

los nodos se cuentan las ramificaciones en cada uno de ellos y luego se suma la cantidad de ramificaciones que se presentan en los nodos que se requieren para llegar a cada uno de los taxa terminales (Fig. 2b). Con esto se obtiene el valor R con base en el cual el resto del procedimiento es igual al de la figura 2a. El valor de ambos índices es igual si la filogenia esta completamente resuelta. Es importante notar las diferencias que produce uno y otro índice en la valoración de los taxa terminales. Por ejemplo, los taxa E-G e I-L son valorados diferencialmente por el índice de Vane-Wright pero no por el de May.

Estos métodos han sido criticado por diversas razones. Croizer (1992) señala que se debe de tomar en cuenta no sólo la topología de la filogenia, sino también las distancias genéticas entre los taxa ya que es importante tomar en cuenta si divergieron hace mucho tiempo o si se separaron hace poco en términos relativos. Faith (1992, 1994), siguiendo un enfoque cladista expresa ideas similares a las de Croizer (1992), sugiriendo que se debe tomar en cuenta el número de caracteres distintos que contiene cada taxón terminal. Erwin (1991) basa su crítica en la consideración de que la biología de la conservación tal vez no debería priorizar la diversidad filogenética ya que esta estrategia, por sí sola, podría

llevarnos a conservar únicamente callejones evolutivos sin salida (p.ej. fósiles vivientes, relictos, endémicos), y propone que se deben conservar linajes evolutivos vigorosos y exitosos, en los que actualmente estén ocurriendo procesos de adaptación, especiación y radiación.

Un punto muy importante a considerar es que los métodos de valoración diferencial basados en la diversidad filogenética se pueden aplicar con datos de diferente calidad y a diferentes niveles jerárquicos, en lo taxonómico y espacial. Pueden ser utilizados para la elección de áreas de conservación con alto contenido de diversidad filogenética; para la elección de especies u otros taxa supraespecíficos que ameriten esfuerzos particulares de conservación, y para la elección de poblaciones dentro de una especie que ameriten esfuerzos de conservación in situ y ex situ.

Priorización regional y la complementariedad

Para ilustrar el potencial de su propuesta, Vane-Wright et al. (1991) desarrollaron un ejemplo con la filogenia de 43 especies del género *Bombus* (grupo "sibiricus") y datos sobre su distribución en una retícula de 250 cuadros de igual superficie a nivel mundial

(120 cuadros tuvieron presencia de alguna de las 43 especies). Asignaron un valor de diversidad filogenética a cada cuadro utilizando la suma de los valores de cada una de las especies presentes en el cuadro. Esta primera aproximación produce una priorización con base en dos componentes, la riqueza de cada sitio y el valor filogenético de cada una de las especies presentes en él. En principio, un cuadro con pocas especies basales podría tener un valor igual al de otro cuadro con muchas especies pero de bajo valor filogenético.

Aunque se logra explícitamente quitarle cierta importancia a la riqueza de especies dentro del esquema de priorización, este esquema por sí sólo nos podría llevar a dirigir esfuerzos de conservación a dos sitios de alto valor filogenético pero con faunas equivalentes en identidad y por tanto duplicando el esfuerzo de conservación. Para atender este problema los mismos autores (Vane-Wright et al. 1991) proponen la idea de complementariedad o análisis de fauna crítica que consiste en encontrar el conjunto mínimo de áreas que contengan el mayor porcentaje de la diversidad filogenética total. Se elige primero el cuadro con mayor diversidad filogenética y luego se selecciona el cuadro que aumente más el total de diversidad filogenética representada. Ellos muestran que aplicando éste método se pueden elegir pocas áreas que mantienen más especies que si sólo eligieramos las áreas con más especies. Aunque la complementariedad es un método que se puede aplicar también fuera del contexto de la diversidad filogenética, aplicado en él tiene particular importancia, porque añade el concepto de optimización en la selección de las áreas. Estos autores encuentran que con sólo 13 de los cuadros se mantiene el total de la diversidad filogenética del grupo. El cuadro con mayor riqueza de especies (en el Ecuador con 10 taxa), tiene solo 15% de la diversidad filogenética total, mientras que un cuadro en China con sólo 9 especies tiene el 23%. Utilizando el criterio de complementariedad en la elección de cuadros se encuentra que con sólo 3 cuadros se logra una representación de más del 50% de la diversidad filogenética total.

Al aplicar las ideas de complementariedad debemos ser conscientes de que cada especie generalmente está formada por varias poblaciones, y que la conservación de todas ellas puede ser fundamental para la especie si su historia de vida está íntimamente ligada a procesos evolutivos como el flujo génico, la extinción y recolonización local, y la adaptación a ambientes específicos. Como la idea de complementariedad lleva implícita la idea de que es suficiente mantener una localidad para cada especie sus resultados deben ser guía en la priorización regional pero no deben ser usados de manera acrítica sin considerar la importancia de la variación infraespecífica.

Diversidad filogenética de los mamíferos de México

Hay un compromiso evidente entre cobertura espacial de los datos y la amplitud taxonómica del grupo estudiado. También sucede que por razones prácticas se realicen análisis dentro de fronteras nacionales. México ocupa el segundo lugar mundial en riqueza de mamíferos por lo que es claramente justificado un análisis restringido al país. Santos del Prado (1996) y Arita & Santos del Prado (1999) realizaron un análisis de diversidad filogenética de los mamíferos de México.

Sus datos consisten en calcular el valor de diversidad filogenética de cada especie con base en una filogenia compuesta de filogenias parciales elaboradas con diferentes marcadores y métodos (155 filogenias en 94 publicaciones). Después se obtuvo el valor de diversidad filogenética total de cada cuadro de medio grado por lado con base en datos de la distribución de las 426 especies de mamíferos de México. Se encontró que, en general, las áreas más importantes para la conservación según estos criterios quedan en el sureste de México. Sus resultados contrastan con las zonas de mayor endemismo a nivel de especies de mamíferos encontradas por Ceballos & Rodríguez (1993) para cuadros de dos grados en donde los sitios con el mayor número de especies endémicas se encuentran principalmente, en la costa oeste del cen-

tro, y secundariamente la costa este del centro de México.

En otro análisis, restringido a las 12 especies de murciélagos nectarívoros (Phyllostomidae: Glossophagini) presentes en México, Arita & Santos del Prado (1999) realizaron un análisis de complementariedad dividiendo al país en 11 unidades fisiográficas y evaluando la diversidad con cinco criterios independientes. El primero se basó en la riqueza de especies de cada una de las unidades fisiográficas (mayor riqueza = mayor importancia para la conservación); el segundo evaluó la rareza de las especies con base tanto en su abundancia relativa como en su área de distribución, asignaron un valor mínimo de 1 si la especie es abundante y de amplia distribución, y un máximo de 3 si es poco abundante y de distribución restringida. Con la sumatoria de estos valores para las especies de cada unidad se realizó la priorización. Por último, con base en la filogenia propuesta por Baker et al. (1989) estimaron los valores de

diversidad filogenética de Vane-Wright et al. (1991), May (1990) y una versión simplificada del índice de Faith (1992) y la diversidad filogenética total sumando el valor de cada especie presente en la unidad. Los principales resultados de los 5 diferentes análisis de Arita & Santos del Prado (1999) se muestran en la Tabla 1. Las unidades fisiográficas más importantes para la conservación de los murciélagos nectarívoros de México son la Depresión del Balsas, la Sierra Madre del Sur y las Tierras bajas del sureste. En este caso los diferentes criterios dieron resultados similares por lo que se reafirma la importancia de las áreas mencionadas y una eventual inversión con base en estas prioridades estaría bien sustentada. Como mencionamos en el caso del análisis que incluye los mamíferos de todo México, los diferentes criterios de priorización no siempre dan resultados congruentes.

Es muy importante tener en cuenta que al poner límites políticos artificiales al análisis

TABLA 1

Análisis de fauna crítica para los murciélagos nectarívoros de México (Arita & Santos del Prado 1999), basado en 11 unidades fisiográficas, y en la filogenia de los Glossophagini de Baker et al. (1989). Se muestran las unidades fisiográficas que contienen el 100% de la diversidad filogenética del país (— indica que sólo dos unidades fisiográficas contienen el 100% de diversidad)

Critical fauna analysis for the nectarivorous bats of Mexico (Arita & Santos del Prado 1999), based on 11 physiographic units and the Glossophagini phylogeny obtained by Baker et al. (1989). Shown are the physiographic units that contain 100% of the phylogenetic diversity of the country (—, indicates that only two units contained 100% of diversity)

Método	Primera unidad	Segunda unidad	Tercera unidad
Riqueza	Depresión del Balsas 9 especies	Tierras bajas del sureste 3 especies	—
Rareza	Sierra Madre del Sur 17 puntos	Tierras bajas del sureste 5 puntos	Cualquiera de dos áreas con <i>L. nivalis</i> 2 puntos
Vane-Wright	Sierra Madre del Sur 61,66%	Tierras bajas del sureste 20,92%	Depresión del Balsas 17,42%
May	Tierras bajas del sureste 82,45%	Depresión del Balsas 17,55%	—
Faith	Depresión del Balsas 84,42%	Tierras bajas del sureste 15,88 %	—

TABLA 2

Riqueza taxonómica de mamíferos en América del Sur. Los datos representan 883 especies de mamíferos y la tabla es un modificación de la tabla de Mares (1992). Entre paréntesis se indica el número de taxa endémicos. Am = selvas tropicales del Amazonas; ZA = zonas áridas; NoExAm = taxa no exclusivos del Amazonas; ComAm = taxa compartidos entre el Amazonas y otras regiones

Taxic richness of mammals of South America. Data represent 883 mammal species and the table is a modification of the table presented by Mares (1992). The number of endemic taxa is indicated in parenthesis. Am = Amazon tropical rainforest; ZA = arid zones; NoExAm = taxa non exclusive of the Amazon; ComAm = taxa shared between the Amazon and other regions

	Am No.	ZA No.	NoExAm (%)	ComAm (%)
Orden	9 (0)	10 (0)	100,0	90,0
Familia	36 (1)	39 (2)	94,4	78,6
Género	151(10)	183 (44)	95,4	59,9
Especie	434 (138)	509 (211)	68,2	38,7

sis, como las fronteras nacionales, podemos introducir artefactos ya que se utiliza una filogenia parcial producto de la exclusión de taxa del mismo grupo pero que no están en el país. Es decir, si algún taxón presente en México es miembro de un taxa altamente diversificado pero cuyos otros miembros se distribuyen fuera de sus fronteras entonces se puede sobreestimar su valor filogenético real (artificialmente basal). Este es un problema que no tiene una salida trivial, más allá de la cautela o el uso de filogenias totales no siempre disponibles, ya que los análisis a nivel nacional siguen siendo importantes para la planeación de la conservación a esta escala. Finalmente, si un taxón resulta basal artificialmente debido a la exclusión de los miembros no nacionales del grupo se puede argumentar que, para el país, es un representante de un taxón que de otra manera no tendríamos representado en nuestra biota.

Riqueza taxonómica

Es un hecho que mucha de la atención que ha recibido la conservación del trópico húmedo y en particular el Amazonas, ha

surgido como producto de la priorización realizada con base en la riqueza de especies. Inconforme con esta lógica, Mares (1992) critica la alta prioridad que ha recibido la conservación del Amazonas por su alta riqueza específica en demérito de otras áreas de Suramérica. Para fundamentar su crítica compara la riqueza de mamíferos entre grandes regiones fisiográficas usando un enfoque jerárquico basado en la clasificación taxonómica tradicional hasta el nivel de orden. Con datos de 883 especies de mamíferos de América del Sur, sugiere que los lugares más ricos e importantes para la conservación tal vez no sean las selvas tropicales amazónicas, sino las zonas áridas, ya que contienen más ordenes y familias representadas. En la Tabla 2 se puede apreciar que si desapareciera el Amazonas completo (dejando evidentemente de lado criterios como servicios ambientales a nivel planetario) se conservaría aún en las otras regiones el 100% de los órdenes, el 94 % de las familias, el 95.4% de los géneros y el 68% de las especies de los mamíferos. Mientras que si se perdiera lo demás y se conservara exclusivamente el Amazonas se perdería un porcentaje mucho mayor de la riqueza jerárquica de los

mamíferos. Es evidente que la heterogeneidad de las regiones no Amazónicas es grande y esto contribuye sustancialmente a generar el patrón descrito. A pesar de la superficialidad del análisis, el mensaje que Mares (1992) transmite es digno de ser tomado en cuenta en los ejercicios de priorización regional para la conservación.

Diversidad jerárquica

Los ejemplos que hemos revisado hasta ahora se refieren a escenarios de escala regional. Por tanto, no existe en ellos ninguna valoración de la abundancia relativa o la importancia estructural y ecológica de las especies dentro de las comunidades. Esto se debe evidentemente a la imposibilidad de realizar estimaciones semejantes a escalas regionales. Sin embargo, debemos ser cuidadosos ya que una de las consecuencias de trabajar únicamente con datos de presencia-ausencia de taxa es que sitios con una mayor contribución de un cierto taxón a la biomasa total o a la diversidad en su sentido estricto (riqueza y equitabilidad) pueden pasar desapercibidos en el análisis. Así, podríamos llegar a priorizar un sitio donde se presentan dos especies importantes pero que se encuentra en la intersección de las áreas de distribución marginal de ambas. La decisión podría ser trágicamente errónea ya que implicaría la conservación de una región que no es viable para la conservación de ninguna de las dos especies de interés.

Combinar la información de contenido filogenético de cada especie con la de distribución de los individuos dentro de cada especie no es un ejercicio cuyos resultados sean de interpretación sencilla. Conviene pues restringir bien el ámbito. Para Pielou (1975) la diversidad es un estadístico que combina en un sólo número la equitabilidad y la riqueza. En este contexto bien delimitado, el índice de diversidad de Shannon tiene la propiedad de que puede ser dividido en los componentes que aportan a la diversidad total de la muestra dos maneras diferentes de clasificar a los individuos de la comunidad. Esto aplica a clasificaciones independientes (p.ej. altura del individuo y

especie a la que pertenece) o dependientes (p.ej. familia, género y especie). Pielou (1969) propuso una manera de estimar la contribución de cada uno de los componentes de una clasificación taxonómica a la diversidad total de la muestra. Si el Índice de Shannon para el nivel taxonómico de especies es:

$$H' = -\sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i$$

donde p_i es la proporción de la i -ésima especie. Para dos niveles taxonómicos tenemos que:

$$H'(GS) = -\sum q_j \log_2 q_j + (\sum q_j - \sum p_{ij} \log_2 p_{ij})$$

$$H'(GS) = H'(G) + H'_G(S)$$

donde q_j es la proporción de los individuos que pertenecen al j -ésimo género; $H'(G)$ es la diversidad de géneros y $H'_G(S)$ es la diversidad promedio de especies dentro de géneros. Extendiendo el mismo argumento para cuatro niveles taxonómicos tenemos que:

$$H'(O) = -\sum s_i \log_2 s_i$$

$$H'_o(F) = \sum s_i - \sum r_{ki} \log_2 r_{ki}$$

$$H'_F(G) = \sum r_k - \sum q_{jk} \log_2 q_{jk}$$

$$H'_G(S) = \sum q_j - \sum p_{ij} \log_2 p_{ij}$$

donde s_i es la proporción de los individuos de la comunidad que pertenecen a l -ésimo orden y r_k es la proporción que pertenece a la k -ésima familia. Nótese que:

$$H'(OFGS) = H'(O) + H'_o(F) + H'_F(G) + H'_G(S)$$

$$H'(OFGS) = H'(S)$$

donde $H'(O)$ es la diversidad de órdenes, $H'_o(F)$ es la diversidad de familias dentro de órdenes, y $H'_F(G)$ es la diversidad de géneros dentro de familias.

Esta es sólo una división del índice de diversidad en sus cuatro componentes jerárquicos y la sumatoria de los cuatro es igual a la diversidad total estimada a nivel de especie. Lo que se hace es estimar primero la diversidad total a nivel de orden y luego cuantificar cuánta diversidad o in-

certidumbre resta en los niveles inferiores. Si todas las familias de la comunidad pertenecieran al mismo orden entonces $H'(O)=0$ y si cada especie perteneciera a un género, una familia y un orden distinto entonces $H'(O)=H'(S)$. La interpretación más adecuada del índice de Shannon, de acuerdo con Pielou (1969), es la de incertidumbre en nuestra capacidad de predecir a qué especie (i.e. a que orden, familia o

género) pertenece un individuo elegido al azar dentro una comunidad.

En la Tabla 3 se muestra esta partición jerárquica del índice de Shannon aplicada a tres bosques de Norte América. El bosque templado de Pennsylvania es evidentemente pobre a nivel de especies y su diversidad total es mucho menor que la de las otras comunidades, sin embargo se puede ver que el número de órdenes es relativamente más alto. La par-

TABLA 3

Componentes jerárquicos del índice de diversidad Shannon (Pielou 1969) en árboles de tres bosques de Norte América. Para Los Tuxtlas se ofrecen dos criterios diferentes de inclusión de especies; n= número de individuos; h= altura; dap= diámetro a la altura del pecho; $H'(S)$ = diversidad de especies; $H'(O)$ = diversidad de órdenes; $H'_O'(F)$ = diversidad de familias dentro de órdenes; $H'_F'(G)$ = diversidad de géneros dentro de familias y $H'_G'(S)$ = diversidad de especies dentro de géneros. Para especies la fuente es la autoridad, los géneros y familias fueron validados con Brummit (1992) y la asignación de familias a órdenes con base en el sistema de Cronquist (en Brummit 1992). Fuentes: Pennsylvania, USA (Hough 1936); Omiltemi, Gro., México (Meave et al. 1992), y Los Tuxtlas, Ver., México (Bongers et al. 1988)

Hierarchical components of Shannon's diversity index (Pielou 1969) of trees in three North American forests. Los Tuxtlas includes two inclusion criteria for the same site; n= number of individuals; h = height; dap = diameter at breast height; $H'(S)$ = species diversity; $H'(O)$ = order diversity; $H'_O'(F)$ = within order family diversity; $H'_F'(G)$ = within family genus diversity and $H'_G'(S)$ = within genus species diversity. Species authority was the source, genera and families were validated with Brummit (1992) and assignment of families to orders followed Cronquist's system (in Brummit 1992). Sources: Pennsylvania, USA (Hough 1936); Omiltemi, Gro., Mexico (Meave et al. 1992) and Los Tuxtlas, Ver., Mexico (Bongers et al. 1988)

	Pennsylvania, USA Bosque templado	Omiltemi, México Bosque mesófilo	Los Tuxtlas, México Selva tropical húmeda	
Area	ca. 20 Ha	1 Ha	1 Ha	1 Ha
Criterio	ca. 20m h	3.3 cm dap	50 cm h	10 cm dap
n	3724	2093	11129	356
O	7	18	31	22
F	8	25	65	38
G	9	30	148	72
S	11	33	211	86
$H'(S)$	1,83	4,00	5,06	5,28
$H'(O)$	1,43	3,18	3,15	3,56
%	78,10	79,30	62,20	67,40
$H'_O'(F)$	0,27	0,52	0,36	0,51
%	14,80	13,00	7,10	9,70
$H'_F'(G)$	0,00	0,20	1,20	1,00
%	0,01	4,90	23,60	19,00
$H'_G'(S)$	0,13	0,10	0,36	0,21
%	7,00	2,80	7,10	3,90

tición nos muestra que si bien la diversidad total de los Tuxtlas es 2.76 veces la diversidad de Pennsylvania, a nivel orden su diversidad es sólo 2.2 veces mayor. Esto indica que la diversidad a nivel de orden en Pennsylvania es relativamente mayor que en Los Tuxtlas. En el caso de Omiltemi podemos ver que su diversidad total es un 30% menor que la de Los Tuxtlas pero su diversidad de ordenes es igual. Otro elemento interesante es que es tal la diversidad de las zonas tropicales que sigue siendo más difícil entrar a una selva y predecir a qué orden pertenece un individuo que ir al bosque de Pennsylvania y predecir la especie. En el caso de Los Tuxtlas vemos el efecto que tiene el cambio en el criterio de inclusión de los individuos (i.e. la definición de la comunidad). La inclusión de las plantas del sotobosque disminuye la diversidad total, es decir, aumenta nuestra capacidad de predecir

la identidad de un individuo seleccionado al azar, y muestra que la diversidad a nivel de orden y familia en el sotobosque es menor que en los árboles y es mayor a nivel de géneros y especies. Esto se debe a que el sotobosque está dominado por formas de vida que pertenecen a pocas familias.

Estos análisis pueden ser útiles en comparaciones entre comunidades pertenecientes a tipos de vegetación semejantes y nos permiten ver cómo cambia su diversidad jerárquica en función de los taxa superiores que están representados en la comunidad. Estos taxa superiores pueden o no estar presentes por razones de tipo histórico o biogeográfico por lo que este tipo de análisis nos permiten ver cómo procesos de gran escala temporal y espacial se expresan también en tiempos ecológicos y escalas locales. También se pueden utilizar estos análisis para evaluar la pérdida de diversidad en escenarios de manejo como los cultivos de sombra (p.ej. café, cacao), en donde se pierde el sotobosque con mucha diversidad de géneros y especies, pero no se afecta mayormente el dosel, con una mayor diversidad de órdenes y familias.

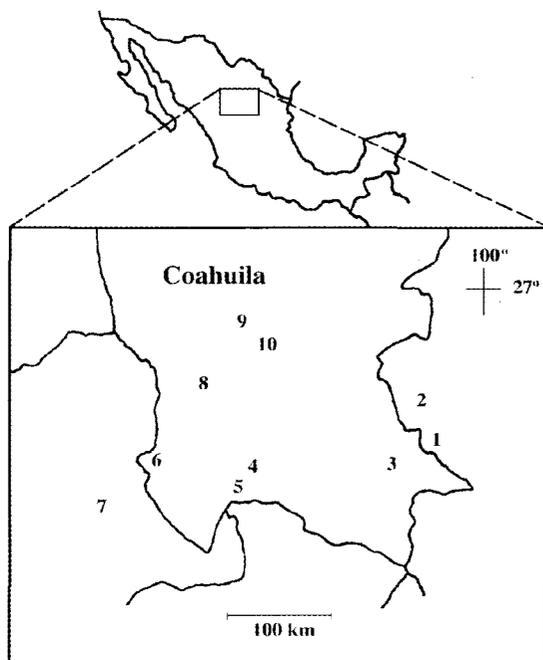


Fig. 3. Localización de las 10 poblaciones de *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae) en el desierto de Chihuahua, México (Martínez-Palacios et al. 1999). Los números corresponden al mismo número en el análisis de UPGMA (ver Fig. 4, Tabla 4).

Location of ten populations of *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae) in the Mexican Chihuahuan desert (Martínez-Palacios et al. 1999). The numbers correspond to those used, for each population, in the UPGMA analysis (see Fig. 4, Table 4).

Conservación de Agave victoriae-reginae E T. Moore

Como ya mencionamos anteriormente, el método de Vane-Wright et al. (1991) también se puede aplicar para decidir cuáles poblaciones son más "interesantes" para la conservación. Según estos criterios, serían más valiosas para la conservación las poblaciones más divergentes ya que representan el conjunto de información genética (o diversidad filogenética) más incluyente de la diversidad genética total de la especie. En otras palabras, las poblaciones más basales en la genealogía, con menos grupos cercanos, serían las más importantes para conservación. Ideas similares han sido utilizadas de manera implícita en diversos trabajos de genética de la conservación, tanto en animales (Avise 1994), como en hongos (Hibbett & Donoghue 1996) y plantas (Eguiarte et al. 1992).

Agave victoriae-reginae es una especie endémica del desierto de Chihuahua, en el

Noreste de México, y sus poblaciones se encuentran en los estados de Durango, Coahuila y Nuevo León. Existen solamente 10 poblaciones de esta especie (Fig. 3). Esta es una de las pocas especies de la familia que se encuentra en CITES y en la Norma Oficial Mexicana de especies raras, amenazadas o en peligro de extinción (Franco 1995, Martínez-Palacios et al. 1999). Las poblaciones han sido afectadas seriamente por la extracción indiscriminada de individuos adultos para el comercio de plantas de ornato, y por la destrucción debida a la extracción de materiales para la construcción. Martínez-Palacios et al. (1999) analizaron 10 genes polimórficos con métodos isoenzimáticos, con un promedio de 35 individuos por población, por locus. Se encontró una fuerte diferenciación genética entre poblaciones ($F_{st} = 0.236$, D.E. = 0.067). El análisis de UPGMA de la matriz de distancias genéticas de Nei (1978) produce 3 grupos principales: el de las poblaciones del este (1, 2 y 3), las del oeste (6 y 7), y el de las centrales (Fig. 4).

Para decidir cuáles poblaciones de *Agave victoriae-reginae* merecen esfuerzos particulares de conservación decidimos utilizar los siguientes criterios:

i) El de diversidad filogenética, según los principios de Vane-Wright et al. (1991), aplicado a nivel de poblaciones: las poblaciones que representan el mayor número de nodos (i.e., las menos basales, ver Fig. 4) se consideraron menos importantes, y se les asignó el valor más bajo (Tabla 4).

ii) Variación genética (heterocigosis esperada a partir de 10 loci): entre mayores niveles de variación genética tenga una población, se le considera más valiosa (Tabla 4).

iii) Número de alelos en cada población (de un total de 26 alelos presentes en los 10 loci polimórficos): ésta es una medida complementaria de variación genética, que en este caso particular resulta independiente de la heterocigosis (análisis no presentados). Entre más alelos tenga una población, quiere decir que es más rica en variación genética y por lo tanto que es más valiosa para la conservación (Tabla 4).

iv) Distancia genética entre poblaciones. Siguiendo las ideas de Croizer (1992) de

que no sólo es importante el patrón de ramificación dentro de una filogenia sino también las distancias genéticas, consideramos que una mayor distancia genética de Nei (1978) respecto a las otras poblaciones implica una mayor importancia para la conservación (Tabla 4).

v) Logaritmo del número de individuos (N): entre menos individuos tenga una población estará en mayor riesgo de extinguirse por causas demográficas o genéticas (endogamia y deriva génica). Consideramos que a menor tamaño de la población mayor riesgo y por tanto requiere mayor atención (Tabla 4).

Los resultados de este análisis se muestran en la Tabla 4. Para obtener el valor de priorización de cada una de las 10 poblaciones, normalizamos los valores de manera que para cada uno de los indicadores

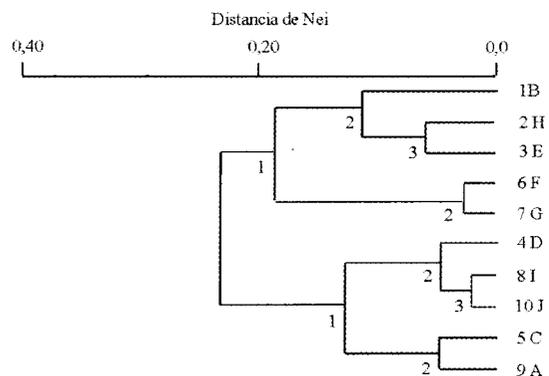


Fig. 4. Dendrograma (UPGMA) de 10 poblaciones de *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae) del desierto de Chihuahua, México (Martínez-Palacios et al. 1999), basado en las distancias genéticas de Nei para 10 loci polimórficos. Los números en el interior del árbol corresponden al número de nodos según el método para estimar la diversidad filogenética de Vane-Wright et al. (1991). Los números en las puntas del dendrograma corresponden al número de la población, mientras que las letras indican el orden de importancia para la conservación (ver Tabla 4)

Dendrogram (UPGMA) of ten populations of *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae) from the Mexican Chihuahuan desert (Martínez-Palacios et al. 1999), based on Nei's genetic distances for 10 polymorphic loci. Interior numbers in the tree represent the number of nodes, following the method to estimate phylogenetic diversity of Vane-Wright et al. (1991). The numbers in the dendrogram tips indicate the numbers of the populations, while the letters indicate their importance order for the conservation (see Table 4).

seleccionados, cada población tuviera un valor de 1 si era la más importante. Para el caso de los valores de heterocigosis esperada, número de alelos y distancia genética, el valor más alto es el más importante, por lo que simplemente dividimos cada valor entre el más alto. Para los nodos, y el logaritmo del número de individuos, los valores menores indican mayor importancia por lo que se obtuvo el inverso de cada valor (p.ej. 1/no. de nodos) y posteriormente para cada población se dividió el inverso de este valor entre el valor inverso mayor. Por ejemplo, para el número de

TABLA 4

Análisis de priorización basada en datos genéticos y poblacionales para las poblaciones conocidas de *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae). Datos de 10 loci polimórficos (Martínez-Palacios et al. 1999). Pob, número de población (ver Fig. 3); Nod, número de nodos de la población (ver Fig. 4); He, heterocigosis esperada promedio; Alelos, número por población; distancia genética de Nei (1978); N, tamaño de cada población (se usó el $\text{Log}_{10} N$). Debajo de cada valor absoluto está el valor normalizados para cada estimador, 1 es el valor más alto posible de diversidad o de diferenciación (ver texto). SUM, la sumatoria de todos los valores normalizados de cada estimador, e IMP, es la importancia relativa de cada población basada en SUM: A es la más importante y J la menos importante

Priorization analysis based on genetic and population data, for ten populations of *Agave victoriae-reginae*. Data are from 10 polymorphic loci (Martínez-Palacios et al., 1999). Pob, number of the population (see Fig. 3); Nod, number of nodes for each population (see Fig. 4); He, expected heterozygosity; Alelos, average number of alleles per population; Nei's genetic distance (Nei 1978); N, population size ($\text{Log}_{10} N$ was used). The normalized values are given below each absolute value for each estimator, being 1 the highest value of diversity or differentiation (see text). SUM, is the sum of all normalized values; IMP, is the relative importance of each population based on SUM: A is the most important while J is the least important population

Pob.	Nod	He	Alelos	Distancia	N	SUM	IMP
1	2 1	0,311 0,71	22 0,92	0,088 1	574000 0,51	4,14	B
2	3 0,67	0,248 0,57	22 0,92	0,060 0,68	16200 0,70	3,53	H
3	3 0,67	0,325 0,75	21 0,87	0,060 0,68	864 1	3,97	E
4	2 1	0,351 0,81	22 0,92	0,040 0,45	2450 0,86	4,04	D
5	2 1	0,406 0,93	22 0,92	0,049 0,56	20000 0,68	4,09	C
6	2 1	0,435 1	23 0,96	0,024 0,27	15000 0,70	3,93	F
7	2 1	0,377 0,87	23 0,96	0,024 0,27	240000 0,55	3,65	G
8	3 0,67	0,363 0,83	21 0,87	0,018 0,21	13800 0,71	3,29	I
9	2 1	0,323 0,74	24 1	0,049 0,56	1960 0,89	4,20	A
10	3 0,67	0,209 0,48	17 0,71	0,018 0,21	7350 0,76	2,82	J

nodos, tenemos valores de 2 y 3 nodos (Tabla 4, Fig. 4). El inverso de 2 es 0,5, el de 3 es 0,33, que normalizados (divididos entre 0,5) nos da 1 y 0,67, respectivamente.

La sumatoria de los cinco criterios relativizados se obtuvo para cada población y este valor se utilizó para priorizar las poblaciones. De acuerdo con este análisis, la población más importante sería la número 9, seguida de la 1, la 5, la 4, la 3 y la 6. Estas poblaciones representan los 4 grupos que se pueden identificar en el dendrograma (Tabla 4; Fig. 4). Por otra parte, las menos importantes para la conservación serían las poblaciones 10, 8 y 2, cada una de las cuales es parecida filogenéticamente a otras y tienen tamaños poblacionales considerables (Tabla 4).

Esta propuesta de análisis tiene la ventaja que nos permite resumir en un solo índice diferentes criterios genéticos y ecológicos útiles en la conservación. Una desventaja es que estos valores pueden estar correlacionados entre sí, por lo que se le daría demasiado valor a una sola característica. Por otra parte, queda la pregunta de cómo valorar los diferentes criterios. Aquí se les asignó un peso equivalente a los 5 criterios. Para ciertos esfuerzos de conservación tal vez serían de mayor interés las poblaciones más grandes, ya que serían las que tendrían mayor probabilidad de conservarse por tiempo indefinido, mientras que las poblaciones pequeñas es más probable que se pierdan (Eguiarte & Piñero 1990). Esta decisión debe de ser tomada teniendo en mente cuál es el objetivo de mantener cierto tipo de poblaciones. En el presente caso, consideramos la priorización en términos de las poblaciones más frágiles e interesantes genética y evolutivamente. También, se puede tener como finalidad la colecta para conservación *ex situ*, en cuyo caso se deben considerar que todas las poblaciones y alelos deben estar representados en los bancos de germoplasma o jardines botánicos.

Es importante recalcar el hecho de que el uso indiscriminado de índices orientados a la priorización puede ser peligroso (p.ej. la regla de N=500 para poblaciones mínimas viables), ya que pueden enviar un mensaje no deseado: que sólo se conserve la pobla-

ción con un valor más alto, y que las restantes pueden ser eliminadas o irrelevantes. Los índices de diversidad filogenética en un sentido amplio pueden ser guías importantes en la toma de decisiones pero nunca deben ser utilizados como el único elemento de juicio. Sus significados y limitaciones deben ser cuidadosamente considerados en un contexto más amplio para que su contribución aumente la calidad de la información sobre la que se basen los procesos de toma de decisiones.

CONSIDERACIONES FINALES

1. Hemos mostrado que la diversidad filogenética es un conjunto amplio de ideas y metodologías que son importantes para la biología de la conservación. Su uso crítico y complementado con información de tipo ecológico, biogeográfico e incluso social, económico y comercial, seguramente será positivo respecto a la calidad de la toma de decisiones para la conservación.

2. La reconstrucción filogenética es una metodología cuyos principios son válidos a lo largo del continuo genealógico que va desde las poblaciones y las especies hasta componentes más profundos de la historia evolutiva como clases y phyla. Esto implica que la escala taxonómica debe ser considerada explícitamente en los diferentes contextos de conservación. Las propiedades emergentes de los conjuntos de datos, conforme profundizamos en la filogenia, deben ser cuidadosamente considerados cuando a partir de ellos pasamos a generar criterios o prioridades de conservación.

3. Los índices de diversidad filogenética propuestos por Vane-Wright et al. (1991), May (1990) y Faith (1992) pudieran parecer ejercicios redundantes pero es importante resaltar que si bien sus fundamentos son equivalentes, sus diferencias metodológicas nos permiten aplicarlos a conjuntos de datos de diferente calidad. Lo cual, facilita realizar ejercicios de priorización apoyados en información filogenética *sensu lato* que no deben ser postergados solamente porque no contamos con filogenias moleculares resueltas. Esta característica de los índices de diversidad filogenética

atiende la preocupación externada en el Convenio sobre la Diversidad Biológica (CBD 1992) de que "...cuando hay una amenaza de reducción o pérdida de la diversidad biológica, la carencia de certidumbre científica absoluta no debe ser usada como razón para posponer medidas que reduzcan o minimicen tal amenaza".

4. La interpretación y aplicación de la partición del índice de Shannon en sus componentes taxonómicos no parece ser de gran utilidad en la toma de decisiones. Pero como ecólogos debemos estar alertas de que, con excepción del índice de diversidad jerárquica de Pielou (1969), todos los índices se basan en datos de presencia-ausencia de los taxa. El hecho de que las estimaciones de diversidad filogenética no consideren la importancia estructural de los taxa en las comunidades, el tamaño de las poblaciones o las diferencias genéticas entre ellas, puede llevar a decisiones erróneas.

5. Otro elemento importante a considerar en la aplicación de estas metodologías es que asumen que el conjunto de datos analizados representa la totalidad del grupo analizado. Por ejemplo, en el análisis de diversidad filogenética de los mamíferos de México el criterio de inclusión es evidentemente artificial y puede suceder que un taxón aparezca como basal para México aunque este ampliamente diversificado en Suramérica. Este problema no tiene solución trivial, ya que las filogenias completas para muchos grupos aún tardarán muchos años en producirse. La mejor recomendación es la cautela al usar análisis de diversidad jerárquica que definen al grupo de taxa estudiados con criterios taxonómicos.

6. Respecto a la observación de que los taxa basales pueden ser callejones evolutivos sin salida, consideramos que es una crítica genuina y relevante. Sin embargo, los taxa de amplia distribución y altamente diversificados a nivel de especies o géneros "se cuidan solos". Orientar inversiones particulares de conservación a ellos nos parece innecesario ya que los enfoques ecosistémicos, paisajísticos y de comunidades en la conservación, cubren ya este componente altamente diversificado y no basal filogenéticamente de la biodiversidad.

7. Los ejemplos revisados aquí, y en general los trabajos de diversidad filogenética orientados a la conservación, se refieren exclusivamente a especies silvestres. Los análisis orientados a evaluar la diversidad filogenética de recursos biológicos son muy importantes ya que, como en el caso del hongo shiitake (Hibbett & Donoghue 1996), permiten entender que el recurso está formado por varias poblaciones e incluso especies y que políticas de conservación que asumen homogeneidad del recurso pueden ser claramente erróneas. Sería deseable que el uso de los análisis de diversidad filogenética se extiendan a la caracterización de los recursos biológicos que son ricos filogenéticamente y son utilizados actualmente o tienen gran potencial.

8. Hoy, como hace más de veinticinco años, el término diversidad significa muchas cosas. Ahora, para algunos la diversidad tiene que ver con los patrones topológicos y de profundidad en las filogenias. El llamado a la claridad en el uso de conceptos y términos de Robert MacArthur sigue siendo hoy una necesidad. Una alternativa obvia es adjetivar la diversidad (p.ej. diversidad alfa, diversidad ecológica o diversidad jerárquica) pero esto no soluciona el problema, solamente lo aclara. Resulta evidente que la diversidad filogenética también incluye varios significados según el contexto, los datos utilizados en la reconstrucción filogenética y la escala espacial y taxonómica del caso. El uso de términos con significado amplio es útil para la comunicación debido a que aumenta las posibilidades de generalización. En este sentido no creemos en un uso purista del lenguaje pero si enfatizamos que, cuando las ideas y metodologías de análisis de diversidad filogenética sean utilizadas en la toma de decisiones, su significado debe ser explícito y sus virtudes y limitaciones adecuadamente señaladas.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto se llevo a cabo con apoyo de PAPIIT, DGAPA, UNAM, proyectos número IN205894 e IN203196. Agradecemos a Juan Fornoni su ayuda en la elabora-

ción de figuras. El manuscrito fue concluído durante una estancia sabática de LEE en el laboratorio del Dr. Brandon Gaut, en el departamento de Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de California en Irvine, EUA, realizada con apoyos tanto del CONACyT como de la DGAPA, UNAM.

LITERATURA CITADA

- ARITA HT & K SANTOS DEL PRADO (1999) Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy* 80: 31-41.
- ATKINSON I (1989) Introduced animals and extinctions. En: D. Western & M. Pearl (eds.) *Conservation for the twenty-first century*: 54-69. Oxford University Press, New York.
- AVISE JC (1994) Molecular markers, natural history and evolution. Chapman & Hall. New York. 511 pp.
- BAKER RJ, CS HOOD & RL HONEYCUTT (1989) Phylogenetic relationships and classification of the higher categories of the New World bat family Phyllostomidae. *Systematic Zoology* 38: 228-238.
- BONGERS F, J POPMA, J MEAVE DEL CASTILLO & J CARABIAS (1988) Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 55-80.
- BROOKS DR, RL MAYDEN & DA MCLENNAN (1992) Phylogeny and biodiversity: conserving our evolutionary legacy. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 55-59.
- BRUMMIT RK, ed. (1992) *Vascular plant families and genera*. Royal Botanical Gardens, Kew. 804 pp.
- CBD (1992) *Convention on Biological Diversity*. United Nations Environment Program, Nairobi, Kenya. 52 pp.
- CEBALLOS G & P RODRIGUEZ (1993) Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de endemicidad. En: Ceballos G & R. Medellín (eds) *Avances en el estudio de los mamíferos de México*: 87-108. Asociación Mexicana de Mastozoología A.C. D.F., México.
- CHASE MW, DE SOLTIS, RG OLMSTEAD, D MORGAN, DH LES, BD MISHLEER, MR DUVALL, RA PRICE, HG HILLS, YL QIU, KA KRON, JH RETTIG, E CONTI, JD PALMER, JR MANHART, KJ SYSTMA, HJ MICHAELS, WJ KRESS, KG KAROL, WD CLARK, M HEDREN, BS GAUT, RK JANSEN, K KIM, CF WIMPEE, JF SMITH, GR FURNIER, SH STRAUSS, QY XIANG, GM PLUNKETT, PS SOLTIS, SM SWENSEN, SE WILLIAMS, PA GADEK, CJ QUINN, LE EGUIARTE, E GOLENBER, GH LEARN, JR, SW GRAHAM, SCH BARRETT, S DAYANANDAN & VA ALBERT (1993) Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528-580.
- CHERNOFF B (1986) Systematics and long-range ecological research. En: Chung KE K & L Knutson (eds) *Foundations for a national biological survey*: 29-44. Association of Systematics Collections.
- COUSINS SH (1991) Species diversity measurement: Choosing the right index. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 190-192.
- CROIZER RH (1992) Genetic diversity and the agony of choice. *Biological Conservation* 61: 11-15.
- DI CASTRI F & T YOUNES (1996) Introduction: Biodiversity, the emergence of a new scientific field - its perspectives and constraints. En: di Castri F & T Younés (eds) *Biodiversity, Science and Development, towards a new partnership*: 1-11 CAB International, Wallingford, Oxon, UK.
- DUVALL MR, MT CLEGG, MW CHASE, WD CLARK, JW KRESS, HG HILLS, LE EGUIARTE, JF SMITH, BS GAUT, EA ZIMMER & GH LEARN JR (1993a) Phylogenetic hypothesis for the Monocotyledons constructed from *rbcL* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 607-619
- DUVALL MR, GH LEARN JR, LE EGUIARTE & MT CLEGG (1993b) Phylogenetic analysis of *rbcL* sequences identifies *Acorus calamus* as the primal extant monocotyledon. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 90: 4641-4644.
- EGUIARTE LE (1995) Hutchinson (Agavales) vs. Huber y Dahlgren (Asparagales): análisis moleculares sobre la filogenia y evolución de la familia Agavaceae sensu Hutchinson dentro de las monocotiledóneas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56: 45-56
- EGUIARTE LE & D PIÑERO (1992) Genética de la conservación: Leones vemos, genes no sabemos. *Ciencias. Número Especial* 4: 34-47.
- EGUIARTE LE, N PEREZ-NASSER & D PIÑERO (1992) Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. *Heredity* 68:217-228.
- EGUIARTE LE, MR DUVALL, GH LEARN JR & MT CLEGG (1994) The systematic status of the Agavaceae and Nolinaceae and related Asparagales in the Monocotyledons: An analysis based on the *rbcL* gene sequence. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 35-56.
- EGUIARTE LE, V SOUZA, J NUÑEZ-FARFAN & B HERNANDEZ-BAÑOS (1997) El análisis filogenético: métodos, problemas y perspectivas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 60: 169-181.
- ELDRIDGE N (1992) Where the twain meet: causal intersections between the genealogical and ecological realms. En: N. Eldredge (ed) *Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis*: 1-14. Columbia University Press, New York, NY.
- ERWIN TL (1991) An evolutionary basis for conservation strategies. *Science* 253:750-752.
- FAITH DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1-10.
- FAITH DP (1994) Phylogenetic diversity: a general framework for the prediction of feature diversity. En: Forey PL, CJ Humphries & RI Vane-Wright (eds) *Systematics and Conservation Evaluation*: 251-268. Systematics Association Special Volume No. 50. Clarendon Press, Oxford.
- FRANCO MIS (1995) Conservación in situ y ex situ de las agaváceas y nolináceas mexicanas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 57: 27-36.
- GRAUR D (1993) Molecular phylogeny and the higher classification of eutherian mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 8:141-147.
- HIBBETT BS & MJ DONOGHUE (1996) Implications of phylogenetic studies for conservation of genetic

- diversity in shiitake mushrooms. *Conservation Biology* 10:1321-1327.
- HOUGH AF (1936) A climax forest community of east Tionesta Creek in Northwest Pennsylvania. *Ecology* 17: 9-28.
- HURLBERT SH (1971) The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.
- KIMURA M (1983) The neutral theory of molecular evolution. Cambridge University Press, Cambridge. 367 pp.
- MACARTHUR RH (1972) Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species. Princeton University Press, Princeton N.J. 269 pp.
- MARES MA (1992) Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity. *Science* 255: 976-979.
- MARTINEZ-PALACIOS, A, LE EGUIARTE & GR FURNIER (1999) Genetic diversity of the endangered endemic *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae) in the Chihuahuan Desert. *American Journal of Botany* 86:1093-1098.
- MAY RM (1990) Taxonomy as destiny. *Nature* 347: 129-130.
- MEAVE J, MA SOTO, LM CALVO IRABIEN, H PAZ HERNANDEZ & S VALENCIA AVALOS (1992) Análisis sinecológicos del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 52: 31-77.
- MORITZ C (1994) Defining "evolutionary significant units" for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 373-375.
- NEI M (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- PEET RK (1974) The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 285-307.
- PIELOU EC (1969) An Introduction to Mathematical Ecology. John Wiley & Sons, Inc. USA. 286 pp.
- PIELOU EC (1975) Ecological Diversity and its Measurement. John Wiley & Sons, Inc. USA. 165 pp.
- SANTOS DEL PRADO K (1996) Diversidad y conservación de mamíferos en México: un enfoque taxonómico y filogenético. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 161 pp.
- SIBLEY CG & JE AHLQUIST (1990) Phylogeny and classification of the birds of the world: a study in molecular evolution. Yale University Press, New Haven, CT. 976 pp.
- SMITH AB (1992) Echinoderm phylogeny: Morphology and molecules approach accord. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 224-229.
- VANE-WRIGHT RI, CJ HUMPHRIES & PH WILLIAMS (1991) What to protect?-Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55: 235-254.
- WOESE CR (1987) Bacterial evolution. *Microbiological Reviews* 51: 221-271.
- WRI, IUCN & UNEP (1992) Global biodiversity strategy: Guidelines for action to save, study, and use earth's biotic wealth sustainably and equitably. World Resources Institute Publications, Baltimore, USA. 244 pp.