

# Patrones globales de diversidad beta filogenética en angiospermas

La diversidad alfa (número de especies) de plantas varía con la latitud, siendo que cerca del Ecuador hay más especies que en las zonas templadas (latitudes altas). Un atributo ecológico de igual importancia que la diversidad alfa, pero menos estudiado, es la diversidad beta o el número de comunidades diferentes en una región. La diversidad beta puede ser taxonómica (i.e., la identidad de especies varía entre sitios) o filogenética (i.e., las relaciones de parentesco entre especies varían entre sitios). En este ensayo mostramos los patrones de diversidad beta filogenética en angiospermas a lo largo de gradientes ambientales y geográficos en escala global.

**Palabras clave:**  
biogeografía, distribución de especies, gradientes geográficos, macroecología, plantas con flores.

GABRIEL M. MOULATLET<sup>1,2\*</sup>, JESÚS PINTO-LEDEZMA<sup>3</sup> Y FABRICIO VILLALOBOS<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Red de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz

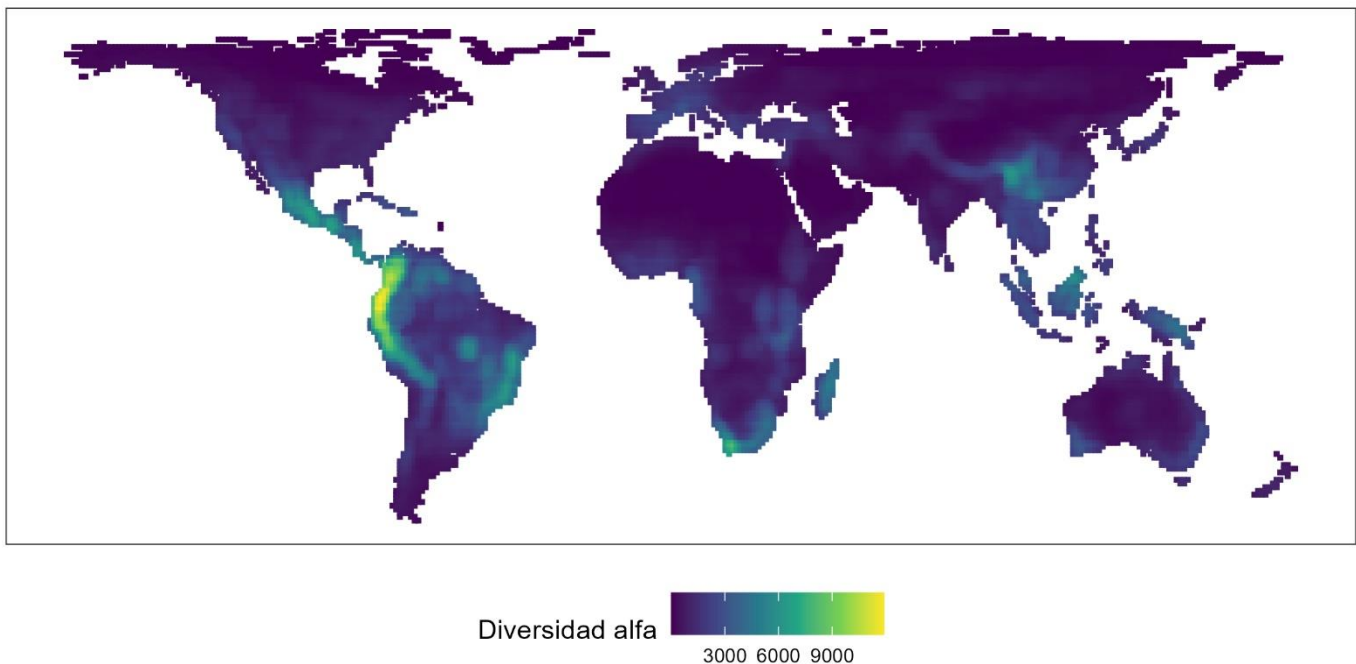
<sup>2</sup>Arizona Institute for Resilience, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA

<sup>3</sup>Department of Ecology, Evolution, and Behavior, University of Minnesota, St. Paul, Minnesota, USA

\*[mandaprogabriel@gmail.com](mailto:mandaprogabriel@gmail.com)

Uno de los patrones más estudiados en ecología es la variación geográfica de la riqueza de especies, principalmente relacionada con la latitud (Kier *et al.* 2005; Sabatini *et al.* 2022). Según este patrón, comúnmente conocido como gradiente latitudinal de diversidad, hay más especies de plantas en las regiones tropicales y menos en las regiones templadas y polares (Figura 1). Desde hace décadas se conoce este patrón de variación (Hawkins 2001). Las explicaciones de la relación entre la diversidad de especies y la latitud aún son discutidas, pues incluyen la interrelación de varios factores históricos (e.g., evolución) y ambientales (e.g., temperatura) (Francis y Currie 2003; Kreft y Jetz 2007).

La hipótesis de “conservadurismo de nicho tropical” (CNT) y la hipótesis de “afuera de los trópicos” (AT) nos ayudan a explicar los mecanismos causales del gradiente latitudinal de diversidad de especies (Wiens y Donoghue 2004; Jablonski *et al.* 2006). Ambas hipótesis sugieren que hay más especies de plantas en los trópicos porque algunos de los linajes con mayor cantidad de especies surgieron, diversificaron y acumularon especies en esta región (Moulatlet *et al.* 2023). El CNT explica que hay una tendencia de las especies de retener características de ancestrales que se originaron en climas tropicales; la AT explica que hay una

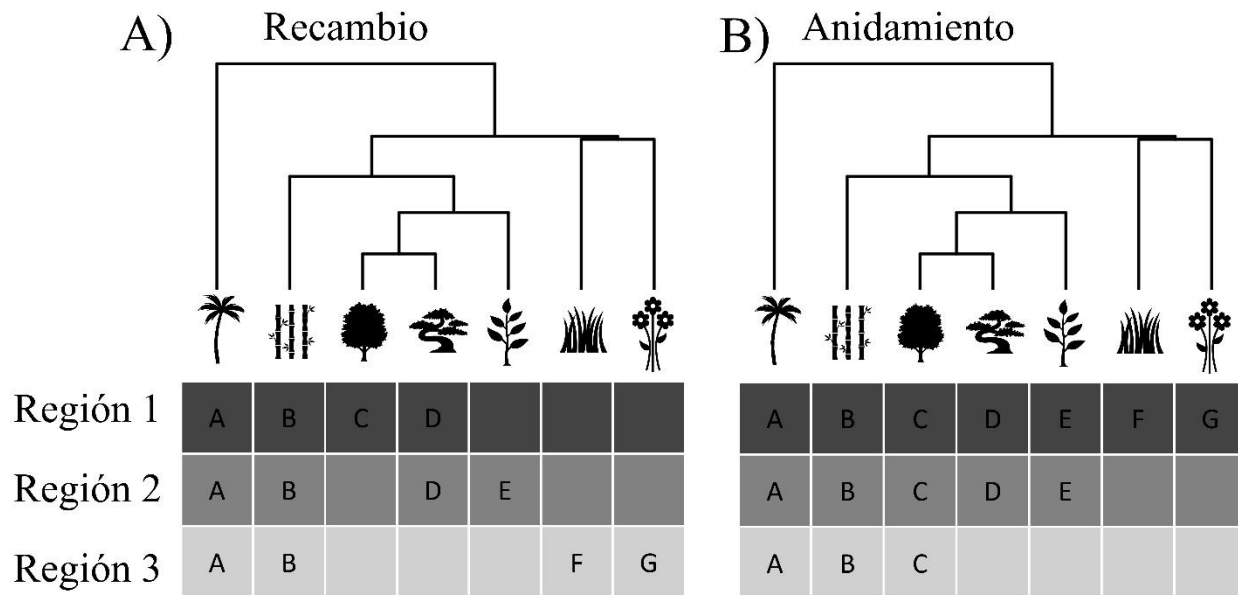


**Figura 1.** Patrón de la distribución geográfica de la diversidad alfa de las angiospermas. Los valores están representados en cuadrículas de 1° (~ 100 km<sup>2</sup>), usando datos de distribución obtenidos del proyecto “greenmaps” (Daru 2020). El número de especies es mayor en latitudes bajas que en latitudes altas.

tendencia de que linajes de zonas templadas tengan un origen en zonas tropicales. Sin embargo, según la hipótesis del CNT, los linajes tropicales tuvieron más tiempo para diversificarse pues las condiciones climáticas en los trópicos se mantuvieron más estables que las regiones de altas latitudes, las cuales pasaron por ciclos de glaciación durante los periodos Plioceno y Pleistoceno. Por esos motivos, los trópicos “acumularon” más especies; y algunos pocos linajes migraron de los trópicos a las regiones templadas, en donde posteriormente se adaptaron. Adicionalmente, la hipótesis del AT sugiere que los linajes no sólo surgieron y se acumularon más en los trópicos, sino que también se extinguieron menos y se dispersaron (y colonizaron) más hacia las regiones templadas, en lugar de que los linajes de zonas templadas colonizaran los trópicos. Así mismo, estos linajes templados han pasado por un proceso de diversificación mucho más lento que linajes en las regiones tropicales considerando el tiempo de ocupación de estas regiones (Jablonski *et al.* 2006). De esta manera,

regiones tropicales tienen tantos linajes “jóvenes” como “viejos”, mientras que las regiones templadas están dominadas por linajes “viejos”.

De acuerdo con ambas hipótesis, hay remplazo de especies (y linajes) desde las latitudes bajas (trópicos) hacia las latitudes altas (zonas templadas). En ecología, se puede medir el remplazo de especies usando el concepto de diversidad beta (Calderón-Patrón *et al.* 2012). La diversidad beta es un componente regional de la diversidad que indica cuántas especies se comparten entre regiones diferentes (i.e., comunidades o sitios estudiados). En otras palabras, la diversidad beta cuantifica qué tan diferentes son dos regiones entre sí. Cuando hay recambio de especies (i.e., cuando dos regiones no comparten muchas especies, siendo por lo tanto más diferentes), esto puede estar relacionado por diferencias en las condiciones ambientales locales (por ejemplo, diferencias de fertilidad de los suelos, Tuomisto *et al.* 2003) o biogeográficas (por ejemplo, la presencia de una cadena de montañas, (Kessler 2001). En la ausencia de va-



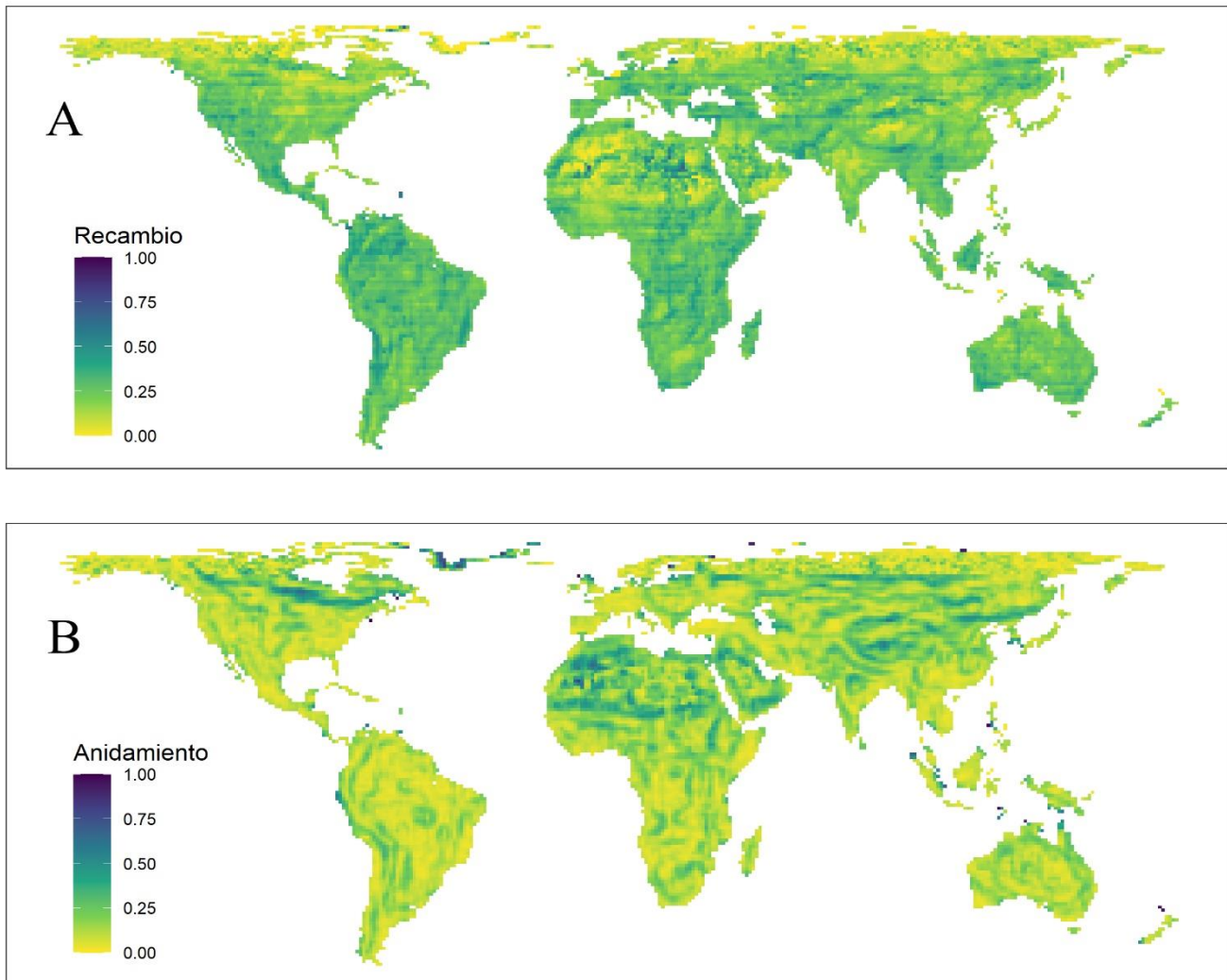
**Figura 2.** Partición de la diversidad beta en componentes de anidamiento y recambio. El recambio es la diferencia entre dos regiones debido a subconjuntos contrastantes de especies o linajes de un grupo de origen, potencialmente causado por procesos de especiación asociados con el endemismo forzado por barreras biogeográficas; mientras que el anidamiento es la diferencia en la composición de especies entre dos regiones debido a la pérdida de especies en una región con relación a la otra. (A) Las regiones tienen el mismo número de especies y hay recambio de especies dentro y entre regiones. (B) Muestra un anidamiento completo (diferencias en la diversidad entre regiones), donde las regiones 2 a 3 representan un subconjunto de la región más diversa (1), potencialmente como una respuesta a los filtros ambientales.

riabilidad ambiental o de barreras biogeográficas, es probable que dos regiones diferentes compartan muchas especies, indicando un bajo recambio de especies.

Pensando que las especies de una región pueden tener mayor o menor grado de parentesco entre sí (por ejemplo, pertenecer a la misma familia o género) en comparación con otra región, el concepto de diversidad beta también se aplica para las relaciones de parentesco entre especies, o sea su relación filogenética (Graham y Fine 2008). De esta manera, imaginemos dos regiones (*a* y *b*) que compartan, digamos, 50 % de especies, siendo todas de linajes cercanos evolutivamente (i.e., parientes cercanos). Ahora, otra región (*c*) puede compartir 50 % de las especies con la región *a*, pero entre estos dos sitios las especies no tienen relación de parentesco cercano. En estos casos, regiones *a* y *b* tendrán menor diversidad beta

filogenética que *a* y *c*. Aunque parezca complejo, la diversidad beta filogenética nos ayuda a entender mejor los patrones globales de diversidad de especies, pues podemos identificar, por ejemplo, las regiones donde hay mayor recambio de especies emparentadas o las regiones con pocos linajes que derivan de una región con alta diversidad filogenética (Pinto-Ledezma *et al.* 2018; Qian *et al.* 2020).

Para complicar las cosas, la diversidad beta, tanto taxonómica como filogenética, puede dividirse en dos componentes: recambio y anidamiento (Baselga 2010). El recambio indica el grado de remplazo de especies (o linajes), mientras que el anidamiento indica el grado de “pérdida” de especies (o linajes) entre dos regiones, cuando una tiene más especies (mayor riqueza) que la otra. Es bueno recordar que la evolución no es solo un proceso de diversificación infinito sino acompaña-



**Figura 3.** Patrones geográficos de la diversidad beta filogenética de (A) recambio de especies y (B) anidamiento.

do permanentemente de un proceso de desaparición de especies. Además, la velocidad de desaparición de especies cambia en el tiempo. Luego de haber explicado todo eso, la pregunta que sigue es cuáles son los patrones globales de diversidad beta filogenética y de sus componentes en angiospermas (Figura 2).

¿Entonces cuál es el patrón geográfico de la distribución global de la diversidad beta filogenética y sus componentes para las angiospermas? En un estudio usando más de 200 mil especies de angiospermas en todos los continentes (excepto Antártica) Moulatlet *et al.* (2023) se encontró que la diversidad beta filogenética generalmente dismi-

nuye en dirección a las latitudes altas, donde hay alto recambio de especies, y que el anidamiento es mayor en zonas montañosas y dentro de áreas continentales, como el norte de África y China central (Figura 3). Estos patrones pueden ser explicados por las tasas más altas de extinción en zonas templadas, como resultado de ciclos interglaciares de expansión de glaciares en estas zonas (Baselga *et al.* 2012). Después de las glaciaciones, especies de las áreas tropicales lograron recolonizar y diversificar en zonas templadas (Svenning y Skov 2007). El mayor anidamiento de zonas montañosas se puede deber a la colonización de subconjuntos de linajes de tierras bajas con

tolerancia a las condiciones ambientales preponderantes en las elevaciones altas (Sklenár y Ramsay 2001).

Particularmente en México se encontró un alto recambio de especies en los ecosistemas terrestres que en los ecosistemas costeros, y el anidamiento es mayor en algunas regiones de la Península de Yucatán, lo que sugiere una pérdida de especies en relación a las comunidades (cuadrículas) cercanas.

Todos estos patrones indican que los supuestos de las hipótesis CNT y AT se confirman con el uso de la diversidad beta filogenética y sus componentes. Además, que los mecanismos que explican la diversidad filogenética de angiospermas están relacionados con la heterogeneidad ambiental a lo largo de los gradientes geográficos. Al describir y estudiar los patrones globales de diversidad de angiospermas aumentamos el conocimiento macroecológico y biogeográfico de los linajes y especies de este grupo de plantas. Asimismo, estos patrones pueden ser usados para identificar regiones potenciales para la conservación (Qian y Deng 2021) y zonas de vulnerabilidad de linajes y especies de angiospermas que podrían considerarse prioritarios para su protección e inversión en investigación.

## Referencias

- Baselga A. 2010.** Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134–143. [10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x)
- Baselga A., Gómez-Rodríguez C. y Lobo J.M. 2012.** Historical Legacies in World Amphibian Diversity Revealed by the Turnover and Nestedness Components of Beta Diversity. *PLOS ONE* 7: e32341. [10.1371/journal.pone.0032341](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032341)
- Calderón-Patrón J.M., Moreno C.E. y Zuria I. 2012.** La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista mexicana de Biodiversidad* 83: 879–891. [10.7550/rmb.25510](https://doi.org/10.7550/rmb.25510)
- Daru B.H. 2020.** GreenMaps: a Tool for Addressing the Wallacean Shortfall in the Global Distribution of Plants. [10.1101/2020.02.21.960161](https://doi.org/10.1101/2020.02.21.960161)
- Francis A.P. y Currie D.J. 2003.** A Globally consistent Richness-Climate Relationship for Angiosperms. *The American Naturalist* 161: 523–536. [10.1086/368223](https://doi.org/10.1086/368223)
- Graham C.H. y Fine P.V.A. 2008.** Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters* 11: 1265–1277. [10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x)
- Hawkins B.A. 2001.** Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology & Evolution* 16: 470. [10.1016/S0169-5347\(01\)02197-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02197-8)
- Jablonski D., Roy K. y Valentine J.W. 2006.** Out of the Tropics: Evolutionary Dynamics of the Latitudinal Diversity Gradient. *Science* 314: 102–106. [10.1126/science.1130880](https://doi.org/10.1126/science.1130880)
- Kessler M. 2001.** Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation* 10: 1897–1921. [10.1023/A:1013130902993](https://doi.org/10.1023/A:1013130902993)
- Kier G., Mutke J., Dinerstein E., Ricketts T.H., Küper W., Kreft H., .... y Wilhelm Barthlott. 2005.** Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography* 32: 1107–1116. [10.1111/j.1365-2699.2005.01272.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01272.x)
- Kreft H., Jetz W. 2007.** Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 5925–5930. [10.1073/pnas.0608361104](https://doi.org/10.1073/pnas.0608361104)
- Moulatlet G., Kusumoto B., Pinto-Ledezma J., Shiono T., Kubota Y. y Villalobos F. 2023.** Global patterns of phylogenetic beta diversity components in angiosperms. *Journal of Vegetation Science*. 34: [e13203](https://doi.org/10.1111/jvs.13203). [10.1111/jvs.13203](https://doi.org/10.1111/jvs.13203)
- Pinto-Ledezma J.N., Larkin D.J. y Cavender-Bares J. 2018.** Patterns of beta diversity of vascular plants and their correspondence with biome boundaries across North America. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6. [10.3389/fevo.2018.00194](https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00194)
- Qian H., Deng T. 2021.** Geographic patterns and climate correlates of the deviation between phylogenetic and taxonomic diversity for angiosperms in China. *Biological Conservation* 262: 109291. [10.1016/j.biocon.2021.109291](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109291)
- Qian H., Jin Y., Leprieur F., Wang X. y Deng T. 2020.** Geographic patterns and environmental correlates of taxonomic and phylogenetic beta di-

- iversity for large-scale angiosperm assemblages in China. *Ecography* 43: 1706–1716. [10.1111/ecog.05190](https://doi.org/10.1111/ecog.05190)
- Sabatini F.M., Jiménez-Alfaro B., Jandt U., Chytrý M., Field R., Kessler M.,.... y Bruelheide H. 2022.** Global patterns of vascular plant alpha diversity. *Nature Communications* 13: 4683. [10.1038/s41467-022-32063-z](https://doi.org/10.1038/s41467-022-32063-z)
- Sklenár P. y Ramsay P.M. 2001.** Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions* 7: 113–124. [10.1046/j.1472-4642.2001.00101.x](https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2001.00101.x)
- Svenning J.C. y Skov F. 2007.** Could the tree diversity pattern in Europe be generated by postglacial dispersal limitation? *Ecology Letters* 10: 453–460. [10.1111/j.1461-0248.2007.01038.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01038.x)
- Tuomisto H., Ruokolainen K. y Yli-Halla M. 2003.** Dispersal, Environment, and Floristic Variation of Western Amazonian Forests. *Science* 299: 241–244. [10.1126/science.1078037](https://doi.org/10.1126/science.1078037)
- Wiens J.J. y Donoghue M.J. 2004.** Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 639–644. [10.1016/j.tree.2004.09.011](https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011)

**Desde el Herbario CICY, 16: 5-10 (18-enero-2024)**, es una publicación semanal editada por el Herbario CICY del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., con oficinas en Calle 43 x 32 y 34 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán, México. Tel. 52 (999) 942-8330 Ext. 110, [www.cicy.mx/Sitios/Desde\\_Herbario/](http://www.cicy.mx/Sitios/Desde_Herbario/), [webmas@cicy.mx](mailto:webmas@cicy.mx). Editores responsables: Rodrigo Duno de Stefano y Lilia Lorena Can Itzá. Reserva de Derechos al Título Exclusivo No. 04-2016-041413195700-203, otorgado por el Instituto Nacional del Derecho de Autor, ISSN: 2395-8790. Responsable de la publicación: José Fernely Aguilar Cruz, Calle 43 x 32 y 34 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán, México. Fecha de última modificación: 18 de enero de 2024. Las opiniones expuestas por los autores no necesariamente expresan la postura del editor de la publicación. De la misma manera, la responsabilidad sobre la veracidad y la precisión de los contenidos, le corresponde totalmente a los autores de los ensayos.