



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS**  
**ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA**  
**ECOLOGÍA**

**"Importancia de los ensamblajes de especies y de los procesos geológico-climáticos  
en la comprensión de los mecanismos de evolución de la sección *Lobatae* del  
género *Quercus* en América del Norte"**

**T E S I S**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**CÉSAR ANDRÉS TORRES MIRANDA**

**TUTOR PRINCIPAL :**

**Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa**

Centro de Investigaciones en Ecosistemas - Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia

**COMITÉ TUTOR:**

**Dra. Mercedes Isolda Luna Vega:** Facultad de Ciencias

**Dr. Antonio González Rodríguez:** Centro de Investigaciones en Ecosistemas

**MORELIA, MICHOACÁN**

**FEBRERO, 2014**



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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS**  
**ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA**  
**ECOLOGÍA**

**"Importancia de los ensambles de especies y de los procesos geológico-climáticos  
en la comprensión de los mecanismos de evolución de la sección *Lobatae* del  
género *Quercus* en América del Norte"**

**T E S I S**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**CÉSAR ANDRÉS TORRES MIRANDA**

**TUTOR PRINCIPAL :**

**Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa**

Centro de Investigaciones en Ecosistemas - Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia

**COMITÉ TUTOR:**

**Dra. Mercedes Isolda Luna Vega:** Facultad de Ciencias

**Dr. Antonio González Rodríguez:** Centro de Investigaciones en Ecosistemas

**MORELIA, MICHOACÁN**

**FEBRERO, 2014**



Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de (Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas), del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 28 de octubre del 2013, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno **TORRES MIRANDA CÉSAR ANDRÉS** con número de cuenta **402022118**, con la tesis titulada: **"Importancia de los ensambles de especies y de los procesos geológico-climáticos, en la comprensión de los mecanismos de evolución de la sección *Lobatae* del género *Quercus* en América del Norte"**, bajo la dirección del Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa.

Presidente: Dr. Juan José Morrone Lupi  
Vocal: Dra. María del Socorro Lozano García  
Secretario: Dra. Mercedes Isolda Luna Vega  
Suplente: Dr. Juan Pablo Jaramillo Correa  
Suplente: Dr. Víctor Manuel G. Sánchez Cordero Dávila

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 27 de enero del 2014.

  
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al apoyo económico recibido de las siguientes instituciones para el desarrollo de esta tesis:

CONACYT, beca para estudios de posgrado 216036

SEMARNAT-CONACYT 2004-311

SEMARNAT-CONACYT 2004-C01-97

SEMARNAT-CONACYT 2006-23728

DGAPA-PAPIIT IN221711-3

A los miembros del Comité Tutor:

Dr. Ken Oyama Nakagawa

Dra. Isolda Luna Vega

Dr. Antonio González Rodríguez

## AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Trataré de ser breve, aunque siendo ésta mi última oportunidad de agradecer lo recibido me tomaré el espacio necesario.

En primer lugar, agradezco a las dos personas que fueron fundamentales en el desarrollo y término de este proyecto: a Ken Oyama por la oportunidad dada, la iluminación recibida semestre a semestre, por brindarme un proyecto que resultó en uno de los mejores retos académicos que he tenido y por los proyectos a futuro que suenan por demás interesantes; a Isolda Luna, por lograr la síntesis de ideas, por confiar y por presionarme para culminar el proyecto, mi total reconocimiento, y esperando que sigan muchos proyectos en puerta.

Un agradecimiento especial por la revisión exhaustiva del manuscrito final a Juan Pablo Jaramillo Correa. A quienes revisaron y aportaron ideas para la mejora del proyecto: Juan J. Morrone, Socorro Lozano García, Antonio González Rodríguez, Susana Magallón, Osvaldo Téllez, Daniel Piñero, Víctor Sánchez-Cordero, Othón Alcántara, César Ríos Muñoz, Ernesto Vega. A Othón Alcántara, por todo lo que me enseñaste en la planeación y desarrollo de las actividades de campo, por la amistad y porque, junto a Andrés González, me iniciaste en el conocimiento de la flora templada. Agradezco de manera especial el tiempo tomado por Susana Valencia para escuchar algunas de las ideas surgidas a lo largo de la tesis. A Nidia Pérez Nasser, por la ayuda en la depuración de la base de datos, es invaluable el tiempo que dedicaste para ello. A Víctor Rocha Ramírez, porque sin tu apoyo logístico este proyecto no hubiera llegado a buen puerto. A Dolores Rodríguez, porque debo reconocer que sin tu apoyo no hubiera logrado llegar a esta etapa, gracias por el apoyo siempre acompañado de una sonrisa. Agradezco enormemente a Ixel Miranda el tiempo dedicado a la corrección hecha al manuscrito final, gracias por tu paciencia y por hacer más fluida la lectura de algunas secciones de ésta tesis.

A todos las personas que me apoyaron en la planeación y colecta de poblaciones de *Q. candicans* y *Q. crassifolia* en México y Guatemala (aunque al final este material no pudiera integrarse en esta tesis): Othón Alcántara Ayala (FC), Raúl Contreras Medina (UABJO), Andrés González Murillo (FC), Arturo Solís Magallanes (CUC-Sur, U de G), Ramón Cuevas Guzmán (U de G), Luz María González-Villarreal (Herbario IBUG, U de G), Katia Juárez Medina (Conabio), Astrid González Ávila (FC), Wilfrido Ramírez Toro (CIEco), Víctor Rocha Ramírez (CIEco), Armando Ponce Vargas (FC), Cristian Anaya Martínez (FES Cuautitlán), Julio Ramírez Martínez (FC), Rafael Aguilar Romero (CIEco), Francisco Maradiaga Ceceña (Herbario UAGro), Mario Véliz Pérez (Herbario BIGU, USAC), Jorge Martínez Meléndez (Herbario UNICACH), Armando Rincón Gutiérrez (FC), Celia Sanginés Franco (FC), Francisco Hernández Najarro (Herbario IHN-Chiapas), Juan Peñaloza Ramírez (CIEco), Ana Albarrán Lara (CIEco), Concepción Pérez Recoder (CONANP-Bassaseachic), Javier Cruz Nieto (Pronatura-noroeste), Socorro González Elizondo (Herbario CIIDIR-Durango), Martha González Elizondo (Herbario CIIDIR-Durango), Francisco Rivera Ortiz (CIEco), Hernán Alvarado Sizzo (CIEco), Gabriela López Barrera (CIEco), y a todos aquellos que he omitido, pero cuya ayuda en campo fue fundamental para conocer, reconocer, coleccionar y ampliar mi conocimiento sobre los encinos de México y Guatemala en lo particular, y sobre la vegetación y la botánica en lo general.

A mis amigos, los que me han apoyado desde hace 15 años, sin duda ustedes me dieron seguridad y han sido un fuerte aliciente en todo este trayecto: Ivonne Cervantes, Cristian Anaya, Daisi Jiménez, Karen Leyva, Elizabeth García, Cristina Martínez, Juana Guerrero, Ricardo Ramírez, Susana Acevedo. Es un honor ver como las familias crecen y como las nuevas generaciones se desarrollan. Vernos alejar y reencontrarnos en un camino lleno de convergencias, a pesar de que cada uno tomo rumbos diferentes.

Con quiénes aprendí a disfrutar de la Universidad, a vivir la mejor época que inició hace 12 años en la Facultad de Ciencias y donde han surgido las amistades más fuertes que me han acompañado en el mundo que tanto me ha apasionado: Ixel Miranda, Paulina Soberanes, Celia Sanginés, Paula Romo, Astrid González, Martín Bustamante, Miguel Martínez, Ivón López, confío en que siempre estarán cerca. Agradezco a quiénes en la licenciatura hicieron la diferencia, aunque ahora exista un poco de distancia: Isabel Alfaro, Paulina Flores, Abigail Morales, Jesús Silva, Yislem Beltrán, Nieves Millán. A los miembros (y ex miembros) del cubo que ¡tan bien! me han hecho pasar los años en la botánica pese a mi autismo: Othón Alcántara, Raúl Contreras, Andrés González, Julio Ramírez, Katia Juárez. A los miembros del Museo que han resultado en buenos compañeros, maestros y amigos: Livia León, Adolfo Navarro, Cirene Gutiérrez, César Ríos, Héctor Olguín, Susette Castañeda.

A quiénes me dieron la bienvenida e hicieron de Morelia un lugar en dónde aprendí a disfrutar un nuevo tipo de convivencia, a todos los que me apoyaron y me brindaron su amistad en estos cuatro años: Rafael Aguilar, Pacobeto Rivera, Wilfrido Ramírez, Antonio Pacheco, Vanessa Acevedo, Gabriela López, Hernán Alvarado, Lorena Alvarado, Karla Rojas, Juan Peñaloza, Carmen Figueredo, Bárbara, Iván Franch, Ismael Mendoza, Víctor Rocha, Ana Albarrán, Jazmín Salgado, Erasto Hernández, Mayra Meléndez, Salomón Sanabria, Esther Aguilar, Enrique Pascual, Marlene Ponce, y desde luego Martita y cía.

A quiénes fuera de la academia han hecho que experimentaré diferentes formas de ver la vida, muchas de ellas con una cerveza en mano, con una perspectiva que difícilmente podría llevar con alguien más, en un acercamiento a una realidad menos conciencuda: Daniel Estudillo, Juan Curiel, Vinicio Vieyra, Guillermo Cueva, Axel Solís, Iván Hernández, Luis Ávalos.

A quiénes han estado presentes en las diferentes etapas de mi vida y me han brindado la mayor de las resistencias, a Consuelo Miranda por sobretodo (pobreza, humildad, trabajo, amor), a Jaime Torres por alimentar la pasión por la naturaleza y esa parte, la más complicada en mi; a Milagros Torres por tu nueva etapa, por las nuevas sonrisas; a Pablo Torres por la confianza y esa conversación tan apacible que te caracteriza; a María Miranda y Luz Miranda, por todo el cariño recibido, sin ustedes nada; a mis sobrinos y primas Norma García, Michelle Ramos, Giovanni Ramos, Irán Domínguez, Fernanda Zapata, Aline Ramos, Diego Domínguez, Fanny Ramírez, Carmen García, a ustedes mi cariño sincero y apoyo "casi" incondicional. A todas aquellas personas que sin compartir lazos de sangre forman parte de mi familia: Ruth Archundía, Margarita Medina, Ana María Hernández, Maura Cárdenas.

En fin, a todos los que son, a los que fueron (y al fin deje ir), y a los que serán, porque hoy tengo el deseo de pensar en el futuro.



"El caso es, amigo mío, que se decía en el templo de Zeus en Dodona,  
que las primeras palabras proféticas provenían de una encina"

Platón

... "ignoraba que no obtendría sin dificultades aquella nueva vida, que  
debía pagarla muy cara, adquirirla al precio de largos y cruentos  
esfuerzos...

Pero comienza aquí una nueva historia. la historia de la lenta  
renovación de un hombre, de su regeneración progresiva, de su paso  
gradual de una vida a otra, de su ascensión a una nueva realidad  
desconocida para él"

F. Dostoievski

A la Universidad Nacional Autónoma de México.

A mi tierra materna,  
Tlalpujahu de Rayón,  
por el orgullo de mis raíces,  
por el recuerdo de Pachita  
y por la humildad de mi madre.

A la cultura de lo ciudadano,  
a mi padre, al estilo unipersonal  
de administrar una vida de luz y sombra.

A quiénes a la distancia,  
me cobijaron cuando la oscuridad  
lo empañó todo alrededor, sus siluetas  
fueron lo poco que pudo iluminar  
aquella luz que me empecinaba en apagar.  
A ti Ixel, a ti Chelo, a ti Kahil. A mi familia.

Por la nueva oportunidad,  
por comprender que la merezco,  
por ese futuro prometedor que se abre en el horizonte.  
Hoy pido serenidad para no claudicar  
ante el desasosiego de aquellos, mis demonios internos.

## ÍNDICE GENERAL

<b>RESUMEN</b>	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>3</b>
INTRODUCCIÓN	5
<b>CAPÍTULO I</b>	<b>12</b>
New approaches to the biogeography and areas of endemism of red oaks ( <i>Quercus</i> L., Section <i>Lobatae</i> ). 2013. Systematic Biology.	
<b>CAPÍTULO II</b>	<b>32</b>
Tectonic and climatic complexity, and evolution in American red oaks ( <i>Quercus</i> section <i>Lobatae</i> , Fagaceae): a biogeographic study using network analysis. Revisión en <i>Botanical Journal of the Linnean Society</i> .	
<b>CAPÍTULO III</b>	<b>78</b>
Reticular evolution, pulse evolution, and speciation modes in North American red oaks ( <i>Quercus</i> spp.). Revisión en <i>Journal of Evolutionary Biology</i> .	
<b>CAPÍTULO IV</b>	<b>118</b>
Identificando redes de ensamble macroecológico basadas en la teoría de nicho ecológico	
<b>CAPÍTULO V</b>	<b>156</b>
Efectos climáticos del Pleistoceno en la distribución de los encinos rojos: evidencias palinológicas y modelaje de nicho ecológico	
<b>CAPÍTULO VI</b>	<b>197</b>
Repercusiones de la evolución reticular y las fluctuaciones climáticas en el reconocimiento de centros de diversidad genética de la sección <i>Lobatae</i> del género <i>Quercus</i>	
<b>DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES</b>	<b>219</b>
LITERATURA CITADA	230

# LISTA DE CUADROS Y FIGURAS

## Capítulo I

Figure 1. Main physiographic features in Mexico and Central America. pp. 14.

Figure 2. An example of implementation of Network Analysis and built of matrices. pp. 16.

Figure 3. Comparison between NAM (this study) and NAM of do Santos et al. (2012). pp. 19.

Figure 4. Biogeographic patterns and areas of endemism obtained. pp. 22.

Figure 5. Comparison among the different methods considering hypothetical distributions. pp. 25.

Figure 6. Comparison among the methods undertaken from the hypothetical distributions. pp. 27.

## Capítulo II

Figure 1. Map of occurrence for red oaks (*Quercus* section *Lobatae*) based on ecological niche modeling with maximum entropy. pp. 74.

Figure 2. Distribution of the cliques that were identified with the single and complete adjacency matrices. pp. 75.

Figure 3. Generalized tracks and nodes in a geological context of North America identified. pp. 76.

Figure 4. Panbiogeographic nodes identified with both matrices (green - simple adjacency, red - complete adjacency) and their relationship with the main fault systems of North America. pp. 77.

## Capítulo III

Table I. Main relationships of the areas with the greater incongruence among all the analyses. pp. 110-111.

Figure 1. Delimitation of vertex zones. pp. 113.

Figure 2. Network topologies obtained with 1) all the species, 2) restricted distribution species (two examples) and 3) widespread species (two examples). pp. 114.

Figure 3. Areas identified: a) with high betweenness values in the network analysis; b) long branches in the NJ analysis. pp. 115.

Figure 4. Trees obtained with NJ: a) with all the species, b) with restricted distribution species (two examples) and c) with widespread species (two examples). pp. 116.

Figure 5. Strict consensus cladograms (s), majority consensus cladograms (m) and support statistics. pp. 116.

Figure 6. Climatic tolerance ranges of the species including six environmental variables (i-vi) considering the distributional width defined in four categories: species present in almost 10 areas; species present in almost 20 areas; species present in almost 30 areas; and species in more than 30 areas. pp. 117.

## Capítulo IV

Cuadro 1. Lista de las especies que conforman cada uno de los 12 ensambles . pp. 144.

Cuadro 2. Lista de las especies que conforman cada uno de los 15 ensamblajes (2). pp. 145.

Cuadro 3. Lista de las especies que conforman cada uno de los 17 ensamblajes (2). pp. 146.

Cuadro 4. Lista de los géneros asociados a cada uno de los 12 ensamblajes taxonómicos identificados. pp. 147-149.

Cuadro 5. Listado de los conjuntos de especies que han sido reconocidos por su similitud morfológica y/o por su capacidad de hibridación con otras especies. Se indica al ensamblaje climático al que pertenecen y los intervalos altitudinales en los que se encuentran. pp. 150.

Figura 1. Distribución espacial de 12 ensamblajes (2)(2)(taxonómicos). pp. 151.

Figura 2. Distribución altitudinal de las especies que conforman cada uno de los ensamblajes: a) ensamblajes taxonómicos (2), b) ensamblajes históricos (2), c) ensamblajes climáticos (2). pp. 152.

Figura 3. Estacionalidad de la temperatura (EST), precipitación promedio anual (PPA) y altitud (ALT) en función de la amplitud del nicho de cada especie así como de sus valores de intermediación iniciales. pp. 153.

Figura 4. Distribución espacial de 15 ensamblajes (2)(2)(históricos). pp. 154.

Figura 5. Distribución espacial de 17 ensamblajes (2)(2)(climáticos). pp. 155.

## Capítulo V

Cuadro 1. Lista de las especies que conforman cada uno de los 12 ensamblajes (2) y su caracterización ambiental. pp. 192.

Figura 1. Diversidad de especies en América del Norte: distribución actual, proyección de UMG con escenario CCSM y proyección de UMG con escenario MIROC. pp. 193.

Figura 2. Patrones de diversidad por ensamblaje (2) en el este de Estados Unidos: distribución actual, proyección de UMG con escenario CCSM y proyección de UMG con escenario MIROC. pp. 194.

Figura 3. Diversidad de especies por ensamblaje (2) en la Faja Volcánica Transmexicana: distribución actual, proyección de UMG con escenario CCSM y proyección de UMG con escenario MIROC. pp. 195.

Figura 4. Diversidad de especies por ensamblaje (2) en los sistemas montañosos de América Central: distribución actual, proyección de UMG con escenario CCSM y proyección de UMG con escenario MIROC. pp. 196.

## Discusión general y conclusiones

Figura 1. 80 sitios de colecta de *Q. candicans*.

Figura 2. 94 sitios de colecta de *Q. crassifolia*.

## **RESUMEN**

Los patrones de diversidad genética son la fuente primaria de los estudios de genética de poblaciones. La diversidad genética brinda información importante a cerca de la historia de las poblaciones; una baja diversidad pueden indicar poblaciones con pequeños tamaños que han experimentado procesos de cuellos de botella, mientras que una alta diversidad es el resultado de poblaciones que mantienen poblaciones relativamente grandes y constantes a través del tiempo. En este estudio se analizó el efecto de las complejas historias biogeográficas en los patrones de diversidad genética en encinos rojos de América del Norte. En primer lugar, se propuso una nueva herramienta metodológica para examinar los patrones de asociación histórica entre las especies de encinos rojos presentes en México y América Central. El análisis de redes resultó ser un enfoque óptimo para identificar patrones de vicarianza en las áreas cuando existen procesos de reticularidad en sus biotas. En segundo lugar, estudiamos el efecto de la evolución reticular en las áreas mediante un nuevo enfoque de redes incluyendo a las especies de Estados Unidos. Los eventos de reticularidad se localizan principalmente en límites tectónicos asociados a los grandes sistemas de fallas geológicas. Una compleja relación entre la historia geológica y climática de las áreas fue propuesta. En tercer lugar, analizamos el efecto de la amplitud geográfica de las especies en el reconocimiento de procesos de evolución reticular. La reticularidad incrementa invariablemente cuando se analizan las especies de amplia distribución. Las áreas de mayor reticularidad evolutiva coinciden con algunas de las zonas de hibridación reconocidas para encinos rojos. En cuarta instancia, identificamos los ensambles de las biotas basados en el nicho climático de las especies. Reconocimos que los grandes complejos morfológicos y/o de hibridación de las sección pertenecen al mismo ensamble climático. Las redes de interacción biótica aportan evidencias adicionales para sostener

divergencias entre especies que pueden ser sometidas a pruebas en futuros estudios de genética de poblaciones y filogeografía. En el quinto capítulo, analizamos el efecto de las fluctuaciones climáticas en las áreas de distribución de las especies basados en modelos de predicción de especies así como en reconstrucciones paleoambientales. Identificamos procesos de expansión o contracción entre las especies que componen cada ensamble climático. Por último, se integró la información generada acerca de la evolución reticular de las áreas así como el efecto de las fluctuaciones climáticas en los ensambles de especies para la comprensión de los procesos de diversidad y diferenciación genética de la sección *Lobatae* del género *Quercus*.

## **ABSTRACT**

Patterns of genetic diversity are primary source on studies of population genetics. Genetic diversity provides important information about the history of populations, low diversity may indicate populations with small sizes that have experienced bottlenecks processes, while high diversity is the result of populations that remain relatively constant and large populations over time. In this study was analyzed the effect of complex biogeographic patterns into genetic diversity in red oaks of North America. First, a new methodological tool was proposed to examine the historical patterns of relationships among red oak species occurred in Mexico and Central America. Network analysis is a optimal approach to identify patterns of vicariance in areas where there reticularity processes in their biotas. Second, we studied the implications of reticular evolution of the areas with a new approach of networks including species from eastern of United States. Reticularity events are located mainly on tectonic boundaries linked with major faults systems from North America. A complex relationship between the geological and climatic history of the areas was proposed. Third, we analyzed the implications of the geographical range of the species in the recognition of reticular evolution process. The reticularity invariably increases when widespread species are analyzed. The areas with high reticularity agree with some areas where red oaks hybridized. In the fourth instance, identified assemblages based on the climatic niche of the species. The major morphological and/or hybridization complexes of species belong to the same climatic assembly. Biotic interactions' networks provide additional evidence to support differences among species that can be tested in future studies of population genetics and phylogeography. In the fifth chapter, we analyzed the effect of climate fluctuations in the areas of distribution of the species based on predictive models and paleoenvironmental reconstructions. Identified processes of increase and / or decrease

in areas of distribution among species that comprise each one of the assemblies. Finally , the information generated about the reticular evolution of the areas and the effect of climatic fluctuations in species assemblages for understanding the processes of genetic diversity and divergence of section *Lobatae* of the genus *Quercus*.



## INTRODUCCIÓN

El género *Quercus* constituye uno de los elementos característicos de las zonas montanas de Eurasia y América del Norte siendo un elemento importante en la flora del hemisferio norte (Nixon, 2006). El género está ampliamente diversificado y cuenta con aproximadamente 500 especies, incluidas en dos subgéneros, *Cyclobalanopsis* y *Quercus* (Manos et al., 2001). Este último a su vez se divide en cuatro subsecciones (Nixon, 1993; Manos y Stanford, 2001): *Cerris*, *Lobatae* (encinos rojos) *Quercus s.s.* (encinos blancos) y *Protobalanus* (encinos dorados o intermedios), siendo las últimas tres secciones las únicas presentes en América. Se ha sugerido que la diversificación del género se llevo a cabo en el Eoceno medio, época en la que se postula que terminó la migración de encinos entre Eurasia y América (Axelrod, 1983; Manos y Standford, 2001). Dos centros principales de diversificación se han propuesto para el género *Quercus*: el sureste de Asia y la parte central de América que comprende los territorios de México y América Central (Manos et al., 1999; Valencia 2003).

Los encinos son elementos dominantes de varios tipos de vegetación templada del hemisferio boreal, entre los que destacan las grandes extensiones de bosques deciduos templados y de bosques mixtos cálidos del este de Estados Unidos (Delcourt y Delcourt, 2000), así como los bosques de encino, bosques de pino-encino y bosques mesófilos de montaña que ocupan casi el 15% del territorio mexicano (Rzedowski, 1978; Challenger, 2001). Flores-Villela y Gárez (1994) consideran a estos ecosistemas como importantes centros de endemismo para vertebrados.

Los caracteres de frutos y semillas son de gran importancia en la clasificación de los encinos, pudiendo diferenciarse las tres subsecciones americanas con base en ellos. La sección *Lobatae* se caracteriza por la presencia de óvulos abortivos apicales (en raros casos

sub-basales) sumados a la consistencia lanosa de la capa interna de la nuez; escamas de la cúpula aplanadas y delgadas, nunca aquilladas; cotiledones libres (raramente conados); una maduración anual o bianual del fruto; entre otros (Martínez, 1977; Nixon, 1993; Manos et al., 1999; 2001).

Sin embargo, desde la publicación de las tres grandes monografías de este género realizadas por Trelease (1924), Müller (1942) y Camus (1936-1952), se han identificado diversos problemas taxonómicos asociadas a su identificación específica, ya que las estructuras florales no son consideradas como caracteres de importancia en la diagnosis de las especies. La determinación de ejemplares se realiza en gran parte basados en caracteres foliares que tienen una amplia variación inter e intra específica, aumentando los problemas taxonómicos en la delimitación de especies (Romero, 2001; Rodríguez, 2003; Valencia, 2005; Mora, 2006). Otro problema taxonómico importante es la tendencia de este grupo a la hibridación y el origen de formas intermedias entre las especies parentales (Whittemore y Schaal, 1991; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; González Rodríguez et al., 2004; González Rodríguez, 2005).

Nixon (2006) reporta que existen alrededor de 220 especies de encinos en toda América del Norte, 110 de los cuales integran la sección *Lobatae* (encinos rojos). Solamente 35 de las 90 especies de encinos presentes en Estados Unidos corresponden a la sección *Lobatae*, y de ellos 27 son exclusivas a la tierras bajas del este y tres a la región de California. Varios trabajos han considerado que la diversidad de especies de encinos para México es alta. Por ejemplo, Martínez (1977) en un trabajo pionero estima que existen más de 200 especies; Rzedowski (1978) calcula que existen entre 150 y 200, cifra que coincide con la estimación de 170 a 213 especies hecha por González (1993). Por otro lado, Nixon (1993) menciona que el número de especies en México es de 135 a 150, debido a una gran

cantidad de sinonimias, lo que coincide con las 140 especies reportadas por Zavala (1998). El estudio más reciente hecho por Valencia (2004) menciona que existen alrededor de 161 especies válidas para México, de las cuales cuatro son encinos dorados, 81 especies son encinos blancos (sección *Quercus*) y las 76 restantes son encinos rojos (sección *Lobatae*).

Los encinos rojos son más abundantes en zonas templadas de los sistemas montañosos de México y América Central, a diferencia de los encinos blancos, que a pesar de estar presentes en zonas húmedas, pueden tolerar condiciones más áridas y secas, por lo que su área de distribución es más amplia (González, 1993; Nixon, 1993; Zavala, 1999; Valencia, 2004). Nixon (1993) y Zavala (1999) mencionan que los encinos rojos son más abundantes en la región occidental, sur y sureste del país, es decir, en las regiones más húmedas.

### **Historia biogeográfica y climática: sus repercusiones en la diferenciación genética de las especies**

Una de las premisas más importantes en el campo de la biología evolutiva hace referencia a que la evolución de los organismos es la consecuencia directa de la dinámica de cambio de la superficie terrestre (Croizat, 1958, 1964; Ebach y Humphries, 2002; Rosen, 1978). El papel de las barreras en la biogeografía histórica es fundamental, ya que son éstas las que moldean el ensamblaje de las biotas a través del tiempo y favorecen la especiación por vicarianza.

Las especies de amplia distribución oscurecen los patrones de vicarianza debido a que generalmente no divergen tras la aparición de barreras, gracias a su amplia tolerancia ambiental. Estas especies presentan una alta plasticidad fenotípica, lo que les permite ser sometidas a presiones de selección distintas a lo largo de su distribución promoviendo y fijando mutaciones que cambian la estructura genética al interior de las poblaciones. Por

otro lado, en poblaciones con presiones de selección similares, la fijación de nuevos alelos neutrales aumenta conforme las poblaciones se reducen en el espacio, lo que provoca una reducción en la variación genética de las poblaciones pudiendo aumentar la divergencia génica entre poblaciones (Hedrick, 2010). Se ha concluido que las poblaciones cercanas geográficamente tendrán una estructura genética similar con respecto a las poblaciones más distantes, en un efecto conocido como aislamiento por distancia (Avice 2000, 2009). El advenimiento de la filogeografía ha demostrado ser una poderosa técnica para determinar la estructura interna de las poblaciones, correlacionándola con la posición geográfica de las mismas.

Diferentes estudios han documentado el efecto que tienen las fluctuaciones climáticas a través del tiempo (principalmente las glaciaciones del Pleistoceno) en la distribución y diferenciación genética de las especies (Hewitt, 2000), utilizando como base la teoría de refugios propuesta por Haffer (1969). Las fluctuaciones climáticas globales en la Tierra, han permitido que algunas especies encuentren condiciones óptimas para su adecuación en zonas adyacentes ampliando sus áreas de distribución, al mismo tiempo que otras especies contraen sus rangos de distribución original sometiéndose al efecto de la deriva génica que provoca una reducción de su variabilidad genética disminuyendo su capacidad de respuesta a cambios ambientales a largo plazo provocando eventos de extinción local o regional. Los procesos de expansión promueven zonas de contacto entre especies de biotas diferentes en los límites de su distribución en lugares donde los recursos son abundantes favoreciendo la evolución reticular de las áreas (Halas et al, 2005). La evolución reticular es un proceso que ocurre cuando un conjunto de especies que coexisten en el espacio geográfico a través del tiempo, constituyendo una biota, llegan a interactuar con especies que conforman otras unidades históricas originando biotas híbridas. La

reticularidad evolutiva de las áreas promovida por las fluctuaciones climáticas puede afectar la estructura genética de las especies presentes en ellas, dando como resultado eventos masivos de especiación en zonas de contacto (Haffer, 1969), o bien, zonas de hibridación entre especies filogenéticamente cercanas (González-Rodríguez et al., 2004; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; Peñaloza-Ramírez, 2011).

### **Diversidad genética**

La diversidad genética ha sido definida como la variedad de alelos y genotipos identificados en una especie como reflejo de las diferencias morfológicas, fisiológicas y ambientales entre sus individuos y poblaciones (Frankham et al., 2002; Toro y Caballero, 2005). La diversidad genética se ha cuantificado con base en el número de variantes observadas: tasa de polimorfismo (se refiere a la frecuencia de los alelos de un gen en una población), proporción de loci polimórficos (es el cociente obtenido tras dividir el número de loci polimórficos entre el número total de loci), abundancia de variantes alélicas A (se refiere al número de variantes que presentan los alelos de una población menos uno) o número promedio de alelos por locus (la suma de todos los alelos detectados en todos los loci, dividido por el número total de loci). Otras formas de cuantificar la diversidad genética se basan en la frecuencia de las variantes: número efectivo de alelos  $A_e$  (es el número de alelos que pueden estar presentes en una población) y la heterocigocidad esperada  $H_e$  (es la probabilidad de que, en un locus único, cualquier par de alelos, escogidos al azar de la población, sean diferentes entre sí).

Identificar las diferencias entre los patrones de diversidad genética permite inferir los factores que tienen un papel importante en su origen. Las poblaciones genéticamente estructuradas permiten la evolución de linajes independientes cuando el flujo génico entre

sus poblaciones es bajo y hay fuertes presiones de selección (Slatkin, 1985; Schaal et al., 1998), mientras que bajos niveles de divergencia genética entre las poblaciones de una especie pueden ser consecuencia de eventos de especiación reciente y/o de altos niveles de flujo génico inter poblacional (Muir y Schötterer, 2005; Lexer et al., 2006).

Por otro lado, una baja heterocigosidad puede indicar poblaciones de pequeños tamaños efectivos que han experimentado procesos de cuellos de botella que disminuyen su variabilidad genética. La heterocigosidad tiene una relación directa con el tamaño efectivo de la población, de modo que al incrementarse el tamaño poblacional se espera mayor variabilidad genética. La introgresión permite el intercambio de material genético entre especies diferentes, promoviendo nuevos genes y genotipos tras el procesos de recombinación, lo cual puede incrementar la diversidad genética de las especies al modificar su potencial adaptativo. Se ha documentado que los híbridos pueden establecer nuevas entidades cuando existen habitats disponibles para las entidades intermediarias, cuando se genera incompatibilidad génica con las especies parentales, o bien cuando la selección favorece su fertilidad y viabilidad (Riesberg, 1993, 1997, 2006). Hewitt (2000) propone que los patrones de diversidad genética entre las poblaciones pueden ser consecuencia directa de las fluctuaciones climáticas pasadas y su efecto en los tamaños de las áreas de distribución. Las expansiones o contracciones de las áreas de distribución de una especie debidos a fluctuaciones climáticas pueden afectar la diversidad genética de sus poblaciones, reducciones drásticas de las poblaciones en el pasado causan baja diversidad genética, mientras que poblaciones grandes y constantes a lo largo del tiempo promueven alta diversidad (Hewitt, 2000).

## **La diversidad genética en un contexto biogeográfico y de fluctuaciones climáticas**

En este estudio tratamos de probar que la diversidad y diferenciación genética de las especies que integran la sección *Lobatae* (encinos rojos) en América del Norte es resultado de un complejo proceso biogeográfico que involucra eventos de especiación promovidos por vicarianza, así como de eventos de evolución reticular de las biotas promovidas por fluctuaciones climáticas.

Primero identificamos bajo un nuevo enfoque metodológico en biogeografía (análisis de redes sociales y neighbor-joining), las asociaciones históricas de las especies que integran la sección *Lobatae* en México y América Central, reconociendo la importancia de la evolución reticular en su historia biogeográfica (Capítulo I). En segundo lugar, exploramos con detalle la evolución reticular de cada área, identificando una fuerte asociación de las biotas con la historia geológica y/o tectónica de América del Norte, al mismo tiempo que consideramos la importancia de las fluctuaciones climáticas en la evolución reticular (Capítulo II). Posteriormente analizamos el efecto de la amplitud geográfica de las especies para proponer hipótesis de especiación para la sección (Capítulo III). Luego enfatizamos sobre la importancia de los ensambles de especies para entender los procesos de divergencia histórica y ambiental en la sección *Lobatae*, así como sus repercusiones en la divergencia e hibridación de sus especies (Capítulo IV). Mediante el empleo de modelos predictivos y evidencias palinológicas encontramos que se robustece la hipótesis de que las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno son un proceso importante en la evolución reticular de las áreas y en la historia genética de las especies (Capítulo V). Finalmente, integramos toda la evidencia obtenida para contextualizar a la diversidad y diferenciación genética entre las especies como un proceso relacionado con la evolución reticular de las áreas y las fluctuaciones climáticas del pasado.

## CAPÍTULO I

### **New approaches to the biogeography and areas of endemism of red oaks (*Quercus* L., Section *Lobatae*).**

A. Torres-Miranda, I. Luna-Vega & K. Oyama. 2013.

*Systematic Biology* **62**: 555-573.



## New Approaches to the Biogeography and Areas of Endemism of Red Oaks (*Quercus* L., Section *Lobatae*)

ANDRÉS TORRES-MIRANDA<sup>1,2</sup>, ISOLDA LUNA-VEGA<sup>2,\*</sup>, AND KEN OYAMA<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Ant. Carr. a Pátzcuaro 8701, Col. Ex-Hda. de San José de la Huerta, 58190, Morelia, Michoacán, México; <sup>2</sup>Laboratorio de Biogeografía y Sistemática, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Apartado Postal 70-399, Ciudad Universitaria, México 04510, D.F., México; and <sup>3</sup>Escuela Nacional de Estudios Superiores UNAM Unidad Morelia. Ant. Carr. a Pátzcuaro 8701, Col. Ex-Hda. de San José de la Huerta, 58190, Morelia, Michoacán, México  
\*Correspondence to be sent to: Laboratorio de Biogeografía y Sistemática, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Apartado Postal 70-399, Ciudad Universitaria, México 04510, D.F., México;  
E-mail: ilo@hp.fciencias.unam.mx; luna.isolda@gmail.com.

Received 1 August 2012; reviews returned 14 September 2012; accepted 27 March 2013  
Associate Editor: Adrian Paterson

**Abstract.**—An area of endemism is defined by the spatial congruence among two or more species with distributions that are limited by barriers. In this study, we explored and discussed the use of the network analysis method (NAM) and neighbor-joining (NJ) to analyze the areas of endemism of *Quercus* sect. *Lobatae* (red oak species) in Mexico and Central America. We compared the NAM and NJ with other methods commonly used in biogeographic studies to show the advantages of these new approaches and to identify the shortcomings of other approaches. The NAM used in this study is based on notions of centrality measures, such as betweenness. We incorporated the strength of the ties within the internal networks through *p*-cores and aggregate constraints in iterative analyses. The NAM based on betweenness is ideal for recognizing completely allopatric areas of endemism. The iterative NAMs increase the number of possible areas of endemism because they minimize the effect of minimal overlap, and the *p*-core is efficient at identifying the closest relationships among species in the cases in which betweenness is not informative. The number of areas of endemism increases when the sympatry matrix minimizes the dispersal effect and the sample effort is maximized, allowing the identification of the greatest number of these areas. The NJ method supports the idea that areas diverge among themselves in a differential way; the long branches correspond to zones with high speciation rates and complex histories (biotic and tectonic), and the short branches correspond to zones with low speciation rates and simple histories. In a classification scheme, NJ was capable of identifying the areas that are considered biotically complex because of their high speciation rates. The results obtained with the NAM and NJ showed that the physiographic regions of Mexico are not natural units and that many of them are composed of at least two different biotic components. [Areas of endemism; biogeographic patterns; Mexico and Central America; neighbor-joining; net-like methods; network analysis; *Quercus*; reticulate evolution; tree-like methods.]

The extent to which taxa share biogeographic histories is reflected in the degree of overlap in their distributions. If species share a common biogeographic history, then their distributions should completely overlap (homopatry). A common history can be expected because of geological (e.g., plate tectonics), ecological (e.g., dispersal, range expansion, and contraction), or evolutionary (e.g., speciation and extinction) processes (Harold and Mooi 1994; Morrone 2009). In the case of sharing a common history, the assumption is that these processes have influenced the distributions of different species in equivalent ways. Conversely, if there is no shared biogeographic history, then we expect no overlap in the distributions of taxa (allopatry). These two states represent endpoints, and we can expect the overlap in species distributions to differ across a continuum that reflects the extent to which species share a biogeographic history. An area of endemism is recognized if the distributions of two or more species overlap as the result of vicariance (Nelson and Platnick 1981; Morrone 1994; Linder 2001). The recognition of areas of endemism has been a primary goal in historical biogeography because these areas are the basic units of analysis in cladistic biogeography (Linder 2001). However, the identification of such areas can be difficult when species are not completely homopatric and minimum overlap exists in the distribution of

two species because of random processes, such as dispersal or extinction. This can increase the overlap among the areas of two or more taxa with different histories, which is particularly important in continental taxa undergoing recurrent climatic change. In certain cases, when geographic and/or climatic conditions allow different species to extend their distributions synchronously, dispersal should generate homopatry patterns, as is the case of islands or in the formation of biological corridors.

Many approaches to the recognition of areas of endemism have been proposed based on presence/absence of matrices of species occurring in different areas. Linder (2001) criticized clustering methods that show similarities between areas, which are based on their shared species. The phenogram obtained cannot define homopatry among the clusters. Parsimony methods based on the identification of distributional congruence were the first to be applied (Morrone 1994) based on exclusive species supporting the clades in a tree. Parsimony methods have been used extensively to identify areas of endemism (Luna-Vega et al. 1999, 2001; Morrone et al. 1999; Trejo-Torres and Ackerman 2001, 2002; Morrone and Escalante 2002; Escalante et al. 2004; Espinosa et al. 2006; Contreras-Medina et al. 2007a). The results of these methods are shown as tree-like topologies, in which it is assumed

that the areas of endemism evolved dichotomously, allowing the formulation of four proposals: (i) the species that form an area of endemism are completely inclusive; (ii) the species that form an area of endemism are mutually exclusive from the species in allopatric areas; (iii) the nesting areas are defined by at least two different species; and (iv) dispersal is the result of partial sympatry and can hide vicariant relationships. Tree-like methods have limited sensitivity (Hausdorf and Hennig 2003; Mast and Nyffeler 2003; Hennig and Hausdorf 2004) because of some problems, for example, in the case of groups in which dispersal is prevalent, there have been problems with data collection or artificial units (e.g., grid-cells) that are used for analyses (Linder 2001; Brooks and Van Veller 2003; Santos 2005; Nihei 2006).

The tree-like methods assume that all of the species contribute to the relationships between the areas identically. In this study, we assumed that areas evolve at different rates and that the species included in them should be weighted differentially. The neighbor-joining (NJ) proposed by Saitou and Nei (1987) is based on minimizing the total longitude of a tree branch in each step of the grouping, beginning with a star-like topology. NJ is a clustering approach that assumes that the divergence rates among different lineages are differential; with this method, we can obtain long and short branches even within the same group.

We propose the use of NJ as an alternative tree-like method because the length of the branches is sensitive to the effect of differential evolutionary processes, for example, recent speciation or reticulation of the areas being studied. The long branches are a consequence of those areas in which recurrent speciation has occurred, or in those areas in which important reticulation events have occurred, prioritizing minimal evolution in the cluster formation. In this context, NJ should offer a broader view than the traditional tree-like methods. Using NJ, we analyzed the effect of assigning different weights to each species (apportioning high weights to those species with restricted distributions and low weights to those species with wide distributions).

In recent years, the tree-like methods have gradually been replaced by new approaches, for example, the use of heuristic searches with optimality criteria. The optimization criteria attempt to address biases in species sampling and attempt to maximize the overlapping degree among two or more species, assigning scores to those species that can be part of an area of endemism. These methods have not been widely adopted because it is difficult to establish the appropriate search parameters (e.g., Szumik et al. 2002; Szumik and Goloboff 2004; Escalante et al. 2009). The optimization represents a conceptual advance in the recognition of areas of endemism, because it does not use dichotomous evolutionary assumptions of the areas, allowing the recognition of different areas despite partial sympatry under the reticulation principle. Using this approach, it is unfortunately not possible to obtain the inclusion of relationships and the evolutionary history that they reflect.

Dos Santos et al. (2008) proposed the use of network analysis to recognize areas of endemism with binary sympatry matrices obtained through proximity and interpenetration criteria, in which "0" is no sympatry ties between two species and "1" is sympatry ties between two species. In graph theory, each analyzed species corresponds to a vertex that is related with other species through edges called sympatric ties because they represent the overlap percentage in the distribution of a pair of species. A species that is widely distributed has multiple ties with other species. If this species is removed from an area, the other species in the area that have restrictive distributions will begin to separate from the area and will strongly unite with other species with which they have sympatric relationships. This principle is named betweenness in network theory. Dos Santos et al. (2008) were the first to analyze networks under the assumptions of betweenness. However, as noted by Casagrande et al. (2009), the interpenetration criteria can show erroneous sympatric relationships, and the betweenness criterion can have limitations in recognizing areas of endemism. Recently, dos Santos et al. (2012) proposed a dynamic analysis of weighted networks to be applied in biogeography that consisted of an improvement of their network analysis based on weighted inference and the dynamic exploration of sympatry networks by using the cohesiveness criteria to reduce the betweenness bias. This analysis uses a binarized matrix to detect groups of species within a global sympatry network; subnets are internally supported by the cohesiveness provided by the strong sympatry ties with other species. The only way to separate these subnets is to break the weak ties maintained with other entities that can act as intermediaries and can correspond to co-occurrence units. This process can be visualized through a cleavogram (dos Santos et al. 2012). The dos Santos et al. (2012) approach assumes that: (i) there is a close spatial association relationship within the networks (cohesiveness); after iteratively removing the intermediary species, the cohesive subnets can be dichotomous but not hierarchical, as observed in the cleavograms, (ii) there are weak relationships between the different groups of species, which are the result of a reticular structure of the distribution of the species, and (iii) the sympatric relationships between the two species are differential, and they then must be weighted (giving a high weight when sympatry  $\approx 1$  and less weight when sympatry  $\approx 0$ ).

The goals of this study were to propose and compare two new approaches based on the network analysis method (NAM) and NJ analyses for recognizing areas of endemism and biogeographic patterns using the distribution of red oak species (section *Lobatae*; genus *Quercus*) as a model system. The *Lobatae* section is endemic to the New World; members of this section are abundant in the mountains of Mexico and Central America (Valencia 2004; Nixon 2006). Nixon (1993) and Zavala (1998) suggested that red oaks are distributed primarily in the western, southern, and southeastern

portions of Mexico, which are considered the humid areas of the country. These oaks dispersed from North to Central America during the Miocene Epoch (Hooghiemstra 2006), and their diversification occurred during the Middle Eocene (Axelrod 1983; Manos and Standford 2001). During this period, several geologic and climatic events occurred, primarily the genesis of the main physiographic systems in Mexico and Central America (Ferrusquía-Villafranca and González-Guzmán 2005). Because of this, we consider red oaks to be a suitable model for studying the biogeography of the mountainous systems of Mexico and Central America.

In this study, we assume that the current distribution of red oaks involves complex ties between species that can be expressed in a non-binarized sympatry matrix for network analysis based on betweenness. Additionally, we included other measures that are associated with changes in the internal structure of networks, such as *p*-core and aggregate constraints on iterative analyses, as criteria to correct the restrictions in the network analysis as questioned by Casagrande et al. (2009). Similar to the proposal of dos Santos et al. (2012) concerning dynamic analyses in weighted networks, we integrated the interaction among small groups, including the concepts of strong and weak ties, structural holes, and centralization. We assessed the usefulness of long branches in the NJ analysis in relation to the complexity of the biogeographic processes and their advantages in recognizing biogeographic global patterns as an alternative to other methods in biogeography. We also contrasted the results of our analysis with those obtained from other approaches commonly used in biogeographic studies. Finally, we analyzed the geographic distribution of red oak species in Mexico and Central America to test the applicability of these two new approaches for determining areas of endemism and biogeographic patterns.

## MATERIALS AND METHODS

### *Distributional Data*

We analyzed distributional data for 72 red oak species from Mexico and Central America that were obtained from a review of herbaria specimens deposited in the following collections: MEXU, ENCB, IEB, XAL, UNL, CHAP, IZTA, and FCME and from electronic databases: INIF, LL-TEX, and MO. Additionally, monographic and floristic studies were reviewed (for complete references see Torres-Miranda et al. 2011). With this information, we constructed a database of 8618 georeferenced records without duplicates, representing the occurrence of red oaks in the mountain systems of Mexico, Guatemala, Belize, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, and Panama. The database includes the following physiographic systems: the Sierra Madre Occidental (SMOC), the Sierra Madre Oriental (SMOR), the Sierra Madre de Oaxaca (SMOX), the Serranías de Jalisco (SJ), the Faja Volcánica Transmexicana (FVT), the Sierra

Madre del Sur (SMS), the Sierra Madre de Chiapas-Guatemala (SMCG), the Serranías de Comayagua (COMA), and the Sierra de Talamanca (TALA) (Fig. 1). Distributional maps of each of the 72 species were obtained using ArcView GIS ver. 3.2 (ESRI 1999).

### *Sympatry Inference*

As a starting point, we considered the idea presented by dos Santos et al. (2012) for obtaining sympatric ties. A tie is defined as the area shared between two species. We united all of the localities in which each species of red oak is present through a minimal spanning tree (MST, equivalent to an individual track of Croizat 1958) using the ArcView GIS 3.2 (ESRI 1999). Finally, we applied Rapoport's principle (1975) to identify the areas of distribution of each species through propinquity circles. These circles are buffers drawn around the recollection localities, in which the ratio is determined from the statistical measure of the separation between each arc that forms a MST, reflecting the data variation; with this, we eliminate the biases of recollection. The total length of all of the MST of each species was calculated, and this measure was divided among the number of unique localities of each species to obtain the mean value for all of the species. The sample mean ( $\mu = 24.3$  km) of all of the species was obtained, and the standard deviation ( $\sigma = 17.8$  km) was calculated. We used three different measures for drawing propinquity circles for all of the species: (i) the first measure consisted of the subtraction of the population standard deviation from the population mean ( $\mu - \sigma = 6.5$  km); (ii) the second measure consisted of the population mean ( $\mu = 24.3$  km); and (iii) the third measure consisted of the population mean plus the standard deviation ( $\mu + \sigma = 42.1$  km). We followed the Hennig and Hausdorf (2006) principle that suggests that the dissimilarity coefficient of the distributions must be obtained for the areas considered. Thus, not only the percentage of geographic units shared by two taxa should be considered but also the geographic relationships of the occupied units. The matrix used in the NAM was constructed by intersecting each propinquity distributional area of each species with the others using ArcGIS 3.2 (ESRI 1999), thereby obtaining the degree of overlap between each pair of taxa. We obtained three weighted directed matrices of  $72 \times 72$  species based on the intersection of the propinquity circles of two species, in which a value of 100 represents total sympatry (homopatry) and values of 0 represent total allopatry between species (Supplementary Material available at <http://datadryad.org>, doi:10.5061/dryad.nh30v).

The sympatry matrix previously obtained corresponds to the adjacency matrix of a directed graph  $G = (V, E)$ , in which  $V$  is the set of vertices or nodes (here, formed by 72 species of red oaks), and  $E$  is the set of the ordered pair of vertices called edges or ties (with an assigned weight that represents the strength

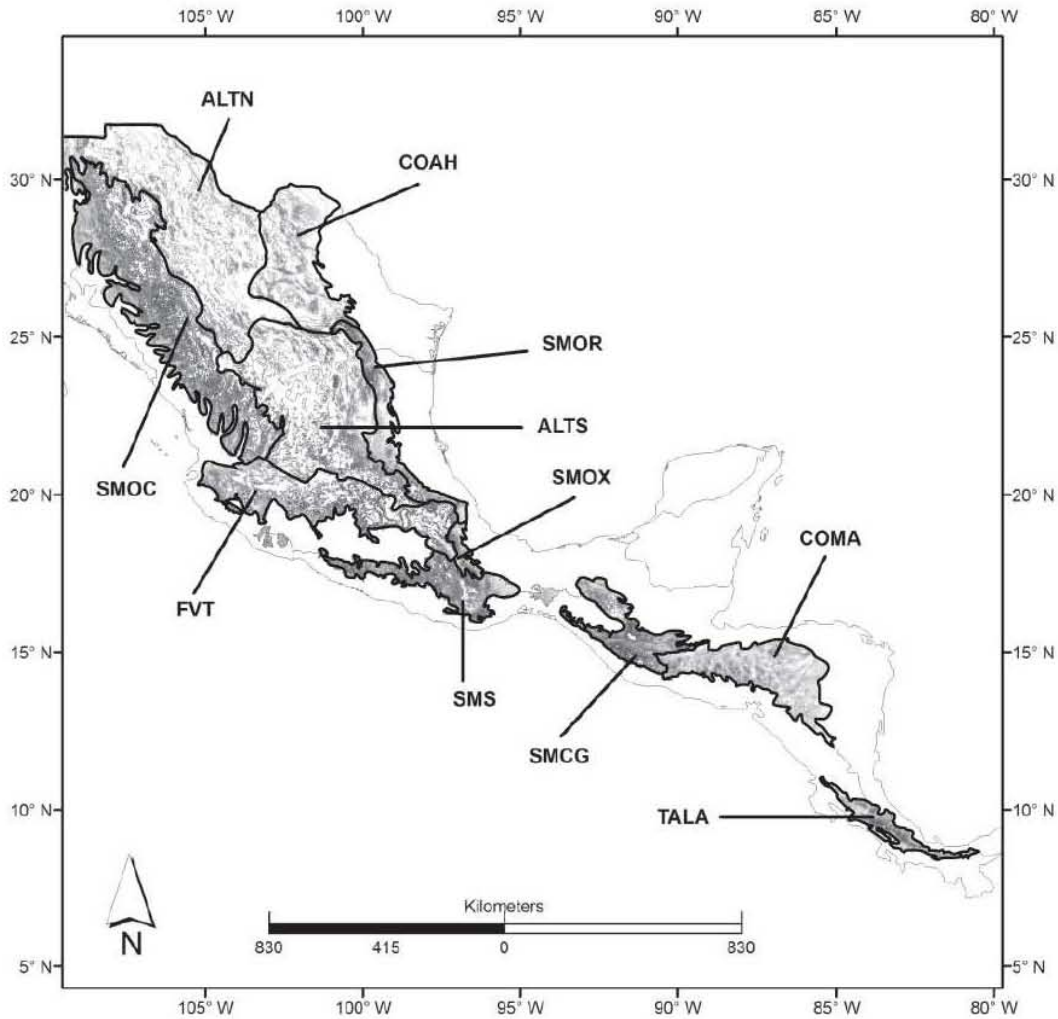


FIGURE 1. Main physiographic features in Mexico and Central America: ALTN, Altiplano Norte; ALTS, Altiplano Sur; COAH, Mesetas Coahuilenses; COMA, Montañas de Comayagua; FVT, Faja Volcánica Transmexicana; SMCC, Sierra Madre de Chiapas-Guatemala; SMOG, Sierra Madre Occidental; SMOR, Sierra Madre Oriental; SMS, Sierra Madre del Sur; SMOX, Sierra Madre de Oaxaca; and TALA, Cordillera de Talamanca.

of the sympatric relationship between species). The weighted and directed ties among species are because the distribution sizes are not equivalent. Given two geographically overlapping species A and B, in which species A is more widely distributed than species B, their sympatric linkage should be differentially measured if the distribution of species A completely contains that of species B. In this sense,  $A \rightarrow B$  has a different relationship than  $B \rightarrow A$  because the distribution of B is completely included in that of A, so the  $B \rightarrow A$  relationship must have a value of 100, whereas the  $A \rightarrow B$  relationship must have a lower value. This proposal is similar to the weighted matrices of [dos Santos et al. \(2012\)](#).

#### *Network Analysis Concepts: Centrality, Prestige, and Structure*

Social networks are characterized by ties among actors (or vertices). Of special interest are those ties between distant actors because the removal of such ties implies the separation of a network into two components or subnets; such ties are here called bridges. The deletion of a vertex may have the same effect as the removal of incident ties or bridges. A vertex whose deletion increases the number of components in the network is termed a cut-vertex. Inside a network, the most important actors are usually found in central locations,

reflected in both the centrality and the prestige indices (Faust and Wasserman 1992) and associated with cut-vertices. The centrality concept is associated with non-directed graphs, and the prestige concept is associated with directed graphs. A prestigious actor is the recipient of extensive ties, direct or indirect, thus focusing solely on the ties directed to an actor as a recipient (e.g., indegree).

Betweenness is a measure of the number of times that an actor is located on the shortest path (geodesic) between the other nodes in a network; vertices with higher betweenness values represent those that can control the flow of information in the network. In network analysis, actors with high betweenness values correspond to elements that connect two different subnets; when these elements are deleted, the subnets are separated and the value of betweenness is zero. Betweenness is a concept that involves the idea that in networks, elements exist that function as connectors among subnets; when these elements are iteratively eliminated, they isolate the subnets. Brandes (2001) proposed an alternative algorithm for computing betweenness in directed weighted networks based on Freeman's formula (1977, 1979) through the sum of tie weights. Freeman's algorithm failed because it does not consider the number of ties on the paths of a network.

Network constraint is an index that measures the extent to which an actor's connections are redundant (Burt 1992). Cut-vertices broker information between otherwise disconnected neighboring vertices and their removal cause holes within the networks of neighbors that are called structural holes. These holes have associated constraint values: low constraint values indicate the existence of many structural holes, and high constraint values indicate that a vertex has fewer opportunities to work as a broker. The lack of information flow would disrupt a network, as expressed in the dyadic constraint. The aggregate constraint of a vertex is the sum of all of the dyadic constraints related to that vertex. The actors with high aggregate constraint values have less freedom and strong relationships with other actors.

Cores are one of the few concepts that provide us with efficient decompositions of large networks (Batagelj and Zaversnik 2003) in addition to connectivity components. This concept was proposed by Seidman (1983) and is based on the decomposition of  $k$ -cores. The new approaches to decomposition centered in cores are based on the vertex property functions and are called  $p$ -cores (Batagelj and Zaversnik 2003). Cores can also be used to identify the strong ties in the subnets embedded in large networks (Batagelj and Mrvar 2000; Batagelj and Zaversnik 2003). Opsahl et al. (2010) identified strong ties based on two features: (i) the weight of each species in relation to the other species involved and (ii) the total number of ties of each species in the network (named  $p$ -cores). The  $p$ -cores are direct measures of the weakness or the strength of ties among actors, allowing us to distinguish their indegree and outdegree ties, so they could be appropriate for detecting strong groups of

species living in sympatry in cases in which betweenness is not informative.

#### *NAM Based on Sympatry Inference*

To obtain betweenness values, the sympatry matrices were analyzed with Pajek 1.24 (Batagelj and Mrvar 1999) and with the packages Igraph and tnet, which are add-on packages for the statistical software R (available at <http://www.cran.r-project.org>). The aggregate constraint scores for each species (actors) were computed using the structural holes option in Pajek (Batagelj and Mrvar 1999) to identify those species with strong aggregate constraints and those species that operate as cut-vertices. We multiplied the betweenness values by the aggregate constraint of each species. Then, we iteratively removed those species with higher values (betweenness by aggregate constraints). This process stopped when the betweenness values reached zero or when there were isolated vertices. An isolated vertex with a betweenness value equal to zero acts as a group, increasing the betweenness of the vertex or vertices linked with it, and there is no real homopatry relationship among the linked vertices. Part of the bias of betweenness should be corrected with the use of aggregate constraints, which allows the identification of the structural holes in isolated species (vertices) in a subnet; these species are particularly important in directed networks. We deleted the species that behaved like an isolated vertex because they did not maintain homopatry with the other species and only increased the betweenness among the species that could form a distinct group with others.

The removal of species was stopped when the intermediation values in the nodes of each sympatry network were equal to zero and when they equaled the closeness scores in the subnets in which the criterion of minimum junction is satisfied. In these subnets, we assigned more importance to the  $p$ -core with input and output ties because this measure enabled us to see the internal structure of even complex networks and because in networks without betweenness, the input and output ties have different internal structures. With this approach, it was possible to identify the cohesion within each subnet in the cases in which there were no intermediary values because they are a direct measure of the shared area of the species, which is a direct measure of sympatry among the species. When the minimum junction in the subnets was identified, we computed the  $p$ -core values within the subnets using the option Maximum All ties (input and output) in Pajek (Batagelj and Mrvar 1999).

Finally, iterative network analyses with the intermediary species removed were performed before two cliques were identified within a global network, which occurred when these iterative subnets had an intermediary value equal to zero. This process led to the identification of groups of species living in homopatry that are hidden by the presence of other species. Once

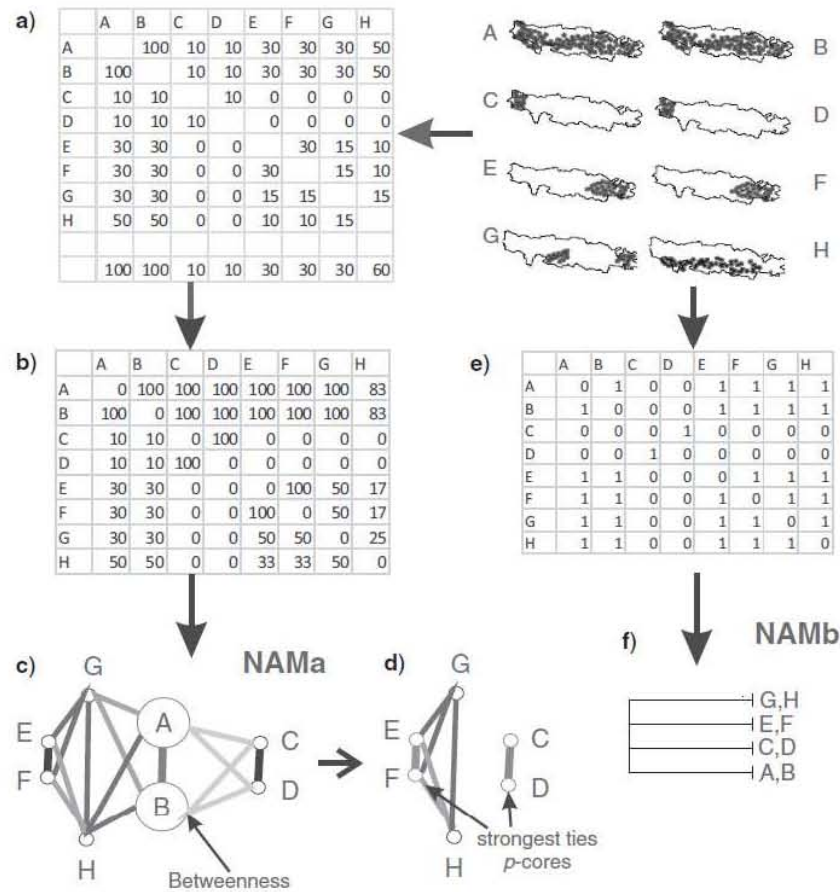


FIGURE 2. An example of implementation of Networks Analysis and built of matrices using our approach (NAMA: a–d) and comparison with dos Santos et al. (2012) method (NAMb: e and f). In our approach, the following steps were undertaken: a) calculation of the area intersection between each pair of species involved; b) the weighted and directed matrix is the result of dividing all the values of the column of intersection of each species by the total area occupied by the same species; c) compute the betweenness and aggregate constraints of the generated network; d) calculate the  $p$ -cores of the network, in order to maximize the strong ties and to exclude the weak ties. Following the NAMb (dos Santos et al. 2012), it was obtained: e) a dichotomic matrix of the sympatry of the species calculated from two or three weighted matrices; f) identification of subnets with high cohesiveness through a cleavogram.

the cliques formed from the iterative elimination of nodes (species) were determined, the areas that formed each clique were visualized in ArcView GIS 3.2 (ESRI 1999) to define the cliques in a spatial context.

Figure 2a–e shows a scheme for implementing the NAM, including starting from the construction of a sympatry matrix to the identification of the areas of endemism.

#### NJ Analysis

NJ is a clustering approach that assumes that the divergence rates among different lineages are differential in such a way that taxa A and B can have minimal divergence rates resulting in short branches,

whereas taxa C and D can have maximal divergence rates resulting in long branches, even within the same group. We used 72 species (columns) to construct a data matrix of presence (1)/absence (0) of species per area (rows) = 158 grid cells of 1° latitude × 1° longitude (see Supplementary Material). An NJ tree was obtained using both matrices for computing the Manhattan distances.

In biogeographic analyses, the lengths of the branches tend to be short in areas with low rates of divergence in their biotic composition because of the climatic and the geologic stability of those areas. The latter can explain why the differentiation within the populations is reduced and why there are few *in situ* speciation events. By contrast, in areas containing biotas with high rates of divergence, the effect of long branches can be substantially increased because of major climatic

or geologic changes (generally events of vicariance) causing intraspecific differentiation as well as speciation processes and *in situ* diversification. Dispersal effects may also affect the length of the branches but at a low magnitude compared with the influence of speciation. Despite this, NJ does not allow for the identification of the species composition in an area.

Species with wide distributions tend to complicate the recognition of patterns because of the possible role of dispersal over time. One way to minimize the effect of these species is to substitute the inverse of the distribution of each taxon by unit of area [e.g., if one taxon is found in three grid cells, the value of presence (1) in these three grid cells will be substituted by its inverse (0.33) in the original presence/absence matrix (see Supplementary Material)]. The use of the geographic inverse of a species is convenient at large scales (small areas) when a good recollection effort was performed, as in the case of oaks. This geographic inverse is not optimal when the scale of analysis is small (large areas) because: (i) it overestimates the distribution of species found in restricted or discontinuous areas and (ii) it underestimates the distribution of species that are widely distributed.

We used an inverse geographic matrix to compute the Manhattan distances with the goal of obtaining a weighted NJ tree. Differences in the branch lengths identify the areas with higher speciation rates (species with restricted distributions) and/or those in which reticular evolutionary processes occur. Simultaneously, this effect minimizes the importance of species with wide distributions. The NJ trees were generated with NTSYSpc 2.11 (Rohlf 2000).

#### Other Approaches in Biogeography

*NAMco*h (based on cohesiveness sensu dos Santos et al. 2012).—We pre-processed the records for 72 species of red oaks to obtain three weighted matrices. Based on the geometric layout, we obtained a topological matrix that expresses the strength of the sympatric association in each pair of species that was computed from the portion of the shared area through a MST. Based on the nearest interspecific records, two additional matrices were obtained: a matrix of the average cost for spatial homogenization (ACSH), in which the cost is evaluated by the length of the shortest distance among the records of one species with respect to the records of other species, measuring the total cost for converting one set of points (localities) into the other and vice versa so that complete overlap is achieved, and a reweighted matrix, ACSH', which expresses the normalization of the weights assigned to each point, with the average length of each arc incident at this point in each of the MSTs, in which positive values suggest sympatry and negative values suggest allopatry. The weighted matrices were dichotomized into a single binary matrix through the thresholds (0.8) established from the basal networks used in the NAM. The reweighted values

were binarized with the thresholds to maximize the strongest ties between optimal meaningful sympatric associations and those reweighted ties in which null or weak associations were coded as 0. From these matrices, we computed the inference of sympatry in a network, exploring the pair-wise relationships scored by the basal matrix, creating an interactive network and plotting the intensity of the subnets. Finally, we visualized these results using a cleavogram that illustrates the splitting sequence of the different groups of taxa when the NAM is performed. The procedure was performed with the package SyNet 2.0 for R software. The cleavogram represents the arrangement of species into groups as the iterative removal of intermediary species progresses (dos Santos et al. 2012). In Figure 2e–f, we illustrated how to implement this method.

*Parsimony analysis of endemism*.—A parsimony algorithm was applied to the presence/absence matrix obtained in the previous analysis. A row coded with 0, representing a hypothetical area, was added to each data matrix to root the cladograms. A parsimony analysis of endemism (PAE), according to Morrone (1994), was performed using Nona (Goloboff 1999) and WinClada ver. 1.00.24 (Nixon 2002). The data were submitted to multiple TBR+TBR, searching 1000 initial trees (mult×1000) and holding 100 trees per replicate (h/10), retaining a maximum of 10 000 trees. We obtained a strict consensus cladogram. Areas with two or more shared species were identified as areas of endemism.

*Unweighted pair group method with arithmetic mean analysis*.—Using NTSYSpc 2.11 (Rohlf 2000) and PAST ver 1.94b (Hammer et al. 2001), we performed an unweighted cluster analysis on both of the presence/absence matrices generated above using four different similarity indexes: Jaccard, Dice, Kulczynski, and Ochai, to test the effect of different weights on the shared species in the relationships among the areas.

*Optimality criterion analysis (OPTI)*.—The records of the species were directly input into VNDM software (Goloboff 2005), generating two matrices: (i) a binary presence/absence matrix of species within the grid cells and (ii) a three-state matrix created by applying the “fill” option of the program. The fill option of VNDM (fill=20 and assumed=40) was used a departure value. A fill=20 indicates to the program that if a species' record is close to the edge of a cell (20% of its ratio), this species is present in the adjacent cell; an assumed=40 indicates to the program that this species is most likely present in the neighboring cell. We began the analysis with the parameters suggested by Escalante et al. (2009).

The optimality criterion was performed in NDM ver. 2.6 for the two matrices using the following default parameters (Goloboff 2005; <http://www.zmuk.dk/public/phylogeny>): save sets of areas with two or more endemic species, save sets

with scores  $>2.000$ , and use the edge proportion option. Consensus areas were obtained using at least 30% similarity of the species against any of the other areas (Escalante et al. 2009). We swapped one or two cells at a time, kept overlapping subsets if 0 or 30% of the species were unique, retained suboptimal sets of 0.90 or 0.99 worst fit, used or did not use the edge proportion option, or changed the grid origin of the  $(x,y)$  system that corresponded with the two variants (latitude, longitude): (0.0, 0.0) originated at the beginning of the imaginary lines of latitude and longitude and (0.5, 0.5) included a displacement of half a degree in both latitude and longitude. We performed 1280 iterations of the optimality process with two matrices for red oaks, changing the above-mentioned parameters in an iterative way. We performed 640 iterations using the coordinate system (0.0, 0.0) with the binary matrix and 640 with the three-state matrix with a fill=20 and an assumed=40 to begin the process. Eighty iterations were also performed for a system of coordinates centered at (0.0, 0.0) using the following pairs of parameters as inputs for the fill option, that is, (fill, assumed): (40,20), (10,20), (20,10), (30,60), (60,30), (40,80), (80,40), (60,120), and (120, 60). Accordingly, 720 iterations of the optimality process were performed over the entire set of experimental scenarios. In all 1680 cases, superfluous sets were discarded when they were found, sets were replaced if they were improved during swapping, and duplicates were pre-checked. We used high values of filling, up to 120, to observe the effect of the overestimation of the optimality criterion.

## RESULTS AND DISCUSSION

### *NAM and Net-Like Methods: Strong and Weak Ties, Reticular Evolution, and Complexity Patterns*

The NAM identified species with high betweenness values, in most cases corresponding to species with wide geographic distributions. The iterative elimination of these species led to the recognition of subnets present in the main network. In this study, we used three different ratios for drawing the propinquity circles to test the effect on the NAM of an increase in the areas of sympatry caused by larger propinquity circles. The results obtained from NAM 1 ( $\mu - \sigma = 6.5$  km), NAM 2 ( $\mu = 24.3$  km), and NAM 3 ( $\mu + \sigma = 42.1$  km) were similar, although differences in the propinquity circles could influence the analysis (Fig. 3a–c). The more conclusive and constant results among all of the analyses were six of the eight subnets with null betweenness across their nodes (Fig. 3a); these six subnets were entirely allopatric among themselves. The remaining three subnets were identified in the second of the three NAM iterations (Fig. 3b). In the third iteration, two components with different  $p$ -cores were recognized in all of the NAM tests (Fig. 3c). The greatest amount of subnets or areas of endemism were identified with NAM1 because it minimized the overlap effect.

The NAM used in this study allowed us to elucidate endemism among groups of networks of sympatric species (e.g., large components can be broken into smaller cliques). NAM 1 led us to recognize eight final groups that were entirely allopatric on two main subnets: (i) the Mexican Montane component and (ii) the Mesoamerican Montane component (Fig. 3a). The NAM led to the identification of areas of endemism following the approach of Nelson and Platnick (1981) and Platnick (1991), in which the total congruence of the areas of distribution of at least two species (homopatry) was required.

The second iteration of the NAM was performed with 22 species in NAM 1, 19 species in NAM 2, and 13 species in NAM 3. This analysis allowed the separation and identification of two well-supported subnets in all of the tests after removing the betweenness values: (i) the northern SMOC+the ALTN and (ii) the COAH. In the different iterations that were performed, we also identified four other subnets by the differentiation of the  $p$ -core values in the largest subnet: (i) the SMOR+the SMOX, (ii) the northern and the central SMOR, (iii) the SMOC+the ALTS, and (iv) the FVT+the SMS (Fig. 3b).

The third iteration of the NAM was performed by removing the first eight species (*Quercus crassifolia*, *Quercus castanea*, *Quercus cortesii*, *Quercus sapotifolia*, *Quercus candicans*, *Quercus elliptica*, *Quercus conspersa*, and *Quercus crispifolia*) until the separation of the montane systems of Mexico and Central America was achieved. These eight species had a betweenness value=0, but *Q. candicans* and *Q. castanea* had a maximum  $p$ -core value of 2.87, associated with *Q. crassifolia*, *Q. conspersa*, and *Q. elliptica*, which joined them as a subgroup in the FVT, the southern SMOR, the SMOX, the southern SMOC, the SMS, and the SMCG. Additionally, in the same network, *Q. cortesii* and *Q. sapotifolia* had a  $p$ -core value of 2.17, identifying another subgroup within the network in the lowlands of the SMOX and the SMS, as well as the SMCG, the COMA, and the Maya Mountains (Fig. 3c).

The number of areas of endemism increased with the use of iterative NAMs, identifying 17 areas of endemism in NAM 1 and 14 in NAM 3. We believe that a measure that combines the prestige and centrality of the species in sympatry could be a good strategy for producing uniform results regardless of the sizes of the propinquity circles. One example of the potential of the iterative NAM is that it could identify overlapping areas of endemism, as in the case of the Central Systems, identified with the second iteration of the NAM and defined by three species (*Quercus crassipes* and *Quercus acutifolia* or *Quercus laurina*).

We further observed that in large networks, the aggregate constraint is an important measure to correct any bias of betweenness. A species with a high aggregate constraint score corresponds to species with a high degree of sympatry with respect to other species (e.g., homopatry among themselves). If any of the species with high restrictive values are absent, the flow in the network is disrupted; we conclude that higher aggregate



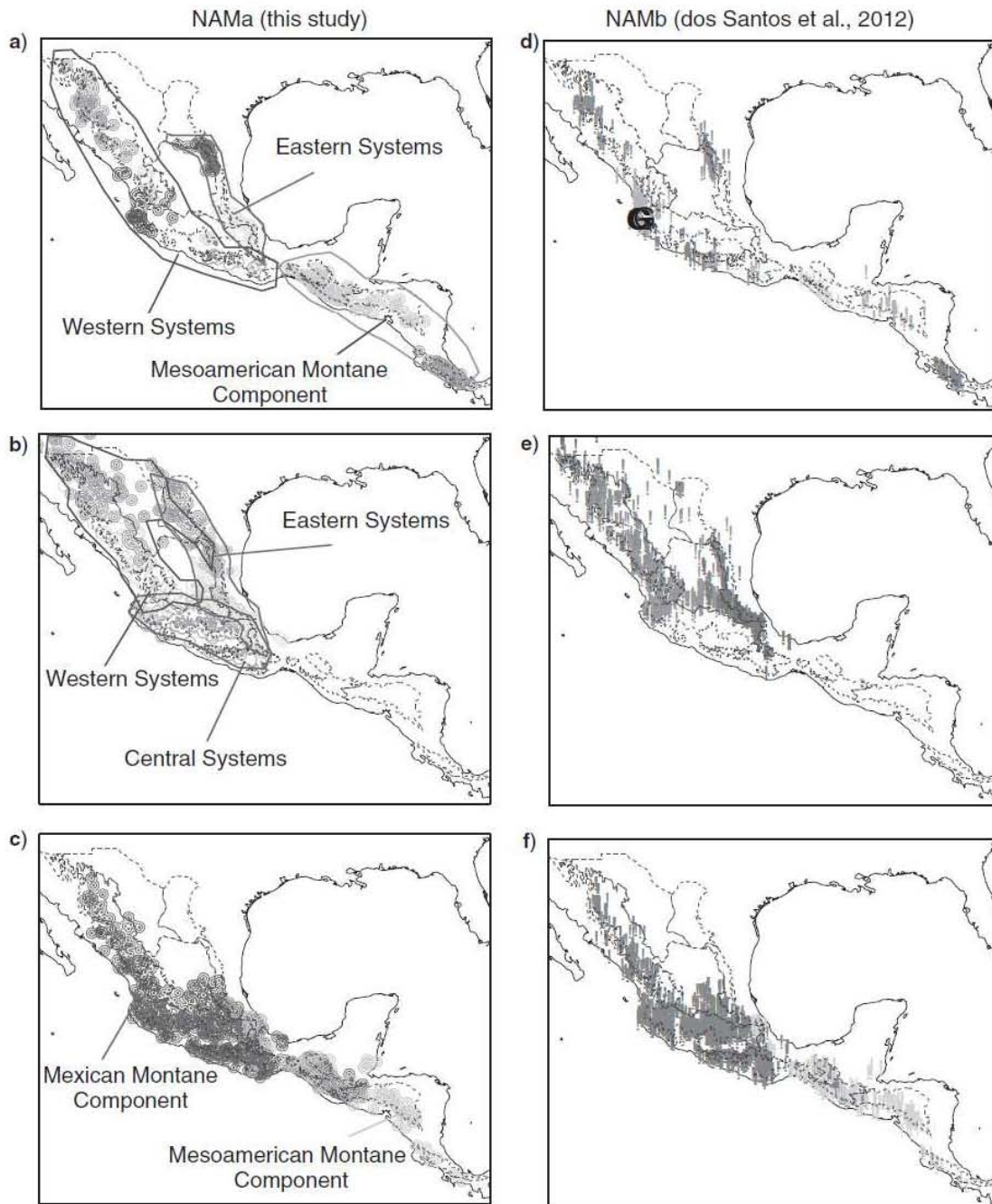


FIGURE 3. Comparison between NAMA (this study; a–c) and NAMb (dos Santos et al. 2012; d–f). The circles indicate the area of endemism size; they were obtained with NAM 1 ( $\mu - \sigma = 6.5$  km), NAM 2 ( $\mu = 24.3$  km), and NAM 3 ( $\mu + \sigma = 42.1$  km). a) The map shows the subnets identified when betweenness value is eliminated, in this case, all the areas are allopatric among themselves; b) the subnets obtained are shown with the second iteration of NAMA, corresponding to areas with reticularity with respect to other subnets; c) subnets obtained with the third iteration, which had the highest betweenness value in the first iteration; Following dos Santos et al. (2012; d–f), the maps show the obtained units of co-occurrence or dyads from the four main subnets in the cleavogram.

constraint values indicate that a species has less freedom and strong relationships with other species. A species with a low aggregate constraint value corresponds to a species with a low degree of sympatry; whether any of these species is removed, the flow in the network remains constant. We conclude that low aggregate constraint values indicate that a species has more freedom and weak relationships with other species, which is characteristic of species with wide distributions. Those species with low aggregate constraints frequently correspond to species with high betweenness values, and their removal increases the aggregate constraints of certain subnets. The aggregate constraints are tools used to analyze the initial internal structure of sympatry networks, although their initial capacity decreases in small subnets.

The cleavogram based on NAMcoh showed four large, primary subnets with high cohesiveness: (i) the Western Systems, which includes the SMOC and the MEC; (ii) the Eastern Systems, which includes the SMOR and the SMOX; (iii) the Mesoamerican Systems, which ranges from the SMCG to the COMA; and (iv) the Central Systems, which includes the southern SMOC and the SMOR and from the FVT+the SMS to the SMCG; there are seven units of co-occurrence with three or more species and six dyads of species (Fig. 3d–f). In contrast to the iterative NAM, the results of the NAMcoh do not offer nesting relationships among the four main networks, so we suppose that these areas do not have a historical association as suggested by dos Santos et al. (2012).

In both approaches of the NAM, when the species with higher betweenness values are removed, the allopatry effect (the partial overlapping of areas) is minimized and the total homopatry is maximized. Even if betweenness values are exceeded in our NAM based on cores, the strength in the ties (or edges) of both the input and the output among species in the networks is not similar between the different components of species because two homopatric species will tie themselves similarly with respect to others. The  $p$ -core values expressed the intensity of ties among species, allowing us to recognize species within subnets in which betweenness is null. This sheds light on the controversy of Harold and Mooi (1994) and Hausdorf (2002) concerning the hidden patterns of homopatry between two areas because of the presence of one allopatric species between both areas, also discussed by Casagrande et al. (2009) as one of the strongest criticisms of the NAM of dos Santos et al. (2008). We proposed the  $p$ -cores as a NAM tool that could be used to analyze the structure of the subnets or the structure of dense networks in which betweenness cannot be used to break up the subnets, primarily in the cases in which minimal sympatry exists between two groups, an issue identified by Casagrande et al. (2009) in relation to the NAM and based only on betweenness. In this study, an example of the usefulness of  $p$ -cores values was performed with widely distributed species; it was possible to identify two groups based on different  $p$ -core values: (i) the first group included the area located in the

Central Systems and the SMCG and (ii) the second group included part of the SMOX, the SMCG, and excluded the COMA, which indicated the complexity of southeastern Mexico and Guatemala.

Using the  $p$ -cores is similar to using cohesiveness criteria in the dynamic NAMcoh of dos Santos et al. (2012). Cohesiveness is viewed as the uniting force among the members of a subnet considering the structural holes based on three criteria: (i) the proportion of all of the possible ties among the nodes; (ii) the longest distance that unites a pair of vertices; and (iii) the coefficient clustering. Cohesiveness is a measure of the group stability visualized in a weighted networks set, but not in directed networks, whereas the  $p$ -cores are a direct measure of the intensity of the ties in the directed networks, allowing us to identify the strongest ties in both of the directions in the network.

Both of the analyses have significant differences with respect to the composition of the subnets constituted of a larger number of species, despite that the areas are similar. This could be because of the following factors: (i) the NAMcoh weighted matrices were binarized from a sympatry threshold, implying that the reweighted process of the matrix will have a value of 0 for the allopatric species or for those species in which the peripheral sympatry is minimal, defined from a constant threshold for all of the species that can invariably affect the betweenness value. Binarization is ideal for eliminating the bias in calculating geodesic distances, but the use of different threshold sizes is similar to the use of different sizes of propinquity circles in our analysis because, in both cases, we are trying to reduce the residual sympatry in species from different components. The use of different thresholds can enable the identification of different cleavograms and change the final composition of species; (ii) the sympatry inference between sets of species is strongly influenced by this binarization, assuming that the minimal sympatry is eliminated from its threshold. When the values are over the threshold, the species are considered to be in strict sympatry, so the co-occurrence unit can be composed of species with unequal distributions. For example, with our approach, it was possible to recognize two areas of endemism in the northern SMOR, also identified with the OPTI method: the first area is composed of species that are represented at >1500 m asl corresponding to the highlands of the Sierra Plegada, and the second area is composed of species inhabiting the warmest areas and distributed between 800 and 1500 m asl; in the latter case, the dichotomization does not allow the separation of these areas. A similar case occurred with the Central Systems, which cannot be recognized with the NAMcoh, because they have complex relationships produced by the wide distribution of the species; (iii) the overestimation of the relationships, which is analogous to the problem of interpenetration, and although to a lesser extent, was represented in the dos Santos et al. (2008) approach. An example of overestimation can be found in the *Quercus hondurensis*–*Quercus rapurahuensis*

dyad, in which there is a partial overlap and it is significant for the dichotomous matrix; the NAM<sub>coh</sub> is the only method that recognizes this erroneous association. Despite similar problems with our method, the *p*-cores constitute an adequate tool for measuring the magnitude of these inequalities in a set of species because the cohesiveness is also limited without the necessity of eliminating the minimal sympatries between pairs of species *a priori*. The *p*-cores identify, within a component with high cohesiveness, those species with stronger ties among themselves, incorporating the differential input and output ties among the species involved. Only the homopatric species will have identical relationships, so we can identify subnets within large networks with high cohesiveness.

The dichotomization process in the NAM<sub>coh</sub> includes a similar error in the overestimation associated with the optimization methods (OPTI). Escalante et al. (2009) mentioned that the OPTI is appropriate when we are working with incomplete recollection data. The OPTI (through NDM software) could recognize a larger number of areas of endemism, many of them similar to the areas identified with the iterative NAM, because this analysis identified areas with a partial overlap among the distributional areas of some of the taxa. The change in the optimization parameters represents, in some cases, the possibility of identifying a greater number of areas of endemism (Fig. 4a and b). In the OPTI analysis, one question that remains to be resolved involves the selection of the best search parameters and how to decide when the iterative analysis should finish. The change in the drawing origin of the grid-cells can have repercussions in the recognition of certain areas of endemism, because their location and configuration can change. When the fill and assumed options increase, an increase in the number of areas may occur, but the true size of these areas can also be greater, overestimating the spatial dimensions of each area with respect to the increase in the filling and assuming options. Thus, certain species should contribute differently to the final score of more than one area of endemism.

One of the most important arguments to use the OPTI is the taxonomic recollection bias. The NAM 1, the NAM 2, and the NAM 3 consider the problems associated with sampling in the delimitation of the areas of endemism without inferring or assuming presences as in OPTI. All of the areas recognized with OPTI are identified with our NAM. The results obtained with the NAM 1, the NAM 2, and the NAM 3 are similar, despite the overestimation of the distributional area of a taxon, because the strong ties minimize the problem.

The iterative NAM enabled us to recognize a subnet that includes the southern SMOC+the highlands of BAL, defined by the distribution of the bi-centric species *Quercus urbanii*, which is found in both regions and is sympatric with *Quercus hintonii* in the highlands of BAL and with *Quercus radiata* in the southern SMOC. These areas are impossible to identify using other methods. It was not possible to identify areas of endemism of this nature with the NAM<sub>coh</sub>.

The NAM identified those species with an isolated distribution with respect to other species, or in which the sympatric relationships were minimal with one or more species, as in the cases of *Quercus crispipilis*, *Quercus duratifolia*, *Q. hondurensis*, *Quercus miquihuanensis*, and *Quercus planipocula*. It is not possible to define an area of endemism based on the distribution of a single species with a restricted distribution (Axelius 1991). Despite this, these species strongly increase the betweenness of the species with which they are associated, and therefore they are considered to be elements with identical weights of the dyads or cliques, so that their elimination increases the subnet cohesion. Part of the betweenness bias should be corrected with the use of aggregate constraints, which allows the identification of the structural holes in isolated species (vertices) in a subnet; these species are particularly important in directed networks. To obtain better results with the NAM, we should eliminate species that appear to be isolated because they have low aggregate constraint values.

#### *NJ Analysis in Red Oaks and Tree-Like Methods: Differential Rates of Change in the Biotic Composition*

The NJ method enabled the recognition of those zones that contain species with restricted distributions, because it minimizes the distances between areas; thus, those zones containing species with restricted distributions will have longer branches. A tree with four main groups was obtained with the NJ analysis using the presence/absence matrix of the grid cells. The presence/absence matrix resulted in six longer branches, indicating that many species that were restricted to six areas (Fig. 4c, see Supplementary Material for details).

The NJ tree that was obtained using the inverse of the distributions had better resolution, and the relationships between the groups that were generated using this method were more congruent with the physiographic features of Mexico and Central America. In this tree, four main groups were identified. In this study, we claim that the evolutionary processes among the areas of endemism of red oaks have occurred with different speciation rates. The regions with the shortest branches correspond to the eastern MEC, the eastern SMS, the northern SMOC, the COAH, the COMA, the TALA, and the CHIH, regions with almost homogeneous specific composition and low alpha and beta diversity values, which are a consequence of few speciation processes and wide distribution intervals among the species involved. These zones represent sites with relative evolutionary stability for red oaks. The NJ identified 12 longer branches corresponding to eight geographic areas (Fig. 4d, see Supplementary Material for details), in which there are four zones with longer branches. These consist of the following: (i) the northern SMOR; (ii) the western part of the FVT, where it units with the southern SMOC; (iii) the southern SMOR and the SMOX; and (iv) the SMCG. These latter areas have higher speciation rates, and the northern SMOR is the area

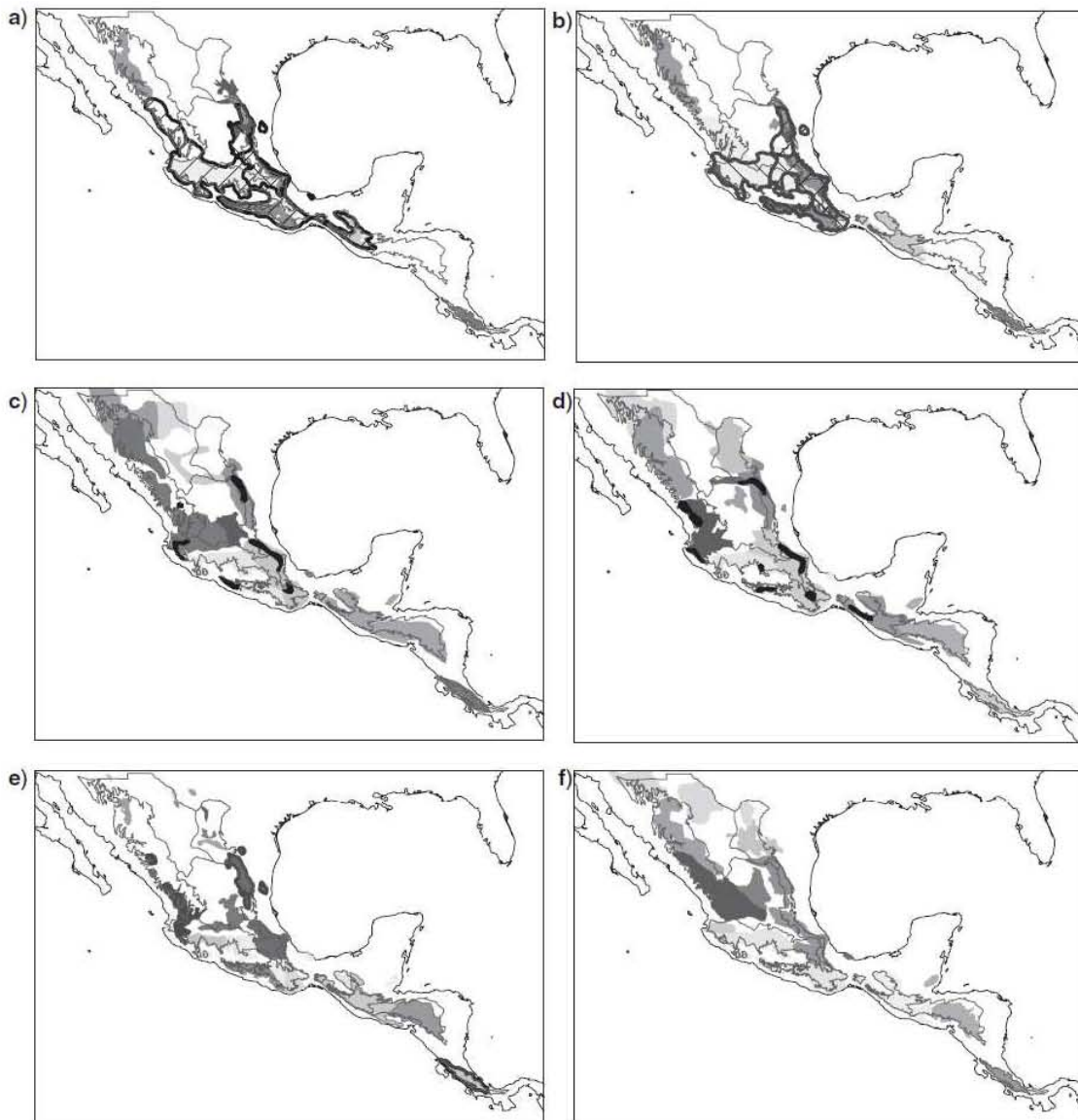


FIGURE 4. Biogeographic patterns and areas of endemism obtained in this study. a) Areas of endemism obtained by OPTI without using filling options; b) areas of endemism obtained by OPTI with filling options; in a) and b) each area of endemism has a different color and the areas with reticularity are marked by hollow polygons. Areas of endemism obtained with NJ: c) without weighting and d) weighted NJ. In both cases, the long branches are symbolized as dark polygons. e) Areas of endemism obtained with PAE; each color represents a different clade in the strict consensus tree. Only the dark lines represent areas of endemism in strict sense; f) clusters obtained with UPGMA, using Jaccard index.

containing the highest number of species with restricted distributions for section *Lobatae* (Torres-Miranda et al. 2011) and a high number of shared species among the different components, increasing the beta diversity of the set. These areas have been of particular interest in the evolution of the section *Lobatae*, in which the evolutionary process has resulted in high divergence

rates at the interspecific level. The species of red oaks that have wide distributions contributed to the final tree by establishing the most global spatial relationships, because the process of group formation was based on the minimization of the distances among the set of areas. The long branches appear to be analogous to the nodal areas of Croizat (1958), in which the concepts of

biologically and geologically complex areas are involved but under a global scheme of relationships (ties) among the areas. In those cases with a high interchange of species, parsimony approaches tend to lose resolution resulting in large polytomies.

The NJ method emphasizes the relationships of areas that have species with restricted distributions. The length of the branch increases with the presence of at least one species with a restricted distribution (e.g., if a single species is distributed across two grid cells, the length of both branches in the tree will increase even if there are not any other sympatric species) or with the convergence of a large number of species in the same area. In both cases, long branches may indicate areas in which vicariance plays a central role (the restricted species are the direct result of vicariance when they are associated with certain physiographic features) or in which dispersal is the primary force that increases the length of branches, but at a smaller scale compared with vicariance. One inconvenience of the NJ method is that the length of the branches does not increase in areas that contain sympatric species with slightly wider distributional ranges; for this reason, the TALA, with only three endemic species of red oaks, was not identified as a long branch, so it was not recognized as an area of endemism. Those branches with similar lengths may guarantee the presence of the same set of species, being an indirect approach in the recognition of areas of endemism.

Despite the shortcomings of the NJ method in identifying areas of endemism, this method is convenient for identifying areas containing species with restricted distributions and areas with complex biogeographic histories, as all of the longer branches coincide with restricted species or areas with overlapping distributions of several species. With this method, it is possible to efficiently and quickly identify important areas for species conservation. Furthermore, the NJ method offers a useful tool to identify the relationships among areas, information that is not possible to obtain with the PAE analyses, and NJ analysis can offer a more efficient hierarchical system than the one obtained with the PAE analysis (Fig. 4e) and unweighted pair group method with arithmetic mean analysis (UPGMA) (Fig. 4f). It is important to note that the unweighted NJ analysis shows results similar to those from the UPGMA analysis. In turn, all of the UPGMA results show both clusters and similar topologies using different indices for their construction (see Supplementary Material for details). The most important incongruences among the different indices are found in the central part of Mexico (in the FVT); these are places where important reticular events occurred. It is clear that the sensitivity of the different indices to the shared presence of species is the only difference among all of the ultrametric clustering methods.

The PAE analysis produced poorer results, identifying only one area of endemism: the Sierra of Talamasca (see Supplementary Material for details). The rest of the areas were not defined by two or more synapomorphies. The

number of synapomorphies could increase if we used larger grid cells (Morrone and Escalante 2002); however, this alternative has the inconvenience of losing spatial resolution thus increasing the effect of using artificial areas because the use of grid-cells as non-natural units is similar to the use of taxa with an unclear taxonomy (e.g., the case of a single species with two lineages that are, in fact, two different species), through trees with incongruence in their relationships. Many authors have considered it optimal to use more species than the total number of areas, and it is true that this is optimal when the evolution of the areas is only dichotomous. This does not apply in areas with reticulate evolution, as is the case for red oaks because this reticular pattern consistently generates polytomies and holding trends in clades with several taxa relative to others. The use of more areas than species in the PAE analysis can inform only the widespread relationships among the areas, so that in biogeography, the use of more species than areas only serves to identify all of the dichotomous events of the areas, so the target is not fulfilled if reticular evolution has occurred in the areas. We can conclude with this study that the PAE analysis was unable to identify areas of endemism as reported by Brooks and Van Veller (2003).

Dos Santos et al. (2008) stated that the ideal organisms on which to run a PAE analysis are those with limited dispersal capabilities and in which speciation occurs almost exclusively by vicariance. These characteristics are not fulfilled by red oaks because their fruits are dispersed by birds and mammals and because hybridization has been assumed to extend throughout their area of distribution, giving rise to new hybrid species, such as *Quercus dysophylla* (Tovar-Sánchez and Oyama 2004). As Brooks and Van Veller (2003) argued, when species disperse after speciation or when not all of the species respond to vicariance, as in this case, the relationships among them can be hidden.

#### Concerns Regarding the Biogeography of Mexico and Central America

The distributional analyses performed, especially with the NAM, indicated that the Mexican provinces considered as natural units in earlier biogeographic studies are not monophyletic and that the relationships among them display a complex biogeographic history. The SMOC, the SMOR, the FVT, and the SMS are each complex areas composed of at least two different units.

In the NAM analysis, the Mexican Transition Zone (MTZ), unlike Halfpeter's conception (1987), comprises all of the montane systems of Mexico and Central America, excluding the TALA in Central America and the northern portions of the SMOR and the ALTN in Mexico; this definition is similar to the results obtained by Liebherr (1994), Marshall and Liebherr (2000), and Contreras-Medina et al. (2007b). The Isthmus of Tehuantepec and the Nicaragua Depression were the primary barriers detected in all of the iterative

NAM analyses. We recognized that the Isthmus of Tehuantepec constitutes the primary geographic barrier to the distributions of most of the red oak species, dividing the Mexican Montane Component from the Mesoamerican Component. However, of eight red oak species, five of them (*Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. crassifolia*, *Q. conspersa*, and *Q. elliptica*) form a group distributed from the SMOC, the FVT, the southern SMOR, and the SMCG, extending to the south and reaching the Motagua Fault System in Guatemala. The other three red oak species form another group distributed at ~1200m in the SMOX and the SMCG to the COMA, reaching the Nicaragua Depression. Halffter (1976, 1978, 1987) and Rzedowski (1978, 1991) indicated that the Nicaragua Depression constituted a barrier preventing the dispersal of Nearctic taxa to South America, being the limit of the Mesoamerican region. In the case of red oaks, the Nicaragua Depression was an effective barrier for the speciation of the genus, and the diversity of species decreases toward Costa Rica (Torres-Miranda et al. 2011).

Despite minor differences, all of the methods (NAM, NJ, OPTI, PAE, and UPGMA) produced the following congruent patterns: (i) the four main regions in Mexico and Central America (Mexican Transition Zone in the strict sense): the Central Systems, the Eastern Systems, the Western Systems, and the Mesoamerican Systems, further identifying the TALA and the Northern Systems as components with different evolutionary histories; (ii) the separation of the SMOC at the limits of Durango and Chihuahua into a northern (related to the Planicies de Chihuahua) and a southern part (related to the southern MEC and the western FVT); (iii) the division of the SMOR into two parts, one in the north and the other in the south; (iv) the relationship between the northern SMOR and the COAH; (v) the complex nature of the FVT, formed by at least three main parts: western (related to the southern SMOC), central (related to the SMS), and eastern (related to the SMOX and the southern SMOR), this regionalization of the FVT was recently proposed by Torres-Miranda and Luna-Vega (2007); (vi) the relationship between the SMCG and the COMA, forming the Serranías Transistmicas proposed by Rzedowski (1978), and their relationship with the TALA. Three areas were problematic in all of the analyses: (i) the eastern FVT+the southern SMOR+the SMOX, (ii) the SJ in the western part of the FVT+the southern SMOC, and (iii) the SMCG related to the COMA for species restricted to Mesoamerica or related to the Central Systems in Mexico, including widely distributed species.

*Choosing a Method for Identifying Areas of Endemism:  
Issues to Consider and Some Hypothetical Cases*

Different evolutionary approaches and methods can be followed for identifying areas of endemism: (i) networks (NAM and OPTI), in which we are assuming that the species evolve in homopatry (strong ties), but there are reticulation events in their distributions

that cause partial sympatry (weak ties); (ii) tree-like methods (NJ, PAE, and UPGMA), in which it is assumed that the areas evolve only dichotomously (strictly allopatric caused by barriers), and the main problem is caused by partial sympatry because of dispersal, generating low resolution results. The tree-like methods analyze the relationships of the areas based on their species, whereas the network and optimization methods evaluate the relationships of the species according to their shared areas. The network-like methods only weight the sympatric relationships among the species, and they cannot identify the areas in which the larger amounts of overlapping events are present.

The selection of the method directly affects the identification of the areas and the final interpretation of the results. Figure 5a shows how method selection can affect the results in a trivial distributional case of six species, in which the species do not respond to vicariant events, and homopatric and endopatric relationships are assumed. Among the network methods, the only one that can be considered deficient is the NAM proposed by dos Santos et al. (2008) and only based on betweenness because this criterion alone fails to be informative when there is no betweenness among species, a problem detected by Casagrande et al. (2009).

The NAM of dos Santos et al. (2012) that uses cohesiveness presents identical results as our proposal using *p*-cores. The tree-like methods do not have problems recognizing the three areas of mutually inclusive endemism, despite that the included clades in PAE analysis are polytomies. The NJ with differential weighting of species showed a topology with an extremely long branch, in which the six species were found (distributional reticulation). The effect of longer branches is lost when unweighted matrices (binary) were used, obtaining identical relationships to those from UPGMA. In those relationships in which a mutual inclusion exists and the species do not respond to vicariant events, the results from almost all methods are ambiguous, despite when it is possible to identify the areas of endemism.

A good example of strict vicariance is shown in Fig. 5b in which the following parameters are considered: (i) when we have species with homopatric distributions, (ii) when there are areas of inclusive homopatry (large areas including smaller areas) defined by exclusive species, (iii) when there is allopatry among areas, in which vicariance is the main evolutionary force, (iv) when there are no partial sympatric relationships (reticulation) between two sets of species. With the tree-like methods, it is possible to identify identical topologies and relationships; these are the ideal cases in which to undertake PAE analysis because vicariance is the only evolutionary force modeling the distribution of species. The UPGMA and binary NJ analysis generate an identical topology because all of the species contribute with identical weight and there is no reticulation. Despite this, the weighed NJ analysis identified longer branches (representing areas with a higher biotic differentiation), respecting the topology

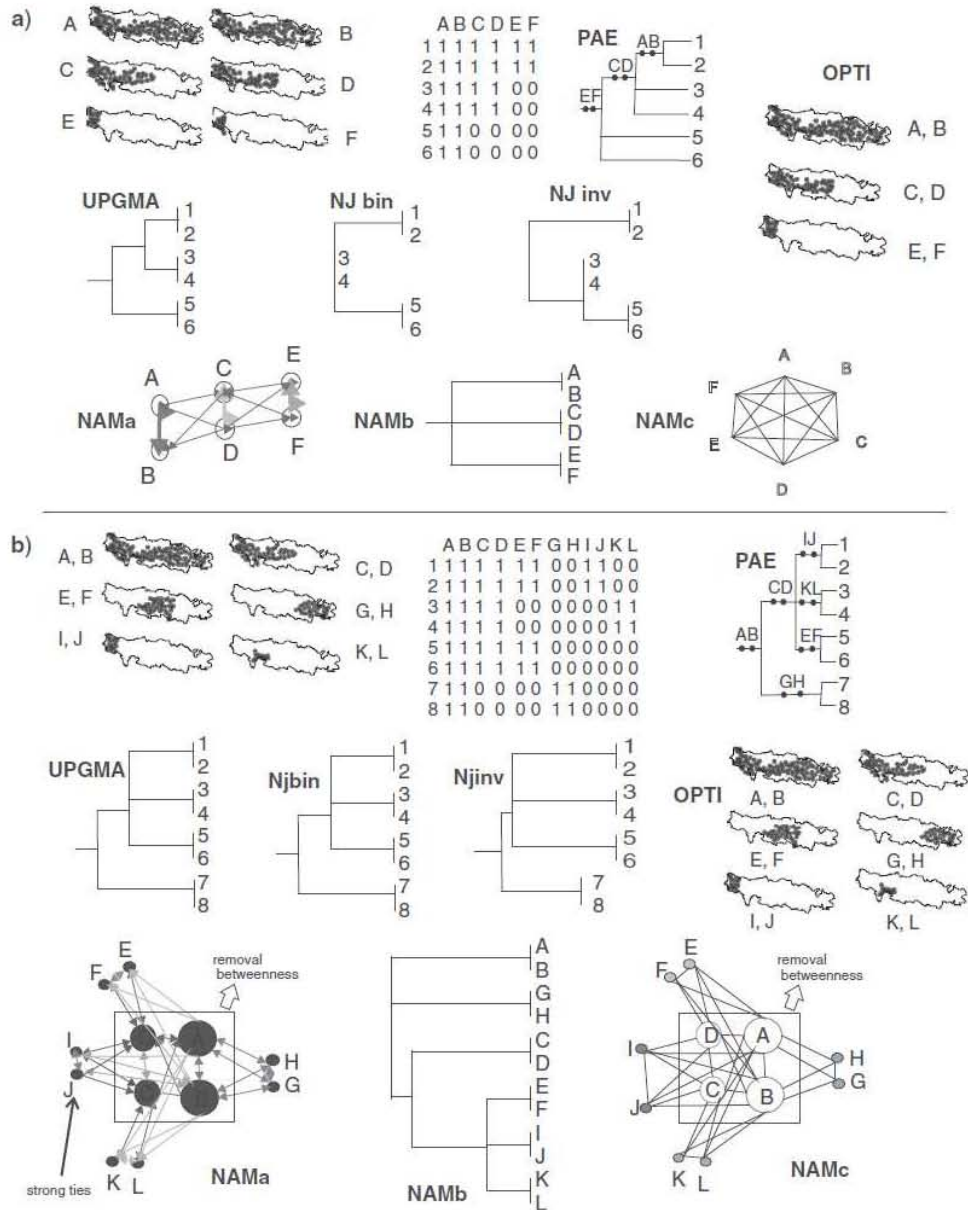


FIGURE 5. Comparison among the different methods considering hypothetical distributions: a) six species (A–F) with endopatric distributions; therefore, they do not respond to vicariant events; b) 12 species organized in pairs (A–L) also considering endopatric distributions; in this case, they do respond to vicariant events. In both cases, the NAMa (this study) is based on betweenness, aggregate constrains, and  $p$ -cores; the NAMb (dos Santos et al. 2012) is based on cohesiveness through a cleavogram, and NAMc (dos Santos et al. 2008) is based only on betweenness.

in areas where species with restricted distributions are present (maximizing speciation processes). All of the network-like methods identify identical patterns, but the NAMcoh cleavogram found three main unlinked subnets (because it does not offer hierarchic relationships). In our study, there is a nesting scheme

that involves a maximal evolution principle. With this, we are assuming that the smaller areas are part of larger ones in which, after deleting those areas with the highest betweenness values, it is possible to consider them as part of the probable history of the fragmentation of the areas under the minimal evolution principle.

Figure 6 shows a hypothetical case of areas with more complex biogeographic histories, in which dispersal and extinction events can be detected. In these cases, areas of endemism are not mutually exclusive, a situation that occurs with the red oaks. If we use network-like methods, we can visualize that the optimization overpredicts both the number of areas of endemism and the contribution of each species in the areas involved. By contrast, if we decide to use the NAM-based analyses on the betweenness values, it is not possible to identify the total number of areas involved using the NAM that is based on cohesiveness, we should overpredict the number of areas of endemism because we are considering the process of dichotimization of the weighted networks. This case is similar to optimization but at a lower magnitude, when some species without homopatric distributions do not form well-supported areas of endemism. The NAM proposed in this study allows for the identification of areas of endemism using  $p$ -cores, the more cohesive subnets in those cases in which betweenness are not informative. It also offers a nesting system of areas, which is not possible to obtain with the cleavogram of the NAM based on cohesiveness.

The results of the tree-like methods are different among themselves; the PAE analysis is the most inefficient of all because it produces multiple most parsimonious trees that, when summarized in a strict consensus tree, have many large polytomies. These polytomies can be resolved with an increase in the size of the areas, with the disadvantage that the common information of the species may be overestimated. By contrast, the UPGMA method is efficient for recognizing groups, despite that the use of different indices can change the obtained results, especially in those cases in which there is partial sympatry. In the case of nonweighted NJ, the results are similar to those obtained with ultrametric indices. When using weighted NJ, it is possible to obtain trees with better resolution than when using nonweighted NJ and to appreciate the effect of long branches in those areas involving the reticulation processes and/or of recent evolution.

#### CONCLUSIONS

Based on the results of this study, we consider the NAM to be an efficient and powerful method of analysis of homopatry because all of the identified subnets were defined by at least two species, including the largest areas containing other small areas in a nested system. We proposed that betweenness and aggregate constraints are good tools for recognizing entirely allopatric subnets, but when there is some sympatry between different spatial components, the betweenness values are not adequate to recognize areas of endemism. The  $p$ -core values measure the intensity of the input and output ties in weighted and directed matrices of sympatry. When we run the NAM using propinquity circles of different sizes, we can obtain similar areas of endemism. With this in mind, we consider that even when maximizing the

dispersal effect of the species, the results of the NAM are feasible and robust, and they are congruent with the results of other approaches utilized in previous studies. With iterative NAMs, it is possible to efficiently find overlapping areas of endemism with respect to other areas obtained in the analysis, reflecting the complexity and dynamics of the recognized areas of endemism with reticular evolution. The NAM analysis can be very efficient at recognizing endemism relationships among areas that are clearly separate and disjunct, as in the case of *Q. urbanii* with respect to *Q. radiata* and *Q. hintonii*. This is a novel and extraordinary characteristic of the method because NAM is the only known method that can achieve these types of results.

The NAM in this study is similar to the NAM<sub>coh</sub> based on cohesiveness (dos Santos et al. 2012) and generally showed similar spatial results but with different species association. These results can be improved when we use NAM and smaller propinquity ratios are considered, which is similar to the thresholds used to binarize the weighted matrices in the NAM<sub>coh</sub>. In our study, the  $p$ -cores acted as a robust way to evaluate strong or weak ties even within highly cohesive groups without the necessity of eliminating minimal sympatry. The  $p$ -cores are more efficient when the networks are small. The establishment of strict associations among a set of species should offer new paths to understanding the diversification processes and environmental assembly of the species that allow us to distinguish key species in the associations, and to downplay the eventual species that are not defined in the geographic and environmental associations. The understanding of community assemblies through networks should represent an important advance in conservation biology.

The NJ analysis included eight larger branches representing areas with a complex biogeography and complex tectonic histories, coinciding with areas with the highest diversity and sympatry of species. These areas of endemism represented species with restricted distributions, maximizing the vicariance effect. The OPTI analysis offered results similar to those from the NAM, but questions remain unresolved involving the selection of the best search parameters and the decision of when the iterative analysis should be complete. Compared with these analyses, UPGMA and PAE were inefficient in recognizing areas of endemism under complex scenarios. The NJ method has advantages over the other tree-like methods, because it can identify complex areas through a minimal evolution principle, guaranteeing the recognition of clusters of areas and maximizing the weight of those species that have wide distributions, offering major inclusion relationships. The clusters without large branches represent areas in which the species composition is similar and in which evolution occurred at a constant rate, so they can be recognized as real areas of endemism.

As suggested by Croizat (1958), reticulation is a process that has shaped the history of biotas. As proposed by Croizat (1958), the zones of major species richness generally are congruent with his hybrid



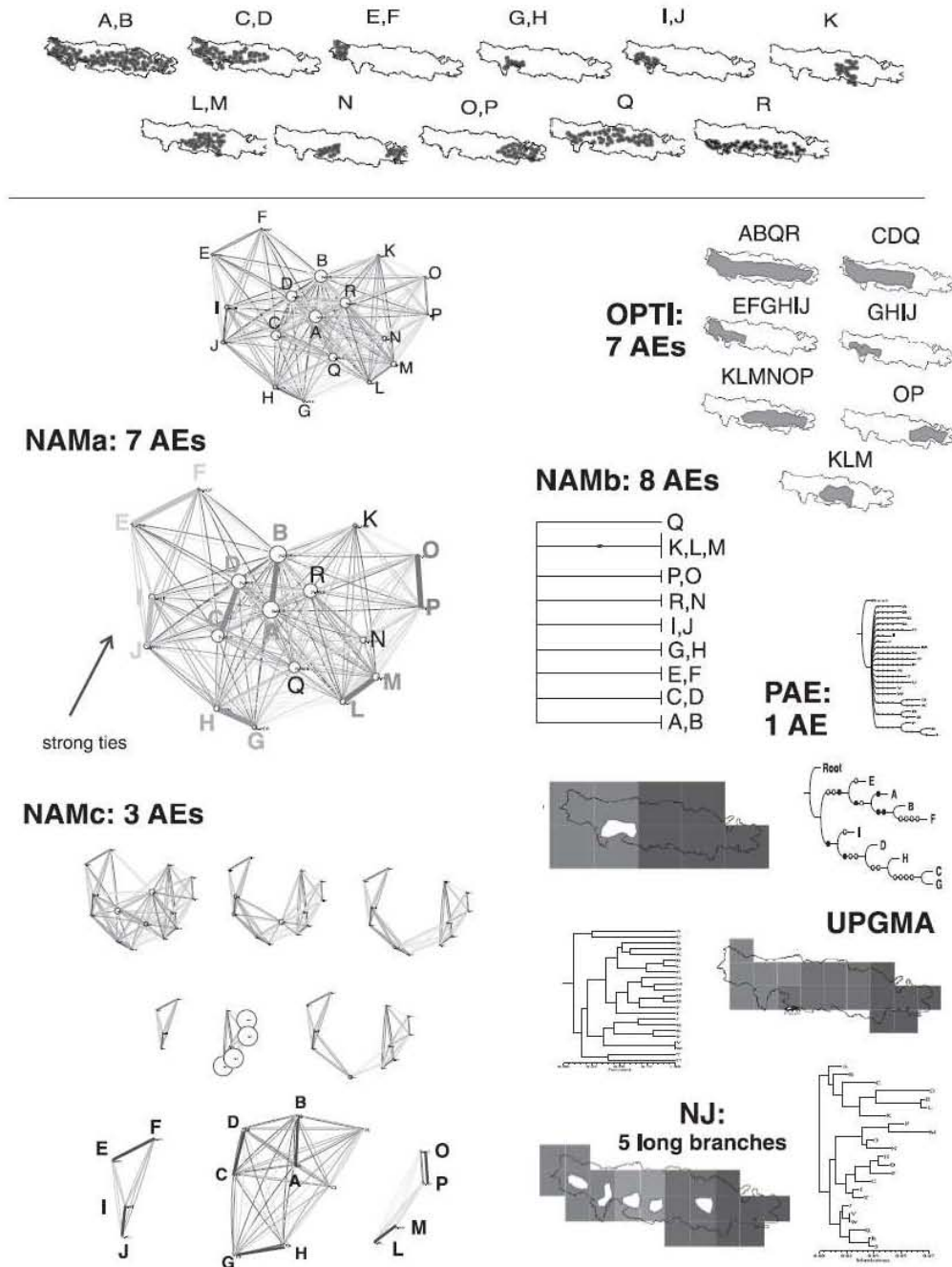


FIGURE 6. Comparison among the methods undertaken from the hypothetical distribution of 18 species (A–R). In this case, events of dispersal, extinction, vicariance, and reticular evolution are assumed. Eight areas of endemism are considered. The NAMA (this study) is based on betweenness, aggregate constraints, and *p*-cores; the NAMb is based on cohesiveness through a cleavogram (dos Santos et al. 2012); and the NAMc is based on betweenness (dos Santos et al. 2008).

or nodal zones (Contreras-Medina et al. 2001). The network analysis of areas versus areas should represent an alternative method to analyze the biogeographic relationships in such a way that it should be possible to directly recognize the reticulation events among the areas involved.

Finally, we must consider that the areas and their biotas do not evolve at similar rates depending of many factors, such as latitude, altitude, and others. Those areas with great biotic complexity are, then, the primary focus for study. If the results of networks are combined with the weighted NJ methods, they can generate hypotheses about the stability of the components in a temporal space and obtain detailed and robust biogeographic hypotheses. Under this perspective, the NAM and the NJ analysis are excellent alternatives for carrying out future biogeographic studies.

#### SUPPLEMENTARY MATERIAL

Supplementary material, including data files and/or online-only appendices, can be found in the Dryad data repository at <http://datadryad.org>, doi:10.5061/dryad.nh30v.

#### FUNDING

This work was supported by projects DGAPA-PAPIIT Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) IN21711, and Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT)-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) 2004-311, 2004-C01-97, and 2006-23728 are appreciated. The Research Doctoral Fellowship 216036 from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) and by the Posgrado en Ciencias Biológicas (Graduate program in Biological Sciences) from the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) (to A.T.M.).

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank to C. Ríos-Muñoz, O. Alcántara-Ayala, J.J. Morrone, and S. Valencia-Ávalos for discussion and comments on the original article. A. Paterson, T. Escalante, and two anonymous reviewers for useful comments on previous drafts. Special thanks to R. Winkworth for suggestions for improve the last version. A.T.M. thanks to D. Estudillo for continued assistance in developing the article. We are also indebted to the staff of herbaria cited in the text for their courtesy during our review of specimens.

#### REFERENCES

- Axelius B. 1991. Areas of the distribution and areas of endemism. *Cladistics* 7:197–199.

- Axelrod D.L. 1983. Biogeography of oaks in the Arcto-Tertiary province. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 70:629–657.
- Batagelj V., Mrvar A. 1999. Pajek, program for large network analysis, version 1.24. Slovene: University of Ljubljana, published by the authors. Available from: URL <http://vlado.fmf.uni-lj.si/pub/networks/pajek/>
- Batagelj V., Mrvar A. 2000. Some analysis of Erdős collaboration graph. *Soc. Netw.* 22:173–186.
- Batagelj V., Zaversnik A. 2003. An  $O(m)$  algorithm for cores decomposition of networks. CoRR [arXiv.org/cs.DS/0310049](http://arxiv.org/cs.DS/0310049).
- Brandes U. 2001. A faster algorithm for betweenness centrality. *J. Math. Sociol.* 25:163–177.
- Brooks D.R., Van Veller M.G.P. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *J. Biogeogr.* 30:819–825.
- Burt R.S. 1992. *Structural holes: the social structure of competition*. Cambridge: Harvard University Press.
- Casagrande M.D., Arias J.S., Goloboff P.A., Szumik C.A., Taher L.M., Escalante T., Morrone J.J. 2009. Proximity, interpenetration, and sympatry networks: a reply to dos Santos et al. *Syst. Biol.* 58: 271–276.
- Contreras-Medina R., Luna I., Morrone J.J. 2001. Biogeographic methods identify gymnosperm biodiversity hotspots. *Naturwissenschaften* 88:427–430.
- Contreras-Medina R., Luna I., Morrone J.J. 2007a. Application of parsimony analysis of endemism to Mexican gymnosperm distributions: grid-cells, biogeographical provinces and track analysis. *Biol. J. Linn. Soc.* 92:405–417.
- Contreras-Medina R., Luna I., Morrone J.J. 2007b. Gymnosperms and cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. *Taxon* 56:905–915.
- Croizat L. 1958. *Panbiogeography*. Caracas, Venezuela: Published by the author.
- dos Santos D.A., Fernández H.R., Cuezco M.G., Domínguez E. 2008. Sympatry inference and network analysis in biogeography. *Syst. Biol.* 57:432–448.
- dos Santos D.A., Cuezco M.G., Reynaga M.C., Domínguez E. 2012. Towards a dynamic analysis of weighted networks in biogeography. *Syst. Biol.* 61:240–252.
- Escalante T., Rodríguez G., Morrone J.J. 2004. The diversification of the Nearctic mammals in the Mexican transition zone: a track analysis. *Biol. J. Linn. Soc.* 83:327–339.
- Escalante T., Szumik C., Morrone J.J. 2009. Areas of endemism of Mexican mammals: reanalysis applying the optimality criterion. *Biol. J. Linn. Soc.* 98:468–478.
- Espinosa D., Llorente J., Morrone J.J. 2006. Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. *J. Biogeogr.* 33:1945–1958.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute). 1999. ArcView GIS, version 3.2. Redlands: Environmental Systems Research Institute Inc.
- Faust K., Wasserman S. 1992. Centrality and prestige: a review and synthesis. *J. Quant. Anthropol.* 4:23–78.
- Ferrusquía-Villafranca I., González-Guzmán L. 2005. Northern Mexico's landscape, part II: the biotic setting across time. In: Cartron J.E., Ceballos G., Felger R.S., editors. *Biodiversity, ecosystems, and conservation in Northern Mexico*. New York: Oxford University Press. p. 39–51.
- Freeman L.C. 1977. A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry* 40:35–41.
- Freeman L.C. 1979. Centrality in social networks: conceptual clarification. *Soc. Net.* 1:215–239.
- Goloboff P. 1999. Nona, version 2.0 (for Windows). San Miguel de Tucumán: Published by the author.
- Goloboff P. 2005. NDM/VNDM, programs for identification of areas of endemism. Program and documentation. Available from: URL [www.zmuc.dk/public/phylogeny/endemism](http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/endemism)
- Halffter G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana: relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.* 35:1–64.
- Halffter G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el Mesoamericano de Montaña. *Folia Entomol. Mex.* 39–40:219–222.

- Halfpenny G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Ann. Rev. Entomol.* 32:95–114.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electronica* 4:1–9.
- Harold A.S., Mooi R.D. 1994. Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Syst. Biol.* 43:261–266.
- Hausdorf B. 2002. Units in biogeography. *Syst. Biol.* 51:648–652.
- Hausdorf B., Hennig C. 2003. Biotic element analysis in biogeography. *Syst. Biol.* 52:717–723.
- Hennig C., Hausdorf B. 2004. Distance-based parametric bootstrap tests for clustering of species ranges. *Comput. Statist. Data Anal.* 45:875–895.
- Hennig C., Hausdorf B. 2006. A robust distance coefficient between distribution areas incorporating geographic distances. *Syst. Biol.* 55:170–175.
- Hooghiemstra H. 2006. Immigration of oaks into northern South America: a paleo-ecological document. In: Kappelle M., editor. *Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests*, Ecological studies Vol. 185. Berlin: Springer. p. 17–28.
- Liebherr J.K. 1994. Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *Can. Entomol.* 126: 841–860.
- Linder H.P. 2001. On areas of endemism, with an example from the African Restionaceae. *Syst. Biol.* 50:892–912.
- Luna-Vega I., Alcántara O., Espinosa D., Morrone J.J. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary variance model applying parsimony analysis of endemicity to vascular plant taxa. *J. Biogeogr.* 26:1299–1305.
- Luna-Vega I., Morrone J.J., Alcántara O., Espinosa D. 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Syst. Evol.* 228:229–239.
- Manos P.S., Stanford A.M. 2001. The historical biogeography of Fagaceae: tracking the Tertiary history of temperate and subtropical forests of the northern hemisphere. *Intern. J. Plant Sci.* 162(Suppl 6):577–593.
- Marshall C.J., Liebherr J.K. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. *J. Biogeogr.* 27:203–216.
- Mast A., Nyffeler R. 2003. Using a null model to recognize significant co-occurrence prior to identifying candidate areas of endemism. *Syst. Biol.* 52:271–280.
- Morrone J.J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.* 43:438–441.
- Morrone J.J. 2009. *Evolutionary biogeography. An integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.
- Morrone J.J., Escalante T. 2002. Parsimony analysis of endemicity (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different areas units: when sizes matters. *J. Biogeogr.* 25:947–955.
- Morrone J.J., Espinosa D., Aguilar C., Llorente J. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemicity based on plant, insect, and bird taxa. *Southwest. Nat.* 44:507–514.
- Nelson G., Platnick N. 1981. *Systematics and biogeography. Cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press.
- Nihei S.S. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemicity. *J. Biogeogr.* 33:2099–2106.
- Nixon K.C. 1993. The genus *Quercus* in Mexico. In: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A., Fa J., editors. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. New York: Oxford University Press. p. 435–447.
- Nixon K.C. 2002. WinClada, version 1.00.08. Ithaca (NY): Published by the author.
- Nixon K.C. 2006. Global and Neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. In: Kappelle M., editor. *Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests*. Ecological studies, Vol. 185. Germany: Springer. p. 3–13.
- Opsahl T., Agneessens F., Skvoretz J. 2010. Node centrality in weighted networks. Generalizing degree and shortest paths. *Soc. Netw.* 32:245–251.
- Platnick N.I. 1991. On areas of endemism. *Aust. Syst. Bot.* 4:xi–xii.
- Rapoport E.H. 1975. *Areografía: estrategias geográficas de las especies*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Rohlf F.J. 2000. NTSYSpc, numerical taxonomy and multivariate analysis system, ver 2.11. Setauket (NY): Exeter Software.
- Rzedowski J. 1978. *La vegetación de México*. Ed. Limusa México.
- Rzedowski J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Bot. Mex.* 15: 47–64.
- Saitou N., Nei M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 6: 514–525.
- Santos C.M.D. 2005. Parsimony analysis of endemicity: time for an epitaph? *J. Biogeogr.* 32:1284–1286.
- Seidman S.B. 1983. Network structure and minimum degree. *Soc. Netw.* 5:269–287.
- Szumik C., Goloboff P. 2004. Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Syst. Biol.* 53:968–977.
- Szumik C., Cuezco F., Goloboff P., Chalup A. 2002. An optimality criterion to determine areas of endemism. *Syst. Biol.* 51: 806–816.
- Torres-Miranda A., Luna-Vega I. 2007. Hacia una síntesis panbiogeográfica. In: Luna-Vega I., Morrone J.J., Espinosa D., editors. *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. México: Las prensas de Ciencias–FES Zaragoza–CONABIO, UNAM. p. 503–514.
- Torres-Miranda A., Luna-Vega I., Oyama K. 2011. Conservation biogeography in red oaks (*Quercus*, section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *Am. J. Bot.* 98:290–305.
- Tovar-Sánchez E., Oyama K. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in Mexico: morphological and molecular evidence. *Am. J. Bot.* 91: 1352–1363.
- Trejo-Torres J.C., Ackerman J.D. 2001. Biogeography of the Antilles based on parsimony analysis of orchid distributions. *J. Biogeogr.* 28:775–794.
- Trejo-Torres J.C., Ackerman J.D. 2002. Composition patterns of Caribbean limestone forests: are parsimony, classification, and ordination analysis congruent? *Biotropica* 34:502–515.
- Valencia S. 2004. La diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Bol. Soc. Mex. Bot.* 75:33–53.
- Zavala F. 1998. Observaciones sobre la distribución de encinos en México. *Polibotánica* 8:47–64.

## CAPÍTULO II

**Tectonic and climatic complexity, and evolution in American red oaks (*Quercus* section *Lobatae*, Fagaceae): a biogeographic study using network analysis**

A. Torres-Miranda, I. Luna-Vega, K. Oyama & M. Heads. 2013.

Reenviado a *Botanical Journal of the Linnean Society*.

**Tectonic and climatic complexity, and evolution of American red oaks  
(*Quercus* section *Lobatae*, Fagaceae): a biogeographic study using  
network analysis**

ANDRÉS TORRES-MIRANDA<sup>1</sup>, ISOLDA LUNA-VEGA<sup>2,\*</sup>, KEN OYAMA<sup>1,3</sup> and  
MICHAEL HEADS<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.  
Ant. Carr. a Pátzcuaro 8701, Col. Ex-Hda. de San José de la Huerta, 58190, Morelia,  
Michoacán, México

<sup>2</sup>Laboratorio de Biogeografía y Sistemática, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional  
Autónoma de México, Departamento de Biología Evolutiva, Apartado Postal 70-399,  
Ciudad Universitaria, México 04510 D.F., México

<sup>3</sup>Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES), Universidad Nacional Autónoma de  
México. Ant. Carr. a Pátzcuaro 8701, Col. Ex-Hda. de San José de la Huerta, 58190,  
Morelia, Michoacán, México

<sup>4</sup>Buffalo Museum of Science, 1020 Humboldt Parkway, Buffalo, NY 14211-1293, USA

\*Corresponding author. E-mail: [ilv@hp.fciencias.unam.mx](mailto:ilv@hp.fciencias.unam.mx)

RUNNING TITLE: NETWORK ANALYSIS OF *QUERCUS*

This study analyzes the distribution of 102 red oak species from North America. Based on two non-directed matrices (single and complete), we carried out network analysis utilizing the concepts of cut-vertex, dyadic constraint and betweenness. The cliques or subnets obtained were equivalent to generalized tracks. Areas with higher betweenness were considered nodal zones. The five most important nodal zones were: (1) Appalachian Ridges, which link the Appalachian systems with the Central Lowlands and the Atlantic Coastal Plain, (2) Mojave-Sonora Megashear, which related to two nodal zones that connect the Mexican Basin Range with the northern Sierra Madre Occidental, (3) Mesetas Coahuilenses with the Sierra Plegada, (4) faults and valleys of the Polochic-Motagua systems in Guatemala/south-western Mexico, which correlated with the Maya and Chortis terranes, (5) western, eastern and central major faults of the Trans-Mexican Volcanic Belt. The expansion of the distributional areas could have facilitated the convergence of different biotas. During glaciations, the oak populations grew, converged in different areas and increased their distribution ranges, promoting the existence of reticular areas. Studies in population genetics and phylogeography have showed that a high genetic structure determined by fragmented populations are correlated with generalized tracks and also strengthened previous refuge proposals.

ADDITIONAL KEYWORDS: geology - network analysis - nodal zones - panbiogeography - North America - *Quercus* - refuges - structural faults

## INTRODUCTION

The central idea of Croizat (1958) is that the Earth and its biota evolved together. Following this principle, the distribution areas of different taxa can show similarities because they were part of an ancestral biota that was fragmented by vicariant events (Grehan, 1991; Craw *et al.*, 1999; Contreras-Medina & Eliosa-León, 2001; Escalante *et al.*, 2004; Torres-Miranda & Luna-Vega, 2007). Croizat's panbiogeographic method involves three main steps: (1) mapping localities of a taxon and connecting them with line graphs (minimal spanning trees), according to their minimal geographical distance, to form an individual track; (2) identifying zones of geographic overlap of individual tracks, named generalised tracks; and (3) identifying panbiogeographic nodes in the zones of intersection of two or more generalised tracks, which represent complex areas, that is, combinations of different biotic and geological components (Page, 1987; Craw, 1988; Morrone, 2004).

Panbiogeography assumes that vicariance is the main force generating recent distributional patterns of organisms. Morrone (2004) mentioned that the species can expand their distributional areas through dispersal (during phases of general mobilism). The creation of barriers limits species distributions (during phases of general immobilism) causing speciation. The latter process has generated vicariance patterns that can be identified by their generalized tracks (Morrone, 2004). The recognition of generalized tracks is difficult, as not all species undergo speciation after a vicariant event, and dispersal occurs repeatedly, leading to the existence of species with wide distribution. Track analysis does not require the phylogeny of the taxa under study to be known and can include many taxa from unrelated taxonomic groups (Torres-Miranda & Luna-Vega, 2007). Dos Santos *et al.* (2012) and Torres-Miranda *et al.* (2013) proposed that the distributional areas evolved in a reticular manner, so the vicariance patterns are frequently hidden.

Panbiogeographic nodes are areas where ancestral biotas converge or diverge and represent the most important reticular events in the history of the biotas. Heads (2004) mentioned that the concept of node is capital in panbiogeography, as it is at the that coincide the areas of high species richness, high levels of genetic differentiation, and geological complexity. Contreras-Medina *et al.* (2001) established a close relationship between the worldwide panbiogeographic nodes, hotspots and Pleistocene refuges, so it is possible to establish a relationship between climatic oscillations and convergence of ancestral biotas.

Panbiogeographic concepts contributed to the development of vicariance biogeography, particularly cladistic biogeography (Platnick & Nelson, 1978). Recent studies have stressed the role of tectonic plates and geology in panbiogeographic studies (Grehan, 2001; Heads, 2003, 2006, 2008a, 2008b). Despite the impact of panbiogeography in the development of vicariance biogeography (Platnick & Nelson, 1978), some authors have considered it to be ambiguous, unable to validate its results, and based on phenetic methods (Cracraft, 1975; Ball, 1976; McDowall, 1978; Patterson, 1981; Seberg, 1986; Briggs, 2007). Following these criticisms, attempts to quantify panbiogeography have appeared; for example, parsimony analysis of endemism (PAE) based on presence-absence matrices of taxa in different areas (Luna-Vega *et al.*, 2001; Morrone & Márquez, 2001; Contreras-Medina *et al.*, 2007; Corona *et al.*, 2007). In the area-cladogram obtained by PAE, a generalised track, based on the superposition of two or more individual tracks, is homologous to a clade supported by two or more synapomorphies. Under this approach it is not possible to recognize nodes, because the cladograms obtained with parsimony do not allow the recognition of reticular patterns. PAE is similar to Craw's method (1988) based on character compatibility that used a presence/absence matrix of taxa in "tracks". Craw's



intention was to quantify panbiogeography through the generation of random matrices and show that generalized tracks (identified by compatibility cliques) are not due to chance.

Page (1987) developed a method to apply Croizat's panbiogeography using graph theory. In general, graphs are sets of vertices (or localities = points) that are united with other nodes through edges (ties = tracks). Vertices are the taxon localities and these are linked with each other based on the minimal distance principle. There are two types of matrices for network tests in panbiogeography (Page, 1987). The first, a connectivity or adjacency matrix, is an  $n \times n$  matrix, where  $n$  represents the number of vertices (points) in the graph (corresponding to the localities where taxa are distributed). The second, an incidence matrix, is an  $i \times j$  matrix, where  $i$  is the number of vertices and  $j$  is the number of edges connecting these vertices (points). Page (1987) used a connectivity matrix analysis (vertex vs vertex) to identify those places that can be considered as complex areas (panbiogeographic nodes), and incidence matrices (vertices x edges) to identify generalised tracks. Henderson (1990) applied graph theory in a different way, quantifying the degree of the vertices based on the number of edges (tracks) departing from these vertices and identifying vertices of  $n$ -degrees (i.e. a node of second degree is where two ties concur).

Dos Santos *et al.* (2008, 2012) and Torres-Miranda *et al.* (2013) performed a network analysis using sympatry matrices between species to identify areas of endemism. Following this proposal, two homopatric species can be recognized if we iteratively eliminate those species with the highest betweenness values, because they represent partial sympatry relationships with other species, mainly those taxa with wide distributions. Torres-Miranda *et al.* (2013) transferred the network analysis of species to areas, and proposed the betweenness principle to identify those areas that link two independent components or cliques with each other. These cliques or subnets are analogous to

generalized tracks, while the areas with high betweenness values act as panbiogeographic nodes (see Table 1).

The main objective of this study was to use a network framework to test for a biogeographic correlation between red oaks and the geological and tectonic history of North America. Our aim was to determine if the geological features have acted as centers of differentiation of species and their distributions, and to identify those areas with the most evolutionary complexity in the genus. A second goal was to investigate whether the panbiogeographic nodes were areas of tectonic complexity that are located near major faults, and whether the generalized tracks can be characterized by synchronic lithological sequences.

## **MATERIALS AND METHODS**

### **DISTRIBUTIONAL DATA**

Distributional data for 102 red oak species were obtained from our revision of herbarium specimens in the following collections: MEXU, ENCB, IEB, XAL, UNL, CHAP, IZTA, FCME and INIF. Other occurrence data were obtained from LL-TEX, MO (accessed through GBIF Data Portal, [www.gbif.net](http://www.gbif.net)) and Consortium of California Herbaria ([ucjeps.berkeley.edu/consortium/](http://ucjeps.berkeley.edu/consortium/)). In addition, monographic and floristic studies were reviewed (complete references for Mexico and Central America oaks are shown in Torres-Miranda *et al.*, 2011). The records include presence data of the species inhabiting the main physiographic systems in California, eastern United States and in the Mexican and Central American mountains (see Fig. 1).

### **UNITS OF ANALYSIS: VERTEXES ZONES**

We applied a new approach for network analysis. The first step was to define the units of analysis named “vertex zones” as follows:

(a) The distributions of the 102 red oak species were mapped in GIS ArcView 3.2 (ESRI, 1999) and their minimum spanning trees were drawn (MST) using the program Trazos© (Rojas-Parra, 2007), considered as individual tracks (see Appendix S1). The lengths of each of the 102 MST were calculated and divided by the number of localities.

(b) The mean value ( $\mu = 26.96$  km) and standard deviation ( $\sigma = 16.79$  km) of the 102 MSTs were used to draw propinquity circles. We used two different sizes of ratios to draw the propinquity circles between the red oaks from the montane areas and those from the lowlands. The montane areas present fragmented distributions due to the topographic complexity of the mountains, while the lowlands species have more extensive and continuous distributions due to the regions’ more stable topography. In the oaks of the montane systems of Mexico, Central America and California,  $\mu - 1.5\sigma$  was used to draw the propinquity circle ratios of point localities as proposed by Rapoport (1975), while for the “lowland” red oaks ( $< 500$  masl in the eastern United States),  $\mu - 0.5\sigma$  was used to establish the propinquity circle ratios.

(c) With ArcView 3.2 (ESRI, 1999), all individual tracks of the 102 species were “intersected” through the propinquity circles obtained in the previous step, with the goal of delimiting the discrete units of analysis, named vertex zones in this study. In graph theory, these are equivalent to the vertices of a connectivity matrix (Page, 1987).

A second step consisted in obtaining two global adjacency matrices. Considering a matrix  $n \times n$  ( $n =$  vertex zones), if one MST linked vertex A to B, this tie was codified as 1. This way, we obtained 102 adjacency matrices for all the species based

on their MST, and all were summed to obtain the global adjacency matrix. The single global adjacency matrix was obtained by assuming that if the MST of a species connected the area A with area B, and B with area C, the relationships between  $A \rightarrow B$ ,  $B \rightarrow A$ ,  $B \rightarrow C$ , and  $C \rightarrow B$  were codified as “1”. The complete global adjacency matrix was obtained using the assumption that if the MST of a species connected the area A with area B, and B with area C, all relationships among areas could be codified as “1”:  $A \rightarrow B$ ,  $B \rightarrow A$ ,  $B \rightarrow C$ ,  $C \rightarrow B$ ,  $A \rightarrow C$ , and  $C \rightarrow A$ .

The matrices obtained correspond to the adjacency matrix of a weighted and undirected graph:  $G = (V, E)$ ; where V is the set of vertices or nodes (formed by 255 vertex zones) and E is the set of ordered pair of vertices called edges or ties (with an assigned weight that represent the strength of two areas based in the number of shared species of them).

#### **NETWORK ANALYSIS BACKGROUND**

Networks are characterized by ties among vertices. Certain ties represent the only connection between distant vertices and their removal creates new components; such ties are here named bridges. Deletion of a vertex may have the same effect as the removal of the incident ties or bridges. A cut-vertex is a vertex whose deletion increases the number of components in the network (Nooy *et al.*, 2005).

Within a network, those sections which are maintained relatively unchanged after the manipulation of a single vertex are termed bi-components. The vertices (or actors) that control the flow of information from one part of the network to another are named cut-vertices, and their removal can disconnect the network. A bi-component is a component that does not contain a cut-vertex, in such a way that the flow in this component is always

maintained (Nooy *et al.*, 2005). Holes inside the networks are problematic because they interrupt the flow of information. The cut-vertices offer ‘brokering’ information between these vertices and their neighbors, and their removal causes holes inside the networks of neighbors that are named structural holes. The dyadic constraint is inversely related to the structural holes associated with it: low constraint values are related to the existence of many structural holes. Thus, a higher constraint value indicates that a vertex has few opportunities to break with its neighbor; if this vertex is lacking, the flow in the network is disrupted, as expressed in the dyadic constraint. The aggregate constraint of a vertex is the sum of all the dyadic constraints related to that vertex. Higher aggregate constraint values indicate that a vertex has less freedom, but they have the strongest relationships with some vertices (Nooy *et al.*, 2005).

Betweenness is a measure of the number of times in which a vertex is located on the shortest path (geodesic distance) between nodes across networks; and thus, vertices with higher betweenness can control the information flow in the network (Freeman 1977, 1979). In a network analysis, a vertex zone with a high betweenness value corresponds to elements that connect two different subnets; when these elements are deleted, the subnets are separated and the betweenness value between elements is zero. In consequence, betweenness is a concept that involves the idea that certain elements in networks act as connectors among subnets; the iterative elimination of these elements allows the recognition of subnets or cliques.

When we introduce this concept into Croizat’s biogeography (see Intro), and after the removal of the cut-vertices or intermediary areas, the identified cliques allow the recognition of components equivalent to generalized tracks, but without directing individual tracks. At the same time, they allow the recognition of panbiogeographic nodes

where the elements of two subnets converge (see Table 1 for details). The nodal zones in this proposal are different from the concepts proposed by Page (1987) and Henderson (1990); for these two authors, a nodal zone is identified by the number of tracks that are incident upon a vertex. This is compatible with the use of the vertex degree as a centrality measure.

### **NETWORK ANALYSIS IN PANBIOGEOGRAPHY**

Single and complete global matrices (see Appendix S2 and S3, respectively) were separated into three main allopatric networks: (1) a small network of 13 vertex zones that constitute the Californian region, (2) a network of 90 vertex zones that represents the eastern United States lowlands, and (3) a larger network of 152 vertex zones that includes the montane systems of Mexico and Central America. None of these main networks share any species with each other. We found four endemic species in California, 24 in eastern United States and 74 in Mexico and Central America. The highest species diversity of red oaks occurred in this last region.

As a first step, we calculated whether there were at least two bi-components in each network based on the original global adjacency matrices (single and complete) of 255 x 255 vertex zones using the software Pajek 1.24 (Batagelj & Mrvar, 1999). We then proceeded to evaluate the aggregated constraints using the structural holes option of Pajek, with the goal of identifying those vertex zones with strong aggregated constraints values, and then checked the betweenness value of each vertex. If the aggregated constraints allowed us to identify an internal structure in the network (cohesion net), we removed all zones with higher betweenness values since they allow disconnected two distant structures in the networks. If the aggregated constraints did not allow the identification of a cohesive

structure in the network, we proceeded to eliminate those vertex zones whose betweenness values were higher than the betweenness density values. This procedure was continued until the removal of vertices caused isolated vertices or subnets with less than three vertex areas. Once the cliques were formed with the iterative elimination of vertex zones, the areas formed by each clique were visualized in ArcView 3.2 (ESRI, 1999).

In order to examine whether our results could be explained by chance, we obtained 100 randomized matrices based in our global adjacency matrices (single and complete), and identified the subnets and nodes in each matrix with the goal of avoiding the effect of chance.

#### **GEOLOGICAL AND TECTONIC FEATURES**

We collected data on the main geological faults in Mexico, Central America and the United States (a complete list of references is shown in Appendix S4). These faults were digitized with ArcView 3.2 (ESRI, 1999) and superimposed on a map of the faults of North America (Garrity & Soller, 2009). We also collected information on the lithological sequences of the main physiographic systems of North America (based on King & Beigman, 1974). Finally, we identified the Pleistocene refuge areas proposed for temperate taxa inferred from palaeoenvironmental and/or palynological data (Meyer, 1973; Watts, 1979; Overpeck *et al.*, 1992; Lozano-García *et al.*, 1993; Lozano-García & Ortega-Guerrero, 1998; Jackson *et al.*, 2000; Metcalfe *et al.*, 2000; Williams *et al.*, 2004; Caballero *et al.*, 2010) as well as phylogeographic data (Swenson & Howard, 2005; Soltis *et al.*, 2006; Jaramillo-Correa *et al.*, 2006, 2008, 2009; Rodríguez-Banderas *et al.*, 2009). The study integrated this tectonic, lithological and climatic evidence with our network analyses.

## RESULTS

We identified two subnets after the removal of only one of 13 vertex zones from the California region with the single adjacency matrix, and nine subnets after the removal of 34 from the 90 vertex zones from eastern of United States. From the three initial bi-components, 15 cohesive subnets or cliques of vertex zones were identified through the iterative removal of 49 (out of 152) vertex zones from the montane regions of Mexico and Central America. In summary, 26 subnets of vertex zones were identified for red oaks using a single adjacency matrix (Fig. 2a).

With the complete adjacency matrix, we did not identify subnets in the California region, but we recognized four subnets from 90 areas in eastern of United States, and 11 cliques of vertex zones from the montane systems in Mexico and Central America. Thus, 15 subnets of vertex zones were identified in North America using a complete adjacency matrix (Fig. 2b).

Using both matrices, we identified four subnets for the eastern United States, equivalent to generalized tracks. Using the single adjacency matrix, two subnets were observed in California. In the montane systems of Mexico and Central America, seven subnets were identified with the single adjacency matrix and six subnets with the complete adjacency matrix. Many of the nested cliques are congruent with the results of both matrices. The hierarchical nesting of areas is incongruent between both matrices due to a high interchange of biotas among the areas involved. This can be corroborated because many of the nodes with higher betweenness values in the Network Analysis are found within those areas with incongruent nesting.

For the montane systems of Mexico and Central America (see Fig. 1), the main subnets that were congruent with both matrices were: a) CHIH, b) the Northern Systems



including SMOC, northern part of SMOR, COAH, and MEC, c) the Central Systems including certain regions of the TVB, SMS and the Balsas Highlands, d) the MB (Sierra Madre de Chiapas and Chiapas Highlands), and e) the CiB and CeB (Comayagua Mountains to the Cordillera de Talamanca). Two incongruent areas were detected in the nested systems of these subnets: the Polochic-Motagua zones in Guatemala and the western and eastern parts of the Transmexican Volcanic Belt (see Fig. 3a-b).

We identified 32 panbiogeographic nodes with the single adjacency matrix and 29 nodes with the complete adjacency matrix (see Figs. 2-4). Table 2 summarizes the nodal zones. The panbiogeographic nodes identified with both matrices coincide in 20 areas, and these can be regarded as nodal zones. Nodal zones are not only point localities where two or more generalized tracks intersect; they involve the removal of several vertex zones generally located at the boundaries of the physiographic provinces or located near the fault systems (see Fig. 4a-c). These nodal areas involve a high exchange of biotas and high levels of reticular evolution, therefore had lower aggregate constraints and higher values of betweenness in the network analysis (Torres-Miranda *et al.*, 2013).

In the random iterations of the simple global adjacency matrix, it is confirmed that any vertex has the same probability to have a high betweenness value and can be considered as a panbiogeographic node, because there is not significant differences between the observed and expected values. However, there were no cases of networks with similar topologies to those found in this study. The random networks have dense topologies in which the iterative removing of vertices with high betweenness is not enough to separate subnets. Only in a few cases it is possible to obtain a limited number of subnets with a small number of involved vertices, and the effect of isolated vertices is common. The aggregated restriction is similar between the vertices, except for those that act as

isolated vertices. When the effect of isolated vertices is removed, the aggregated restriction and the betweenness become homogeneous.

The randomization of the complete global adjacency network always resulted in dense connected to each other vertices topologies, where the betweenness of each vertex in the network had similar values (homogenized betweenness), avoiding that the process of removal of vertices to separate the subnets. In these cases, the aggregated restriction of each vertex is almost equal, and it is possible to find nodes with high or low freedom within the network. All of them have the same weight and importance in the network flow, so the panbiogeographic nodes approach could result irrelevant because the network will represent a zone where all the species can be present practically in all the areas.

## **DISCUSSION**

### **A BIOTA LINKED TO ITS GEOLOGICAL PAST: CHARACTERIZING THE SUBNETS AS GENERALISED TRACKS**

*Eastern United States and the bridge role of the Appalachians:* In the two analyses that were run for this zone, the Appalachian Ridges showed incongruent relationships due to the presence of red oak species with wide distributions in the north-western and south-eastern Appalachian Ridges. There is a close relationship between the dominant vegetation communities in components b and c: the New England Uplands are dominated by northern hardwoods and *Picea-Abies* forests, while the CL and Interior Highlands are dominated by mixed mesophytic and oak-hickory forests where *Q. rubra* and *Q. alba* are the dominant species (Kuchler, 1964, 1993; Delcourt & Delcourt, 2000). The oak-hickory-pine forest is characteristic of some areas neighboring the Appalachian system, where *Q. coccinea*, *Q.*

*falcata*, *Q. marilandica*, *Q. rubra*, *Q. shumardii* and *Q. velutina* are very common. Finally, on the Atlantic Coastal Plain the dominant vegetation is a mixed forest with *Fagus-Liquidambar-Magnolia-Pinus-Quercus*; the most common red oaks are *Q. falcata*, *Q. incana*, *Q. laevis* and *Q. marilandica*. The dominant vegetation in the Appalachian Ridges is oak forest, and this is the area with the highest betweenness values in eastern United States.

The thrust faults of the Brevard fault zone are the main features limiting the two major components in eastern United States (see Fig. 4a). The red oaks of the CL, APP and Interior Highlands (OZP + OA) occur at the western part of the Brevard fault zone, where *Q. rubra* and *Q. ilicifolia* are key elements in the oak-hickory forests and oak savannas. The red oaks from the southern Appalachian (BR + PML) occur at the eastern part of the Brevard fault zone, where *Q. falcata* and *Q. shumardii* are frequent members of the oak-hickory-pine forests. The Brevard fault zone and the thrust faults have also been identified as a phylogenetic break in amphibians, reptiles, birds and plants (Soltis *et al.*, 2006; Jaramillo-Correa *et al.*, 2009). The Appalachians constitute an area where widespread red oak species are not well represented; examples include *Q. falcata*, *Q. hemisphaerica*, *Q. nigra*, *Q. pagoda*, *Q. phellos* and *Q. shumardii*. These are characteristic of the *Quercus-Nyssa-Taxodium* forests of the southern and south-eastern United States).

Regarding the Interior Highlands, our analysis supports the use of separate provinces, with the OZP related to the northern part of the Appalachians (cf. *Q. coccinea* and *Q. marilandica*), while the OA is closely related to the southern Appalachians (especially the VR), where *Q. georgiana* occurs. The Blue Ridge and Piedmont provinces are related to the Ouachita orogeny. The CL do not exceed 200 m elevation and a stable region, the North American craton (Brouillet & Whetstone, 1993; Vigil *et al.*, 2000). The

presence of taxa associated with the oak-hickory forests and pine forests surrounding the Great Lakes region indicates that the CL are related to the APP and OZP. Biological and geological evidence supports a close relationship between the New England and Appalachian Plateaus (Brouillet & Whetstone, 1993).

Finally, the ATLA is the result of a sedimentation process that began in the Late Cretaceous (King & Beikman, 1974; Vigil *et al.*, 2000). This province holds a high number of endemics (Tahktajan, 1986), including *Q. inopina*, *Q. laevis*, *Q. laurifolia*, *Q. myrtifolia*, *Q. pumila* and *Q. incana*. *Q. arkansana* and *Q. texana*, which constitute an independent endemic element, characteristic of the juniper-oak savanna in the ILP that are separated from xeric areas of Texas by the Mississippi River.

*California and the importance of the San Andres-Garlock faults as break zones:* The analyses carried out showed contradictory results: the single adjacency matrix supports differences between the NEV and LAR + CCR-, while the complete adjacency matrix showed that these areas constitute a single unit (due to the occurrence of *Q. kelloggii* and *Q. wislizenii* in both areas). The existence of two principal components in California based on the single adjacency matrix, is supported by tectonic/lithological and phylogeographic evidence. The first component is constituted by the Sierra Nevada, which has been considered as a microplate constituted by a semirigid crustal block composed of Cretaceous granite. It was uplifted and faulted in the Cenozoic as a consequence of volcanism resulted from a surface-level subsidence on a vigorous phase of lithosphere removal (Saleeby & Foster, 2004). The LAR and CCR have since undergone intense tectonic activity related to the displacement on the San Andreas fault. This fault system is considered the border between the CCR and NEV (Saleeby & Foster, 2004). The

distributional boundary in the Californian oaks is associated with the uplift of the Coastal Ranges (Montgomery, 1993). The phylogeographic study of *Q. wislizenii* demonstrated that the populations between the CCR and NEV are divergent (Dodd & Kashani, 2003), supporting the differentiation between these areas. The San Andreas and Garlock faults constitute a barrier for *Q. agrifolia* and *Q. peninsularis*.

*Mexico and Central America: the major faults systems as cut-vertexes:* The Mexican Basin and Range includes two clearly differentiated sectors: the CHIH and the COAH. The Mexican Basin and Range are related to the SMOC and northern SMOR, providing identity to the Northern Systems, which are clearly differentiated from the other Mexican montane systems (Torres-Miranda *et al.*, 2013). The main boundary for the distribution of red oaks in northern Mexico coincides with the Mojave-Sonora Megashear, which delimits the species of the CHIH and Northern Systems.

The SMOR is the main mountain system in north-eastern Mexico. Its geology is the most complex of all the provinces, and includes rocks of Cretaceous origin that have undergone large-scale faulting and folding in during the Eocene (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2005). In our study, we found that the SMOR did not constitute a continuous natural unit, but rather an area where different associations of species, with different biogeographic histories, converge. In the SMOR, the San Luis Potosí Depression (associated with the Pánuco River basin) acts as a boundary separating the Sierra into a northern part (Sierra Plegada), closely related to the Northern Systems, and a southern part related to the Central Systems. The San Luis-Tepehuanes fault systems separate the northern SMOR and southern species of the SMOC (see Fig. 4b). Overlap of the two components occurs in the central part of the SMOR (Serranías Potosinas). Only two red

oak species are distributed along the SMOR, but they occur in mutually exclusive environments.

The SMOC is formed from Cenozoic volcanoes, including great volumes of silicic ignimbrites, also present in the MEC (Ferrari *et al.*, 2005). A close relationship between the SMOC and the MEC is also represented by the red oak species shared. Eruption of the ignimbrites took place in two pulses: one in the Early Oligocene (in the northern sector) and another in the Early Miocene (in the southern sector) (Ferrari *et al.*, 2005) both sectors were identified as subnets herein. It must be noted that the southern sector of the SMOC is strongly related to the MEC in terms of oak species.

The TVB began to develop in the Miocene and has shown four main phases of volcanism. This chain can be separated into three sectors according to geological criteria (Gómez-Tuena *et al.*, 2005), all of them identified in our study and in a previous survey of several taxa by Torres-Miranda & Luna-Vega (2007). The Jalisco block, located at the western TVB, is a complex structure related to the SMOC that was deformed with activity on the TVB during the Pliocene-Quaternary. It is linked with the Tepic-Zacoalco faults and the Colima graben (Ferrari *et al.*, 1999). This zone has areas with high betweenness values and low aggregate constraints values, reflecting the convergence of biotas from the Western and Central Systems. The betweenness value invariably increases when species of different subnets converge in an area. The eastern part of the TVB was the second structure to consolidate in the history of this mountain chain. In contrast with the western part, it has a more irregular geological structure and is more arid. Its oak species composition is closely related with that of the southern part of the SMOR (Serranías Hidalguenses). The central sector of the TVB presents a convergence zone and includes species from the more arid parts of SMS, the Balsas Highlands and the Sierras Mixtecas in north-western Oaxaca.

The SMS has had a complex geological evolution, with a Late Cretaceous deformation characterised by an east-west shortening, which was followed by magmatism during the Paleogene and the Early Eocene (Morán-Zenteno *et al.*, 2005). The magmatism started in western Mexico (Jalisco state) during the Paleogene and ended in the central and southeastern part of Oaxaca in the Middle Miocene, before the eruption of the TVB. This may explain the existence of two clearly differentiated parts in the global adjacency simple matrix. The nodal zones were identified in the central region of Oaxaca, which has the more recent volcanic activity. Our analysis showed that the SMS is related to the central part of the TVB, the Balsas Highlands and the Sierra Mixteca in Oaxaca.

For those red oaks (e.g. *Q. acutifolia*, *Q. crassipes* and *Q. laurina*, see Appendix S1) well represented in the Central Systems of Mexico (that is, TVB + SMS + southern SMOR regions), the main barriers are the Tehuantepec Isthmus in the south, the Tepic-Zacoalco fault system and the Colima Graben in the western part of the TVB, and the Tlaxcala Basin at the eastern end of the TVB. The Tehuantepec Isthmus does not represent an effective barrier for the Mesoamerican species, even for those inhabiting warmer conditions present in the SMS and in the southern part of the SMOR, and this which increases the betweenness value of these zones. The distribution of red oaks in Mexico north of the Isthmus is fragmented, when compared to the continuous distributions found south of the Isthmus to Chiapas and in the low montane zones (below 1800 m elevation, mostly in the Sierra Madre of Chiapas region on the Pacific slopes). *Q. crispifolia* and *Q. skinneri* are examples of these southern species.

The MB comprises the Chiapas Highlands and surrounding areas. The Jurassic crystalline basements were affected by faulting through the Cretaceous-Paleogene (Morán-Zenteno *et al.*, 2005). In the northern highlands of Chiapas, the sedimentary rocks

deformed, leading to the erosion of the mountain systems and exposing the metamorphic basement (Marshall, 2007). The Chiapas Highlands and Sierra Madre of Chiapas had the higher betweenness values for two main reasons. First, they functioned as a bridge for those species that have their major occurrence in the Central-American montane systems, but which also occur in the lowlands of the SMS and SMOR. A second reason is the presence in Guatemala of certain high mountain red oaks (*Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. conspersa* and *Q. crassifolia*), which have a wide distribution in the Central Systems and are limited by the faults and valleys of Polochic and Motagua in Guatemala.

The CiB is an allochthonous terrane that has been displaced towards the south-east since the Miocene (Marshall, 2007). Its consolidation in Central America was relatively recent and has allowed the Mesoamerican species to expand their distributional areas without speciation. It was emplaced by sliding along the Motagua fault in Guatemala, along with the Antillean arc. A series of breaks and rift-valleys in Guatemala, Honduras and Nicaragua have developed along the Chortis block from the Late Miocene until the Quaternary (Marshall, 2007).

Finally, the CeB comprises Costa Rica and Panama. It was constructed over the Mesozoic basement that forms the Caribbean plate and developed as a volcanic belt in the Neogene-Quaternary. This reflects complex tectonic activity associated with the convergence of the Caribbean, South-American, Cocos and Nazca plates. The Nicaragua Depression, with a Quaternary origin, is linked to the Central-American Volcanic Belt (Mann *et al.*, 2007) and was the geographic feature that caused the isolation of the CeB from the CiB. The depression constitutes a barrier to red oak distribution. Species richness decreases southwards of the Nicaragua Depression, where only six species are present, three of them endemic to the Cordillera de Talamanca (Torres-Miranda *et al.*, 2011).The



only species that crosses the Nicaragua Depression is *Q. cortesii*. The barrier effect of the Nicaragua Depression is also seen in the distribution of other characteristic genera of boreal temperate forests, such as *Carpinus*, *Liquidambar* and *Pinus*.

#### **RETICULATE EVOLUTION AND TECTONIC ACTIVITY: NODES AND BOUNDARIES**

The nodal zones are areas that are biologically and geologically complex and include distribution boundaries, disjunct populations, and areas of taxonomic incongruence (see Fig. 4). These are located in areas where different kinds of tectonic and magmatic activity took place, including volcanism, regional metamorphism, faulting and folding (Heads, 2004). Several of the nodal zones (4 of 6) identified in the eastern United States run along the Brevard fault zone and were related to faults in the Appalachian complex (Fig. 4a). The BR and the PML are the richest areas for oak species in the montane systems of eastern United States. Both of them separate the ILP and the CL of Paleozoic age from the ATLA.

The Mojave-Sonora Megashear influenced the next two nodal zones: a) Madera, that connects the Mexican Basin Range with the northern SMOC, and b) Potrero de Ábrego-Galeana, that separates the COAH from the northern SMOR (see Table 2, Fig. 4b), we can propose that the species of the referred components were at some point in contact, but actually this tectonic feature represents a boundary in their distribution. In the Central Systems, the Tepic-Zacoalco fault system and the Colima Graben are separated by the Serranías de Jalisco (western TVB) from the Volcanic Fields of Michoacán (central TVB). The Manantlán-Nevado de Colima nodal area is associated with both of them (Fig. 4c). Similarly, the Taxco-Querétaro Fault Systems separate the central region of the TVB from its eastern part, and are related to the Zitácuaro-Valle de Bravo nodal area. Apparently, the SMS has been uplifted mainly on the Oaxaca and the Caltepec faults, as well as the

Buenavista, the Papalutla and the Taxco-Bravo fault systems (Morán-Zenteno *et al.*, 2005). These tectonic features have influenced the nodal zone extending from Coatlán, south of Oaxaca to Ixtlán, where the Sierra Madre de Oaxaca is present; the faults mentioned above converge in this area (see Table 2, Fig. 4c).

In Guatemala, the Motagua-Polochic fault system is related to a zone that is especially complex for red oaks due to the highest betweenness values among its vertex zones (Fig. 4c). This fault system separates the MB from the CiB (Marshall, 2007) and functions as a main boundary for Mexican montane red oaks. This area represents the most important convergence zone with the strictly Mesoamerican red oaks with wide distribution oaks from Mexican montane. These species indicate links between the Mexican Central Systems and the Central American. In the Central American systems we did not find nodal zones that were congruent between both analyses. Nevertheless, the nodes found using both matrices coincided with the Comayagua and Talanga Faults. A remarkable case is represented by the Darién node in Nicaragua and the Irazú node in Costa Rica. These two areas have different species compositions and are not contiguous; they are separated by the Nicaragua Depression (Fig.4c). These two areas shared two species, *Q. cortesii* and *Q. rapurahuensis*.

Some of the nodal regions in red oaks coincide with nodes identified in other organisms, including beetles, mammals and birds (Álvarez-Mondragón & Morrone, 2004; Escalante *et al.*, 2004; Corona & Morrone, 2005; Morrone & Gutiérrez, 2005; Corona *et al.*, 2007, 2009; Toledo *et al.*, 2007; Torres-Miranda & Luna-Vega, 2007). Many of these studies consider a node to be a single convergence point between two generalized tracks (e.g. Morrone & Gutiérrez, 2005) and have proposed high numbers of nodes in areas nearby. However, the existence of such node "clusters" is not supported in this study. This

could be caused by an intense exchange of biotas in time occurring on larger nodal areas, rather than many small nodes. These nodal areas are associated with boundaries between different physiographic provinces or main fault systems within a province.

Reticular evolution implies that biotas with different composition have intermingled in certain regions, promoting biotic interactions between each other and generating hybridism between biotas. In terms of networks, these areas should have high betweenness values because these connect two different cliques; in this study they are designated as nodal zones. Network analysis is an effective tool for identifying complex areas in which reticular evolution has occurred, as proposed by dos Santos *et al.* (2012) and Torres-Miranda *et al.* (2013). In our study, we found that network analysis based on complete connectivity matrices shows a good correlation with the geologic history of the areas of study. Following this idea, it should be possible to characterize the generalised tracks using the chronology of their rock sequences. The nodal zones of Mexico and Central America are related to rock sequences from the Cenozoic, especially from the Neogene.

Magmatic activity and climatic fluctuations could favor the convergence of the species with different histories in their distributional limits. The Appalachian nodal zones are more probably linked to changes in the distribution of species due to climatic change rather than geological change, because this region is composed of Paleozoic rocks. The Mexican and Central American mountain systems are associated with major fault systems, but also with the expansion of the areas for glaciations or post glacial recurrent events that could have promoted hybridism (Jaramillo-Correa *et al.*, 2009).

## **RETICULARITY, CLIMATIC CHANGE AND REFUGIA: EXPLAINING THE BETWEENNESS**

### **VALUES OF THE AREAS**

Paleopalynological data have corroborated the hypothesis that oaks had already diversified by the Eocene-Oligocene (Daghlian & Crepet, 1983; Borgardt & Pigg, 1999). The fossil record shows that species of sections *Lobatae* and *Quercus* have been present in North America since the Oligocene. Daghlian & Crepet (1983) postulated that the transition from warmer to cool environments during the Oligocene favored the migration and diversification of oaks.

Nevertheless, the climatic fluctuations occurring since the Oligocene and until the end of the Pleistocene have played an important role in determining the species distribution. The Last Glacial Maximum (LGM) of the Pleistocene has been well studied in the eastern United States; during this period, the vegetation cover was severely modified due to cooler temperatures. Based on palynological records, Overpeck *et al.* (1992) and Jackson *et al.* (2000) reconstructed the biome distribution and the main vegetation formations during the LGM ( 21,500 B.P.), and compared them with the recent distribution. Jackson's *et al.* (2000) showed that during the LGM the mixed forest of the south-eastern United States contracted its range, and became concentrated in a continuous belt in northern Florida. Williams *et al.* (2004) further mentioned that these mixed forests were widely distributed in northern Florida, and that many species could have had a wider distribution through the Florida coastal plain, but as part of different plant associations than the currently observed. In this area are now represented species with restricted distribution, but none of the nodal areas are located in this region.

During the LGM, the *Quercus-Carya* deciduous forest represented at the Eastern part of the Appalachians strongly contracted and experienced a latitudinal migration, intermixing with elements of the mixed forests of northern Florida (Jackson *et al.*, 2000). Williams *et al.* (2004) proposed that the deciduous forest reduced drastically, and that the

characteristic species of these zones formed plant associations not analogous to the recent ones (Overpeck *et al.*, 1992). Jackson *et al.* (2000) reported a low proportion of species of *Quercus* in the Appalachians and nearest areas, dominated by cold mixed forests of *Picea-Pinus-Abies*. Watts (1979) mentioned that in the mixed forest of southern Minnesota, 12000 years ago, *Quercus* was represented in a low proportion. This was also reported in the Lower Mississippi Valley (Jackson *et al.*, 2000), where *Picea* was the dominant genus associated to *Quercus*. The red oaks could have very fragmented distributions northward of the Appalachians, areas that can only be recognized as micro-refuges, while at the southern part of the Appalachians they were more abundant (areas recognized as mesorefuges). The most important nodal zones in this study were located in the Appalachian zone, maybe associated with Pleistocene refuges.

All this evidence suggests a quick expansion of red oaks since 12000 years ago towards the NE of the interior lands. The existence of refuges in the near regions to the Appalachian Mountains could explain the emergence of nodal zones, because these species would extended their distributional areas, at the same time that the species of the mixed forests of Florida and the coastal plains also extended their distributional areas towards the north. The Appalachians were then the convergence zone of both biotas.

The palynological data of Jackson *et al.* (2000) showed that species of *Quercus* were present in the LGM of Texas, but that there was a higher proportion of Poaceae, Cyperaceae and Asteraceae, as well as species of *Pinus*, *Alnus* and *Picea*. These data suggest that the distribution of the red oaks in Texas was fragmented during the LGM but extended and re-contacted species of the Atlantic mixed forest during the Holocene. This process could have promoted the nodal zones found in Texas.

The paleoclimatic history of Mexico is still incomplete and the majority of studies

have concentrated on the TVB. Caballero *et al.* (2010) summarized the results obtained for central Mexico and proposed that the montane plant formations descended almost 1000 m in elevation during the LMG. The pollen diagrams show a clear dominance of *Pinus* pollen in the LGM, which indicates the possible expansion of the montane vegetation (Metcalf *et al.* 2000, Caballero *et al.* 2010). The existence of *Picea* pollen in the basins has been documented and again indicates the expansion of cold climates in central Mexico. The last studies showed a great climatic variation in central Mexico during the LGM, with more temperate and humid climates, and the prevalence of mixed forests (Metcalf *et al.*, 2000; Caballero *et al.*, 2010).

In northern Mexico more drastic vegetation changes were registered during the LGM. For example, Meyer (1973) proposed that the CHIH was coldest and humid than at present times, allowing the existence of *Pinus-Juniperus* forests in areas now occupied by shrubland. At higher altitudes (~2200 m), the *Pinus-Quercus-Picea* forest is dominant, suggesting that in northern Mexico the climatic conditions of the LMG were slightly more humid and cooler than at present (Metcalf *et al.*, 2000). These conditions allowed the red oaks to extend their distributions throughout the LGM, and to migrate to lower altitudes, sometimes even reaching the sea level. The origin of the tropical oak forests in the southern SMOR could be explained by the expansion of the red oaks during glaciations and their subsequent fragmentation during warmer interglacials (Prance, 1982). This expansion of the distributional areas could have facilitated the convergence of different biotas.

#### **POPULATION DIVERGENCES AND DIFFERENTIAL EVOLUTION OF THE AREAS: REFUGES AND RETICULAR EVOLUTION**

Population genetics and phylogeography studies have contributed new evidence on the evolutionary divergence of populations of the same species or of closely related species. Soltis *et al.* (2006) synthesized the phylogeographic patterns found for taxa in the eastern United States. One of the patterns they found involved the divergence between the populations of the eastern and western Appalachians, which are two of the greatest subnets identified in our study. There is some evidence for the existence of refugia in the southern Appalachians, with later population expansions towards the north and east of this mountain range (Soltis *et al.*, 2006; Jaramillo-Correa *et al.*, 2009). This hypothesis supports the expansion of species from the deciduous forests proposed in the previous part of this study based on palynological evidence. Schmidting *et al.* (1999) also mentioned the existence of refugia in Texas from which taxa expanded towards the eastern part of the ATLA. The refugia proposed in phylogeographic analyses coincide with the most important centres of reticular evolution in the eastern United States identified in our study as panbiogeographic nodes.

Based on data from hybrid zones, species maps and the position of phylogeographic breaks of several taxa, Swenson & Howard (2005) identified possible contact zones where species have hybridized. Two of the most important contact hotspots for arboreal species are located in the Appalachians and in the northern part of the SMOC, areas that coincide with the panbiogeographical nodes found in this study. These contact hotspots are located in the main mountain chains and are additionally associated with Pleistocene refugia (Swenson & Howard, 2005).

There are few phylogeographic studies of Mexican plants. Many of them discuss population divergences registered among the physiographic provinces. The separation of the SMOC into two subnets is supported in phylogeographic studies of *Picea chihuahuana*

(Jaramillo-Correa *et al.*, 2006) and *Pinus leiophylla* (Rodríguez-Banderas *et al.*, 2009).

There are important population divergences in the TVB, and these favor the division of this province into at least two large sectors. For example, this was shown in a study of four species of *Abies* (Jaramillo-Correa *et al.*, 2008), that supported the existence of the subnets proposed in this study. Neither refugia or contact zones have been proposed for Mexico and Central America, but we can corroborate a high genetic structure determined by fragmented populations, which is correlated with the physiographic features of this country.

Torres-Miranda *et al.* (2013) proposed a method that evaluated the differentiation between areas by means of the inverse weighting of the distributions through trees obtained by neighbor-joining. In these trees the length of the branches are considered to indicate the degree of divergence of the biotas, with short branches representing areas with low speciation rates, while long branches represent areas with high rates. Seven of the eight zones identified as long branches by Torres-Miranda *et al.* (2013) were recognized as nodal areas in this study.

#### **INTEGRATING EVIDENCE: RETICULARITY AS A COMPLEX HISTORIC PROCESS**

We showed that the commonly accepted physiographic provinces are actually areas with complex histories, both in terms of their biota and their geology. The distribution patterns of red oaks are linked to various geological sequences. Panbiogeographic nodes represent complex areas in which components from different biotas are juxtaposed or fused. They are closely related to the most important tectonic features in a region and are located at distribution boundaries of the species. The most important nodal zones are the Appalachian Ridges, where the species include relationships with the Central Lowlands and the Atlantic



Coastal Plain. The Mojave-Sonora Megashear is related with two nodal zones that connect the Mexican Basin Range with the northern Sierra Madre Occidental, and the Mesetas Coahuilenses with the Sierra Plegada. The faults and valleys of the Polochic-Motagua systems in Guatemala/south-western Mexico are related with the Maya and Chortis Block. Finally, the western, eastern and central major faults of the Trans-Mexican Volcanic Belt were also closely related. Panbiogeography analysis using networks represents a progressive research program that allows the inference of complex relationships among areas, and linkages of these with tectonic events (Craw and Weston, 1984; Page, 1987).

The panbiogeographic nodes found in this study cannot be explained by chance. These nodes in the Appalachians are related to glacial refugia identified through palynological and phylogeographic analysis. The populations inhabiting these areas present hybridization processes that are the result of expansion from refugia, and so they can be considered as contact hotspots. Mexican panbiogeographic nodes are strongly related to areas with high divergence rates in the composition of their biotas.

This reinforces Heads's (2004) idea that nodes represent zones of unusually high biological complexity.

## **ACKNOWLEDGMENTS**

Julio Ramírez-Martínez helped us to build the database. Support from projects DGAPA-PAPIIT IN221711-3, and SEMARNAT-CONACYT 2004-311, 2004-C01-97 and 2006-23728 is appreciated. The first author was supported by CONACYT fellowship 216036 and by the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

## REFERENCES

- Álvarez-Mondragón E, Morrone JJ. 2004.** Propuesta de áreas para conservación de aves terrestres de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interciencia* **29**: 112-120.
- Ball IR. 1976.** Nature and formulation of biogeographic hypotheses. *Systematic Zoology* **24**: 407-430.
- Batagelj V, Mrvar A. 1999.** *Pajek, program for large network analysis, version 1.24.* Published by the authors, University of Ljubljana, Slovenia. Available from: <http://vlado.fmf.uni-lj.si/pub/networks/pajek/>
- Borgardt SJ, Pigg KB. 1999.** Anatomical and developmental study of petrified *Quercus* (Fagaceae) fruits from the Middle Miocene, Yakima Canyon, Washington, USA. *American Journal of Botany* **85**: 307-325.
- Briggs JC. 2007.** Panbiogeography: its origin, metamorphosis and decline. *Russian Journal of Marine Biology* **33**: 273-277.
- Brouillet L, Whetstone RD. 1993.** Climate and physiography. In: Flora of North America Committee, ed. *Flora of North America. Volume I: Introduction.* New York: Oxford University Press, 15-46
- Caballero M, Lozano-García S, Vázquez-Selem L, Ortega B. 2010.** Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica de México* **62**: 359-377.
- Contreras-Medina R, Eliosa-León H. 2001.** Una visión panbiogeográfica preliminar de México. In: Llorente J, Morrone JJ, eds. *Introducción a la biogeografía en*

- Latinoamérica: Teoría, conceptos, métodos y aplicaciones*. México: Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 207-211.
- Contreras-Medina R., Luna-Vega I, Morrone JJ. 2001.** Biogeographic methods identify gymnosperm biodiversity hotspots. *Naturwissenschaften* **88**: 427-430.
- Contreras-Medina R., Luna-Vega I, Morrone JJ. 2007.** Application of parsimony analysis of endemism to Mexican gymnosperm distributions: grid-cells, biogeographical provinces and track analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* **92**: 405-417.
- Corona AM, Morrone JJ. 2005.** Track analysis of the species of *Lampetis* (*Spinthoptera*) Casey, 1909 (Coleoptera: Buprestidae) in North America, Central America, and the West Indies. *Caribbean Journal of Science* **41**: 37-41.
- Corona AM, Toledo VH, Morrone JJ. 2007.** Does the Trans-Mexican Volcanic Belt represent a natural biogeographical unit? An analysis of the distributional patterns of Coleoptera. *Journal of Biogeography* **34**: 1008-1015.
- Corona AM, Toledo VH, Morrone JJ. 2009.** Track analysis of the Mexican species of Buprestidae (Coleoptera): testing the complex nature of the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography* **36**: 1730-1738.
- Cracraft J. 1975.** Historical biogeography and Earth history: perspectives for a future synthesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **62**: 227-250.
- Craw RC. 1988.** Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetics systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham islands. *Systematic Zoology* **37**: 291-310.
- Craw RC, Weston P. 1984.** Panbiogeography: a progressive research program? *Systematic Zoology* **33**: 1-13.

- Craw RC, Grehan JR, Heads MJ. 1999.** *Panbiogeography: tracking the history of life.*  
New York: Oxford University Press.
- Croizat L. 1958.** *Panbiogeography.* Caracas: Published by the author.
- Daghlian CP, Crepet WL. 1983.** Oak catkins, leaves and fruits from the Oligocene  
Catahoula Formation and their evolutionary significance. *American Journal of  
Botany* **70**: 639-649.
- Delcourt HR, Delcourt PA. 2000.** Eastern deciduous forests. In: Barbour MG, Billings  
WD, eds. *North American terrestrial vegetation. 2<sup>nd</sup> ed.* Cambridge: Cambridge  
University Press, 357-396.
- Dodd RS, Kashani N. 2003.** Molecular differentiation and diversity among the Californian  
red oaks (Fagaceae; *Quercus* sect. *Lobatae*). *Theoretical and Applied Genetics* **107**:  
884-892.
- dos Santos DA, Fernández HR, Cuezco MG, Domínguez E. 2008.** Sympatry inference  
and network analysis in biogeography. *Systematic Biology* **57**: 432-448.
- dos Santos DA, Cuezco MG, Reynaga MC, Domínguez E. 2012.** Towards a dynamic  
analysis of weighted networks in biogeography. *Systematic Biology* **61**: 240-252.
- Escalante T, Rodríguez G, Morrone JJ. 2004.** The diversification of Nearctic mammals  
in the Mexican Transition Zone. *Biological Journal of the Linnean Society* **83**: 327-  
339.
- ESRI. 1999.** *ArcView GIS*, version 3.2. Environmental Systems Research Institute Inc.,  
Redlands.
- Fenneman NM. 1946.** *Physical divisions of the United States.* U. S. Geological Survey,  
scale 1:7,000,000.

- Ferrari L, Pasquaré G, Venegas-Salgado S, Romero-Ríos F. 1999.** Geology of the western Mexican Volcanic Belt and adjacent Sierra Madre Occidental and Jalisco block. In: Delgado-Granados H, Aguirre-Díaz G, Romero-Ríos F, eds. *Cenozoic tectonics and volcanism of Mexico*. USA: Special Paper of the Geological Society of America 334, 65-83.
- Ferrari L, Valencia-Moreno M, Bryan S. 2005.** Magmatismo y tectónica en la Sierra Madre Occidental y su relación con la evolución de la margen occidental de Norteamérica. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **57**: 343-378.
- Ferrusquía-Villafranca I, González-Guzmán LI, Cartron JE. 2005.** Northern Mexico's landscape, part I: the physical setting and constraints on modeling biotic evolution. In: Cartron JE, Ceballos G, Felger RS, eds. *Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern Mexico*. New York: Oxford University Press, 11-38.
- Freeman LC. 1977.** A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry* **40**: 35-41.
- Freeman LC. 1979.** Centrality in social networks: conceptual clarification. *Social Networks* **1**: 215-239.
- Garrity CP, Soller D.R. 2009.** *Database of the Geologic Map of North America*; adapted from the map by J.C. Reed, Jr. and others (2005): U.S. Geological Survey Data Series 424 [<http://pubs.usgs.gov/ds/424/>].
- Gómez-Tuena A, Orozco-Esquivel MT, Ferrari L. 2005.** Petrogénesis ígnea de la Faja Volcánica Transmexicana. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **57**: 227-283.
- Grehan JR. 1991.** Panbiogeography 1981-91: development of an earth/life synthesis. *Progress in Physical Geography* **15**: 331-363.

- Grehan JR. 2001.** Biogeography and evolution of the Galapagos: integration of the biological and geological evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* **74**: 267-287.
- Heads M. 2003.** Ericaceae in Malesia: vicariance biogeography, terrane tectonics and ecology. *Telopea* **10**: 311-449.
- Heads M. 2004.** What is a node? *Journal of Biogeography* **31**: 1883-1891.
- Heads M. 2006.** Panbiogeography of *Nothofagus* (Nothofagaceae): analysis of the main species massings. *Journal of Biogeography* **33**: 1066-1075.
- Heads M. 2008a.** Biological disjunction along the West Caledonian fault, New Caledonia: a synthesis of molecular phylogenetics and panbiogeography. *Biological Journal of Linnean Society* **158**: 470-488.
- Heads M. 2008b.** Panbiogeography of New Caledonia, south-west Pacific: basal angiosperms and basement terranes, ultramafic endemics inherited from volcanic island arcs and old taxa endemic to young islands. *Journal of Biogeography* **35**: 2153-2175.
- Henderson I. 1990.** Quantitative panbiogeography: an investigation into concepts and methods. *New Zealand Journal of Zoology* **16**: 495-510.
- Jackson ST, Webb RS, Anderson KH, Overpeck JT, Webb III T, Williams JW, Hansen BCS. 2000.** Vegetation and environment in Eastern North America during the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Review* **19**: 489-508.
- Jaramillo-Correa JP, Beaulieu J, Ledig FT, Bousquet J. 2006.** Decoupled mitochondrial and chloroplast DNA population structure reveals Holocene collapse and population isolation in a threatened Mexican-endemic conifer. *Molecular Ecology* **15**: 2787-2800.

- Jaramillo-Correa JP, Aguirre-Planter E, Khasa DP, Eguiarte LE, Piñero D, Furnier GR, Bousquet J. 2008.** Ancestry and divergence of subtropical montane forest isolates: molecular biogeography of the genus *Abies* (Pinaceae) in southern Mexico and Guatemala. *Molecular Ecology* **17**: 2476-2490.
- Jaramillo-Correa JP, Beaulieu J, Khasa DP, Bousquet J. 2009.** Inferring the past from the present phylogeographic structure of North American forest trees: seeing the forest for the genes. *Canadian Journal of Forest Research* **39**: 286-307.
- King PB, Beikman HM. 1974.** *Geologic map of the United States. Explanatory text to accompany the geologic map of the United States.* U. S. Geological Survey Professional Paper 901.
- Kuchler AW. 1964.** *Potential natural vegetation of the conterminous United States.* American Geographic Society, Special Publication No. 36.
- Kuchler AW. 1993.** Potential natural vegetation of the conterminous United States. Digital vector data in an Albers Equal Area Conic polygon network and derived raster data on a 5 km by 5 km Albers Equal Area 590 x 940 grid. In: *Global Ecosystems Database Version 2.0.* Boulder CO: NOAA National Geophysical Data Center.
- Lozano-García MS, Ortega B, Caballero M, Urrutia-Fucugauchi J. 1993.** Late Pleistocene and Holocene paleoenvironments of the Chalco Lake, Central Mexico. *Quaternary Research* **40**: 332-342.
- Lozano-García MS, Ortega-Guerrero B. 1998.** Late Quaternary environmental changes of the central part of the Basin of Mexico; correlation between Texcoco and Chalco sub-basins. *Review of Palaeobotany and Palynology* **99**: 77-93.

- Luna-Vega I, Morrone JJ, Alcántara-Ayala O, Espinosa D. 2001.** Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Systematics and Evolution* **228**: 229-239.
- Mann P, Rogers RD, Gahagan L. 2007.** Overview of plate tectonic history and its unresolved tectonic problems. In: Bundschuh J, Alvarado G, eds. *Central America: geology, resources, and hazards*. London: Taylor and Francis, 205-241.
- Marshall JS. 2007.** The geomorphology and physiographic provinces of Central America. In: Bundschuh J, Alvarado G, eds. *Central America: geology, resources, and hazards*. London: Taylor and Francis, 75-122.
- McDowall RM. 1978.** Generalized tracks and dispersal in biogeography. *Systematic Zoology* **27**: 88-104.
- Metcalf SE, O'Hara SL, Caballero M, Davies SJ. 2000.** Records of Late Pleistocene Holocene climatic change in Mexico: a review. *Quaternary Science Reviews* **19**: 699-721.
- Meyer ER. 1973.** Late Quaternary paleoecology of the Cuatro Ciénegas basin, Coahuila, Mexico. *Ecology* **54**: 982-985.
- Montgomery DR. 1993.** Compressional uplift in the central California Coast Ranges. *Geology* **21**: 543-546.
- Morán-Zenteno DJ, Cerca M, Keppie JD. 2005.** La evolución tectónica y magmática cenozoica del suroeste de México: avances y problemas de interpretación. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **57**: 319-341.
- Morrone JJ. 2004.** Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* **48**: 149-162.



- Morrone JJ, Gutiérrez A. 2005.** Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican Transition Zone? *Journal of Biogeography* **32**: 1315-1325.
- Morrone JJ, Márquez J. 2001.** Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* **28**: 635-650.
- Nooy W, Mrvar A, Batagelj V. 2005.** *Exploratory social network analysis with Pajek*. New York: Cambridge University Press.
- Overpeck JT, Webb RS, Webb III T. 1992.** Mapping eastern North American vegetation change of the past 18 ka: No-analogs and the future. *Geology* **20**: 1071-1074.
- Page R. 1987.** Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography. *Systematic Zoology* **36**: 1-17.
- Patterson C. 1981.** Methods of paleobiogeography. In: Nelson G, Rosen DE, eds. *Vicariance biogeography: a critique*. New York: Columbia University Press, 446-489.
- Platnick NI, Nelson G. 1978.** A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology* **27**: 1-16.
- Prance GT. 1982.** *Biological diversification in the tropics*. USA: Columbia University Press.
- Rapoport EH. 1975.** *Areografía: estrategias geográficas de las especies*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Rodríguez-Banderas A, Vargas-Mendoza CF, Bounamici A, Vendramin GG. 2009.** Genetic diversity and phylogeographic analysis of *Pinus leiophylla*: a post-glacial range expansion. *Journal of Biogeography* **36**: 1807-1820.

- Rojas-Parra C. 2007.** Una herramienta automatizada para realizar análisis panbiogeográficos. *Biogeografía* **1**: 31-33.
- Saleeby J, Foster Z. 2004.** Topographic response to mantle lithosphere removal in the southern Sierra Nevada region, California. *Geology* **32**: 245-248.
- Seberg O. 1986.** A critique of the theory and methods of panbiogeography. *Systematic Zoology* **35**: 369-380.
- Schmidtiling RC, Carroll E, LaFarge T. 1999.** Allozyme diversity of selected and natural loblolly pine populations. *Silvae Genetica* **48**: 35-45.
- Soltis DE, Morris AB, McLachlan JS, Manos PS, Soltis PS. 2006.** Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Molecular Ecology* **15**: 4261-4293.
- Swenson NG, Howard DJ. 2005.** Clustering of contact zones, hybrid zones, and phylogeographic breaks in North America. *American Naturalist* **166**: 581-591.
- Takhtajan A. 1986.** *Floristic regions of the world*. Berkeley: University of California Press.
- Toledo VH, Corona AM, Morrone JJ. 2007.** Track analysis of the Mexican species of Cerambycidae (Insecta: Coleoptera). *Revista Brasileira de Entomologia* **51**: 131-137.
- Torres-Miranda A, Luna-Vega I. 2007.** Hacia una síntesis panbiogeográfica. In: Luna-Vega I, Morrone JJ, Espinosa D, eds. *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. México: Prensas de Ciencias-FES Zaragoza-CONABIO, Universidad Nacional Autónoma de México, 503-514.

- Torres-Miranda A, Luna-Vega I, Oyama K. 2011.** Conservation biogeography in red oaks (*Quercus*, section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *American Journal of Botany* **98**: 290-305.
- Torres-Miranda A, Luna-Vega I, Oyama K. 2013.** New approaches to the biogeography and areas of endemism of red oaks (*Quercus* L., Section *Lobatae*). *Systematic Biology* **62**: 555-573.
- Vigil JF, Pike RJ, Howell DG. 2000.** *A tapestry of time and terrain*. U. S. Geological Survey Miscellaneous Investigations Series Map I 2720.
- Watts WA. 1979.** Late Quaternary vegetation of Central Appalachia and the New Jersey Coastal Plain. *Ecological Monographs* **49**: 427-469.
- Williams JW, Shuman BN, Webb III T, Bartlein PJ, Leduc PL. 2004.** Late-Quaternary vegetation dynamics in North America scaling from taxa to biomes. *Ecological Monographs* **74**: 3099-334.

## FIGURES LEGENDS

Figure 1. Map of occurrence for red oaks (*Quercus* section *Lobatae*) based on ecological niche modeling with maximum entropy. Areas with higher probabilities of occurrence for the section are shown in black; areas with lower probabilities of occurrence are shown in grey. Main physiographic features: California: CCR - Californian Coastal Ranges, LAR - Los Angeles Ranges, NEV - Sierra Nevada. Eastern United States: APP - Appalachian Plateaus, ATLA - Atlantic Coastal Plain, BR - Blue Ridge, CL - Central Lowlands, FL - Florida, ILP - Interior Lowlands Plateau, OA - Ouachita Plateau, OZP - Ozark Plateau, PML - Piedmont Lowlands, VR - Valley and Ridges. Mexico and Central America: CeB -

Chorotega Block, CiB - Chortis Block, CHIH - Chihuahua Basin, COAH - Coahuila Plateau, MB - Maya Block, MEC - Meseta Central, SMOC - Sierra Madre Occidental, SMOR - Sierra Madre Oriental, SMS - Sierra Madre del Sur, TVB - Transmexican Volcanic Belt.

Figure 2. **a)** Distribution of the 26 cliques that were identified with the single adjacency matrix, removing only the vertex zones with high betweenness values. A Chihuahua Basin, B1 Cordillera Dariense (Nicaragua) to Cordillera Guanacaste (Costa Rica), B2 Cordillera de Talamanca, C1 Mayan Block (Sierra Madre de Chiapas and Chiapas Highlands), C2 Chortis Block (Sierra Cuchumatanes to Comayagua Mountains), D1 northern Sierra Madre Occidental, D2 southern Sierra Madre Occidental and Meseta Central, D3 northern Sierra Madre Oriental (Sierra Plegada) and Coahuila Plateau, E1 central Transmexican Volcanic Belt (Volcanic Fields), E2 western Transmexican Volcanic Belt (Serranías de Jalisco), F1 southern Sierra Madre Oriental (Serranías Hidalguenses), F2 central Sierra Madre Oriental (Serranías Potosinas), G1 eastern Transmexican Volcanic Belt (Basin and Valleys), G2 Sierra de Juárez, G3 Sierra Madre del Sur, H1 Californian Coastal Range and Sierra Nevada, H2 Los Angeles Range and San Pedro Mártir, I1 Appalachian Plateau, I2 New England Uplands, J1 Central lowlands (Till Plains), J2 Interior Highlands (Ozark Plateau), K1 Appalachian Range (southern Appalachian, Blue Ridge, and Piedmont), K2 Interior Low Plateaus, K3 Atlantic Coastal Plain, L1 Central Texas and Edwards Plateau, L2 Gulf Coastal Plain; **b)** Distribution of the 16 structured networks identified with the complete adjacency matrix, removing the vertex zones with high betweenness values and linking different subnets based on a dyadic constraint. A eastern Chortis and Chorotega blocks, B Chihuahua Basin, C1 Sierra Madre de Chiapas and SMS, C2 Chiapas Highlands, D1 Coahuila Plateau, D2 central Sierra Madre Oriental (Serranías Potosinas), D3 northern

Sierra Madre Oriental (Sierra Plegada), D4 northern Sierra Madre Occidental, D5 southern Sierra Madre Occidental and Meseta Central, E1 southern Sierra Madre Oriental (Serranías Hidalguenses), eastern Transmexican Volcanic Belt (Basin and Valleys), F western and central Transmexican Volcanic Belt and Sierra Madre del Sur, G California, H Blue Ridge, Appalachian Ranges (southern Appalachian + Blue Ridge + Piedmont), Interior Low Plateaus, I Central Plains, Interior Highlands (Ozark and Ouachita) and Appalachian Plateau, J New England Uplands, K Coastal Plain (Atlantic and Gulf) and Texas.

Figure 3. Generalized tracks and nodes in a geological context of North America identified by: a) a simple adjacency matrix (green circles), b) a complete adjacency matrix (red circles).

Figure 4. Panbiogeographic nodes identified with both matrices (green - simple adjacency, red - complete adjacency) and their relationship with the main fault systems of North America: a) Eastern United States, b) California and northern of Mexico, c) southern Mexico and Central America. Abbreviations for the main tectonic features: Brevard Fault Zone (BrFZ), New Madrid Faulting Line (NMdFL), Texas-Louisiana Faulting Zone (TLF), San Andrés-Garlick Faulting System -FS- (SAGF), Mojave-Sonora Megashear (MSoM), San Luis-Tepehuanes FS (SLTeF), Taxco-San Miguel de Allende FS (TxSMF), Tepic-Zacoalco FS (TpZF), Oaxtepec-Caltepec-Vista Hermosa FS (OxCF), Papalutla-Taxco FS (PTxF), Mal Paso FS (MaF), Motagua-Polochic FS (MoPF), Tehuantepec Isthmus (TeIs), Nicaragua Depression (NiDep).

## **SUPPORTING INFORMATION**

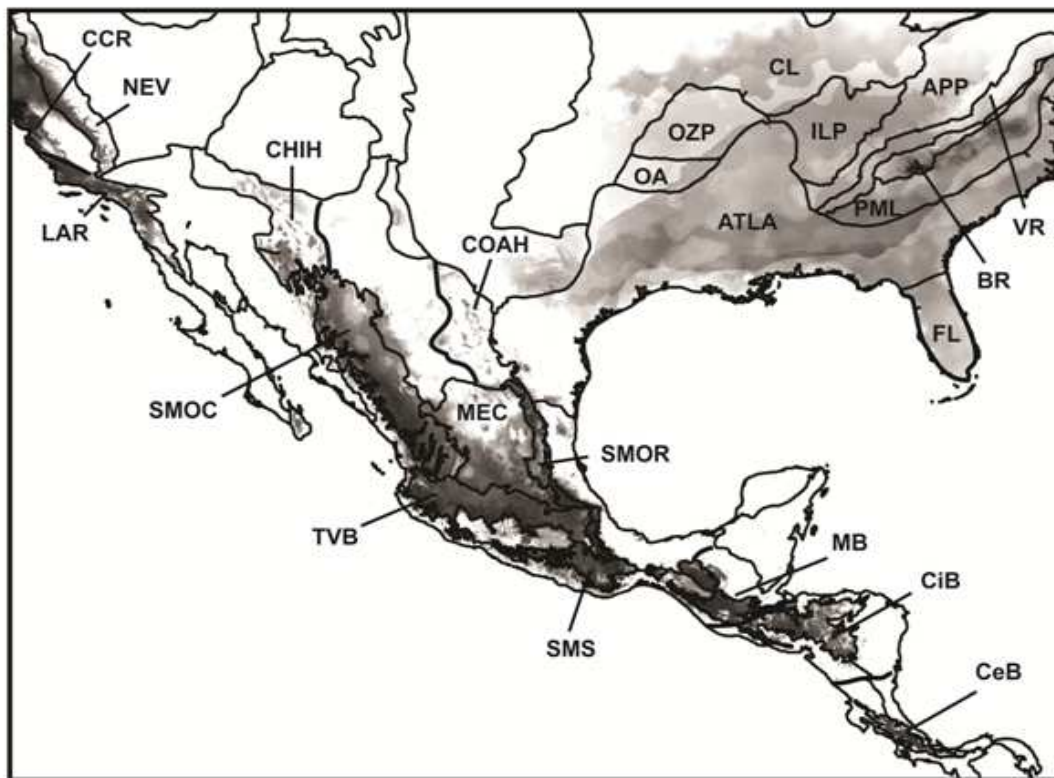
Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

**Appendix S1.** Individual track maps for each single species.

**Appendix S2.** Single global adjacency matrices based in 102 individual tracks of red oaks.

**Appendix S3.** Complete global adjacency matrices based in 102 individual tracks of red oaks.

**Appendix S4.** List of references of the tectonic features and/or structural geology considered in this study and digitized in GIS ArcView 3.3.



**Figure 1**

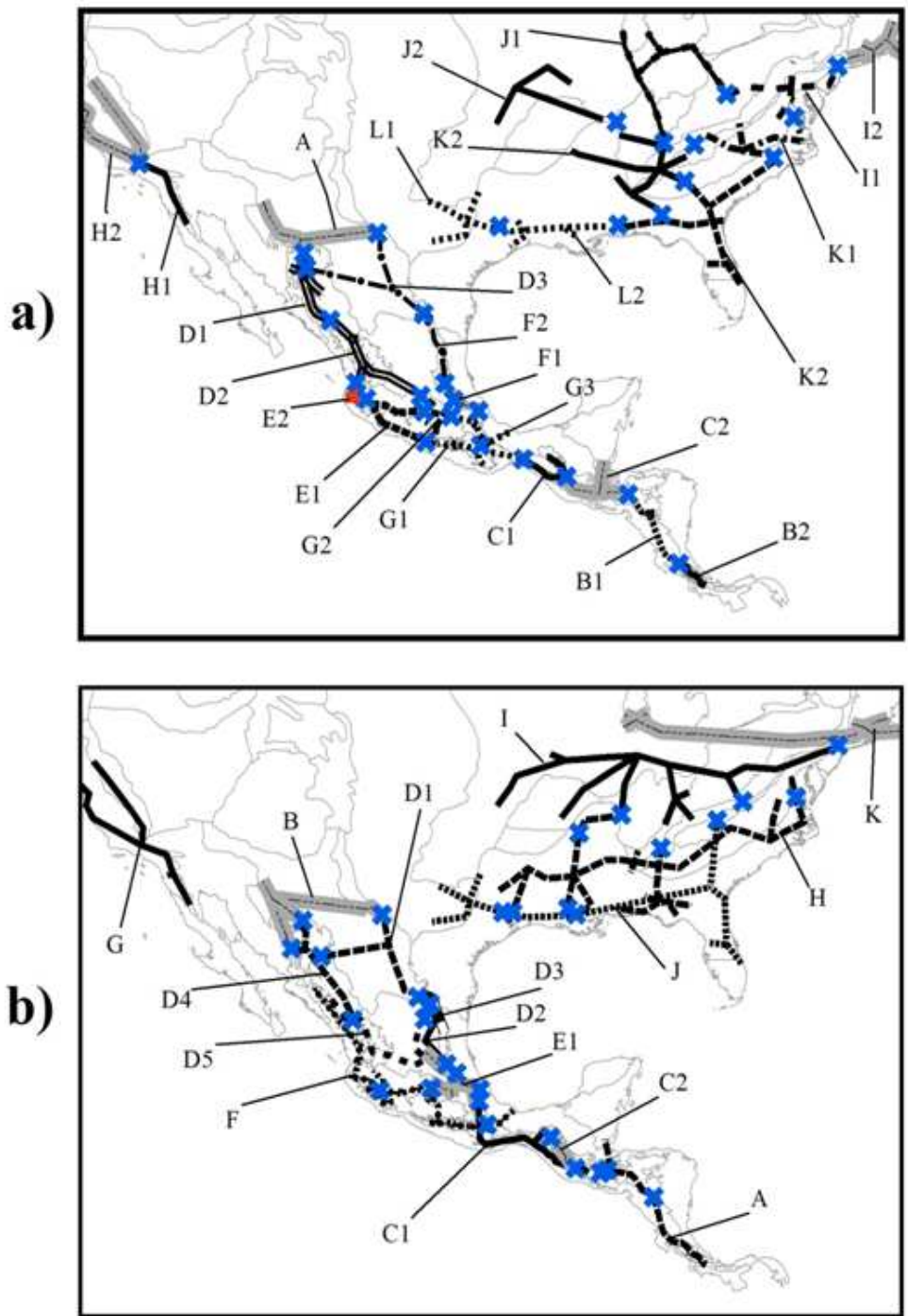
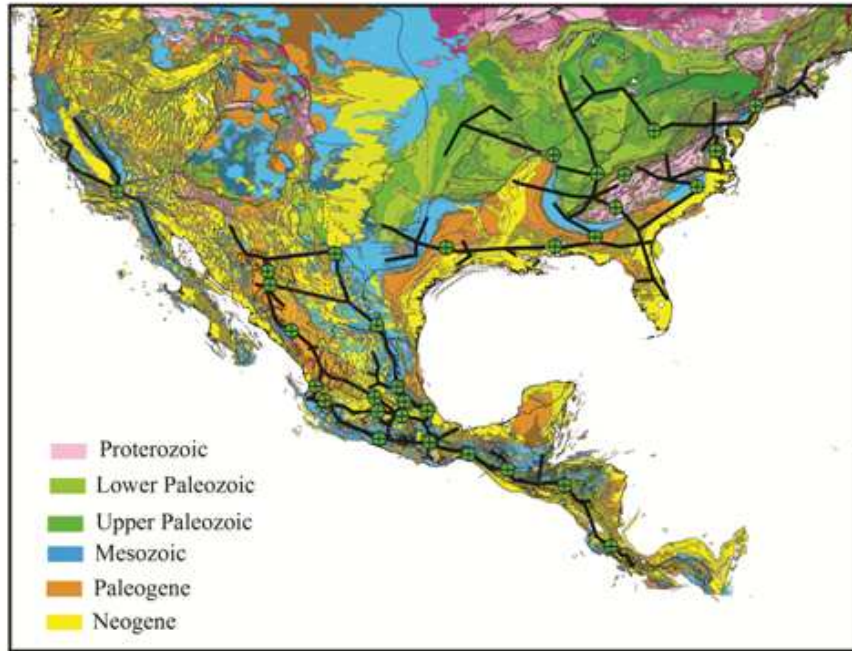


Figure 2

a)



b)

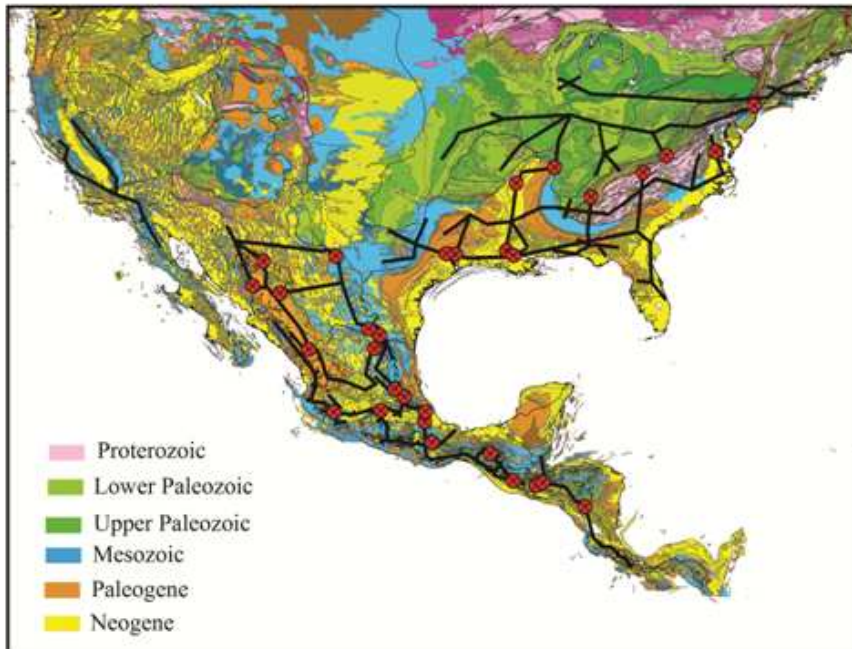
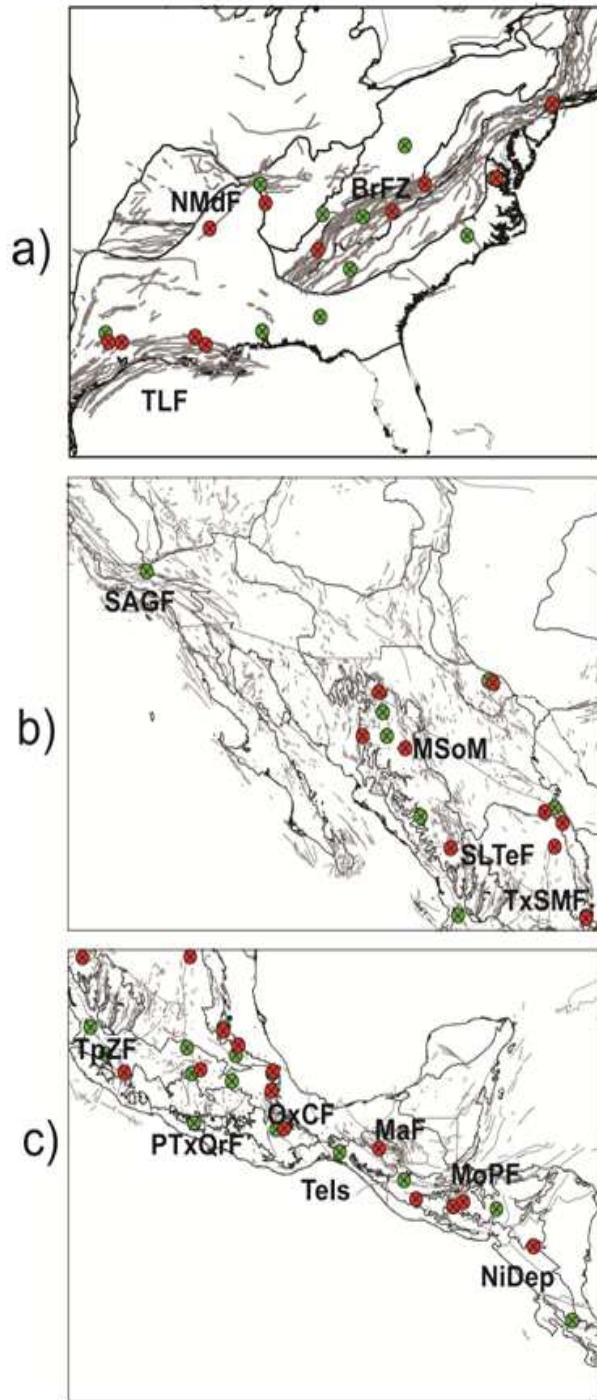


Figure 3





**Figure 4**

## **CAPÍTULO III**

### **Reticular evolution, pulse evolution, and speciation modes in North American red oaks (*Quercus* spp.)**

A. Torres-Miranda, I. Luna-Vega, K. Oyama, M. Heads. 2013.

Enviado a *Journal of Evolutionary Biology*

## **Reticular evolution, pulse evolution, and speciation modes in North**

### **American red oaks (*Quercus* spp.)**

Andrés Torres-Miranda\*, Isolda Luna-Vega†, Ken Oyama\*‡ and Michael Heads§

\*Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.

Ant. Carr. a Pátzcuaro 8701, Col. Ex-Hda. de San José de la Huerta, 58190, Morelia,

Michoacán, México

†Laboratorio de Biogeografía y Sistemática, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional

Autónoma de México, Departamento de Biología Evolutiva, Apartado Postal 70-399,

Ciudad Universitaria, México 04510 D.F., México

‡Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES), Universidad Nacional Autónoma de

México. Ant. Carr. a Pátzcuaro 8701, Col. Ex-Hda. de San José de la Huerta, 58190,

Morelia, Michoacán, México

§Buffalo Museum of Science, 1020 Humboldt Parkway, Buffalo, NY 14211-1293, USA

*Correspondence:* Isolda Luna-Vega, Laboratorio de Biogeografía y Sistemática, Facultad

de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Departamento de Biología

Evolutiva, Apartado Postal 70-399, Ciudad Universitaria, México 04510 D.F., México; e-

mail: [ilv@hp.fciencias.unam.mx](mailto:ilv@hp.fciencias.unam.mx)

RUNNING HEAD: Reticular and pulse evolution in speciation of *Quercus*

## **ABSTRACT**

The pulse evolution hypothesis emphasizes that the evolution and assembly of biotas are the result of episodes of vicariance and biotic expansion (dispersal). If both processes are the result of geological processes, this model is analogous to a panbiogeographic perspective. The distributions of 102 red oak (*Quercus*) species from United States, Mexico and Central America were analyzed using network analysis and neighbor-joining as alternative methods to parsimony analysis of endemism. We support the pulse evolution hypothesis for this group. Rapid evolution of some of the species has been caused by recent geological and tectonic events, identified in the analysis with species with restricted distribution. In this case, it is possible to assign minimum divergence ages for these species. In contrast, few species extended their distributional areas due to climatic fluctuations, causing a slow population divergence and an incipient speciation process. The biotic expansions of these species favoured the reticular evolution of the areas. We understand by reticular evolution the minimal overlap in the distribution of more than two species belonging to different historical components. A correspondence exists between the reticular areas proposed in this study and the hybridization zones for red oak species suggested by other authors. Through network analysis it is possible to propose hypotheses that can be submitted to phylogenetic and/or phylogeographic tests. Overall, this study supports the pulse evolution of biotas assessed using a panbiogeographic approach.

Key words: pulse evolution, reticular evolution, vicariance, network analysis, neighbor-joining, parsimony, panbiogeography.

## Introduction

Understanding the diversification of biotas is one of the main objectives in historical biogeography (Brooks & McLennan, 2001; Halas *et al.*, 2005). One of the main tasks facing biogeographers is explaining the mechanisms of speciation and the events that follow it in a geographical context (Van Veller & Brooks, 2001; Van Veller *et al.*, 2003; Bouchard & Brooks, 2004). Croizat (1958) proposed that the distribution areas of different taxa can show similarities because they were part of an ancestral biota that was fragmented by vicariant events (Grehan, 1991; Craw *et al.*, 1999). Vicariance is now accepted as one of the main forces in the diversification of biotas. Under a vicariance perspective, speciation is caused by the appearance of geographic, geological and/or climatic barriers. Vicariant hypotheses minimize the role of dispersal as a mechanism of speciation, although dispersal can precede or follow speciation.

Most methods used to historically reconstruct the areas of endemism, and hence their biotas, are based on the assumption of maximizing vicariance. It is then possible to find bifurcated evolution patterns of geographic areas, assuming that each area has a unique position (Green *et al.*, 2002; Brooks & Van Veller, 2008). Examples of these methods include parsimony analysis of endemism (Morrone, 1994), Brooks parsimony analysis (Brooks *et al.*, 2001) and others that use phylogenies such as cladistic biogeography. Wojcicki & Brooks (2005) concluded that it is not possible to explain the relationships of geographic areas based only on vicariance under a simple evolutionary scheme (Van Veller & Brooks, 2001). Dispersal- vicariance analysis (DIVA; Ronquist, 1997, 1998) considers that it is possible to assign weights to dispersal and vicariance events and accept the solution that provides the lower cost (Brooks & McLennan, 2001). The parsimony

analysis, BPA, proposed by Brooks *et al.* (2001) provides non-vicariance explanations in its results. BPA suggests that most biotas are complex mosaics in which the main processes are vicariance, peripheral isolation, non-response to vicariance, and extinction, which result in reticular or incongruent distribution patterns (Brooks & McLennan, 2001; Green *et al.*, 2002). Hovenkamp (1997) criticized the results obtained with cladistic biogeography and the recognition of areas of endemism, because of problems with reticularity and vagility. On the other hand, Fattorini (2008) suggested that a better understanding of these processes would lead to more realistic interpretations.

The pulse evolution hypothesis emphasizes that the evolution and assembly of biotas is the result of alternating episodes of vicariance and biotic expansion (dispersal) (Erwin, 1979, 1981; Halas *et al.*, 2005; Wojcicki & Brooks, 2005; Brooks & Van Veller, 2008). These are analogous to the phases of mobilism (range expansion) and phases of immobilism (with potential vicariance) suggested in panbiogeography (Croizat *et al.*, 1974; Morrone, 2004). Biotic expansion favors the development of widespread species, which are the ones that cause reticular relationships between areas (Halas *et al.*, 2005). Reticularity has been recognized as an important process in biogeography (Brook & McLennan, 2001; McLennan & Brooks, 2002; Spironello & Brooks, 2003; Wojcicki & Brooks, 2005; dos Santos *et al.* 2008, 2012; Torres-Miranda *et al.*, 2013a).

Dos Santos *et al.* (2012) and Torres-Miranda *et al.* (2013a) applied the principles of graph theory to network analysis in biogeography. They used sympatry matrices between species to identify areas of endemism in cases where reticulate evolution could be an important process. Based on the betweenness concept, two homopatric species can be recognized if we iteratively eliminate those species that have partial sympatry (reticulate

relationships) with other species, mainly those taxa with wide distributions. Based on graph theory (Page, 1987), Torres-Miranda *et al.* (2013b) proposed that the network analysis of area vs. area could resolve the biotic complexity among them based on measures of centrality and structural holes (betweenness and aggregate constraints), two properties of the information flow on the networks. The betweenness value of an area increases when it links species from different components. When we eliminate those areas with high betweenness values, the relationships of the other areas become stronger, shaping cohesive subnets with exclusive species.

Torres-Miranda *et al.* (2013b) concluded that those areas with high betweenness values correspond to the theoretical concept of panbiogeographic node. Heads (2004) considered that nodes are areas with high specific richness, high genetic differentiation of the species and geologic complexity, because they are located near plate margins and other geological features. Contreras-Medina *et al.* (2001) established a close relationship between global panbiogeographic nodes, hotspots and Pleistocene refugia, so it is possible to establish a relationship between climatic oscillations and convergence of ancestral biotas. Halas *et al.* (2005) mentioned that reticularity of areas is promoted by the biotic expansion of species. In these areas, species with different ages and origins from different assemblies coexist, favoring biotic diversification. Torres-Miranda *et al.* (2013a) proposed an approach that considers the historic stability of areas through the use of distribution inverses in a neighbor-joining analysis. The long branches represent zones where the species of a biota have high divergence rates, while the short branches represent areas where the species have experienced historic stability, which has impeded divergence.

The genus *Quercus* is characteristic of the Northern Hemisphere temperate flora; it has almost 500 species worldwide, with 220 distributed in the Americas (Nixon, 2006). Red oaks form a monophyletic group, section *Lobatae* (formerly *Erythrobalanus*), that comprises about 102 species (Nixon, 1993, 2006), all endemic to the Americas. They extend from the lowlands in the eastern United States and the mountains of California, to the mountains of Mexico and Central America, with a single species in the Andes of Colombia, Venezuela and Ecuador (Nixon, 2006).

The main goal of this study was to investigate the importance of reticularity in the evolution of distributions of red oaks in North America through iterative network analysis and neighbor-joining (NJ) analyses. We also aimed to identify those regions that have acted as diversification centres in the section due to vicariance (zones with high divergence). These can then be used to establish minimal divergence ages. We analysed the effect of biotic expansion of the species to understand the mechanisms of pulse evolution.

## **Data and methods**

### **Distributional data**

Distributional data for 102 red oak species were obtained from the revision of herbarium specimens in the following collections: MEXU, ENCB, IEB, XAL, UNL, CHAP, IZTA, FCME and INIF. Other occurrence data were obtained from LL-TEX, MO (accessed through GBIF Data Portal, [www.gbif.net](http://www.gbif.net)) and the Consortium of California Herbaria ([ucjeps.berkeley.edu/consortium/](http://ucjeps.berkeley.edu/consortium/)). In addition, monographic and floristic studies were reviewed for Mexico and Central America (for complete references see Torres-Miranda *et*



*al.*, 2011). With this information, we constructed a database including 18,561 geo-referenced records. Distribution maps of each species were created using GIS ArcView ver. 3.2 (ESRI, 1999).

### **Vertex zones as units of analysis**

We use the notion of vertex zones (Torres-Miranda *et al.* 2013b) to define the units of analysis of this study. The area where at least two minimal spanning trees converge is considered as a vertex zone. The vertex zones were delimited as follows:

(a) The distributions of the 102 red oak species were visualized in GIS ArcView 3.2 (ESRI, 1999) and the localities were linked by minimum spanning trees (MST) using the extension Trazos© (Rojas-Parra, 2007) for GIS ArcView. The lengths of each of the 102 MSTs were calculated. The mean length was obtained by dividing the total length of each spanning tree by the number of localities.

(b) The mean value of the MST lengths for 102 species was obtained ( $m = 26.96$  km), and the standard deviation was calculated ( $s = 16.79$  km). For oaks represented in montane systems in Mexico, Central America and California,  $m - 1.5s$  was used to draw the propinquity circle ratios of point localities (Rapoport, 1975), while for the “lowland” red oaks (in the eastern United States),  $m - 0.5 s$  was used to establish the propinquity circle ratios of point localities.

(c) With ArcView 3.2 (ESRI, 1999) all MSTs of the 102 species were clipped through the propinquity circles obtained in the previous step, with the goal of delimiting discrete units of analysis, named vertex zones in this study (Fig. 1). The vertex zones are

equivalent to the vertices of a connectivity matrix in network analysis and are referred to as vertices in this study.

### **Iterative Network Analysis**

We obtained a matrix  $n \times n$  ( $n$  = number of vertex zones); if one MST links to vertex A to B this tie is codified as 1. In this way, we obtained 102 adjacency matrices, one for each species, while the addition for each one provided a global adjacency matrix. Two global adjacency matrices are obtained: i) a single adjacency matrix was obtained with the assumption that if the MST of a species connected the area A with area B and B with area C, relationships between  $A \rightarrow B$ ,  $B \rightarrow A$ ,  $B \rightarrow C$ , and  $C \rightarrow B$  were codified as “1”; ii) a complete global adjacency matrix was obtained with the assumption that if the MST of a species connected the area A with area B and B with area C, all relationships between areas were codified as “1”:  $A \rightarrow B$ ,  $B \rightarrow A$ ,  $B \rightarrow C$ ,  $C \rightarrow B$ ,  $A \rightarrow C$ , and  $C \rightarrow A$ .

The matrices obtained corresponded to the adjacency matrix of a weighted and undirected graph  $G = (V, E)$ , where  $V$  is the set of vertices (formed by 255 vertex zones) and  $E$  is the set of ordered pair of vertices, called edges or ties herein (with an assigned value representing the strength of two areas based in the number of shared species between them).

Based on the network analysis in panbiogeography proposed by Torres-Miranda *et al.* (2013b), we computed as a first step the betweenness value of each vertex based in the formula of Freeman (1977, 1979), and then the aggregated constraints using the structural holes option with the software Pajek 1.24 (Batagelj & Mrvar, 1999). Betweenness is a measure of the number of times a vertex is located on the shortest path (geodesic distance)

between nodes across networks. One vertex zone with a high betweenness value corresponds to areas that connect two different subnets; when these elements are deleted, the subnets are separated and the betweenness value between elements becomes zero. Betweenness is a concept that involves the idea that certain elements in networks can control the information flow between subnets inside a network. On the other hand, the cut-vertices offer brokering information between these vertices and their neighbors, and their removal causes holes inside the networks of neighbors that are named structural holes. The dyadic constraint is inversely related to the structural holes associated with it: low constraint values are related to the existence of many structural holes. A higher constraint value indicates that a vertex has few opportunities to break with its neighbor; if this vertex is lacking, the flow in the network is disrupted, as expressed in the dyadic constraint. The aggregate constraint of a vertex is the sum of all the dyadic constraints related to that vertex. Higher aggregate constraint values indicate that a vertex has less freedom and stronger relationships with other vertices (Nooy *et al.*, 2005).

In cases where aggregated constraints were not informative, we proceeded to eliminate all vertices with the highest betweenness value. If some vertices with highest betweenness kept strong relationships with the neighbors vertices (highest aggregate constraint values), we removed the entire set of associated vertices. This procedure was conducted until the removal of vertices caused isolated vertices or subnets with less than three areas. For more details on these method, see Torres-Miranda *et al.* (2013a, b). Once the subnets were identified with the iterative elimination of the vertex zones, the set of localities that formed each subnet were visualized in ArcView 3.2 (ESRI, 1999).

To evaluate the effect of the size of the species' distribution areas on the reticular evolution of the areas and in the comprehension of the mechanisms of speciation, we modified the global adjacency matrices to undertake independent network analyses. For this, we undertook the following steps. 1) First, we deleted the widespread species; which produced six additional matrices (three with simple adjacency and three with complete adjacency). We then kept only those species found in at most 30, 20, or 10 areas. 2) Second, we deleted those species with restricted distribution, obtaining six additional matrices; in this case, we kept those species that were found in at least 10, 20 and 30 areas, respectively. In each single or complete matrix, we iteratively deleted those vertexes with the highest betweenness values considering the aggregated constrains values among the subnets.

### **Iterative Neighbor-Joining analysis**

We followed the method proposed by Torres-Miranda *et al.* (2013a), which is based in a neighbor-joining analysis through a distance matrix calculated with the distribution inverses. We built a binary matrix of presence (1) /absence (0) for the 102 species of red oaks, considering the 255 vertexes defined for the analysis. We calculated the total number of vertexes in which each species was found; calculated the multiplicative inverse of this numero obtain the reciprocal distribution of each species. The presence values of the binary matrix were then substituted by the inverse distribution of each species. With this matrix we calculated the Manhattan distance among each one of the vertexes to obtain a tree through the neighbor-joining algorithm.

The neighbor-joining (NJ) is an alternative tree-like method, in which the length of the branches is sensitive to the effect of differential evolutionary processes, e.g. recent speciation or reticularity of the areas. The long branches are consequence of those areas in which recurrent speciation has occurred, or those areas where important reticularity events happened, prioritising the minimal evolution in the clusters formation (Torres-Miranda *et al.*, 2013a).

As in the network analysis, we built a new set of matrices based on the sizes of the species' distribution areas. In this way, a) we eliminated those widespread species, obtaining three additional matrices, where we kept those species that were found in at most 30, 20 and 10 areas, respectively; b) we eliminated those species with restricted distribution, also obtaining three additional matrices, and we kept those species that are minimally found in 10, 20 and 30 areas, respectively. For each matrix, we identified the long branches as well as the vertex clusters defining each of the iterations.

### **Iterative parsimony analysis of endemism (PAE)**

We undertook a parsimony analysis of endemism, using the approach of Morrone (1994), in order to understand the effects of the distributional width of the species, as well as the reticular evolution of the areas. For this, we used presence (1) / absence (0) matrices. Initially, we used the binary matrices including the 102 species present in the 255 vertexes, and successively used the three binary matrices that consider the widespread species and other three matrices that included only species with the restricted distributions. Additionally, in each case, we ran the matrices again, deactivating the vertexes with the highest betweenness values in each network analysis.

In all cases, one row coded exclusively with 0's was added to each data matrix to root the cladograms (representing a hypothetical ancestral area). Following Morrone (1994), a PAE was undertaken using Nona (Goloboff, 1999) through WinClada ver. 1.00.24 (Nixon, 2002). Data were submitted to multiple TBR + TBR, searching 1000 initial trees (mult\*1000) and holding 100 trees per replicate (h/10), with a maximum of 50,000 trees retained. Finally, we obtained the strict and majority consensus cladograms.

### **Climatic explanation**

The point records of the 102 species were intersected with six climatic variables obtained by Hijmans *et al.* (2000, <http://www.worldclim.org>). These variables are: annual mean temperature, temperature seasonality, mean temperature of the warmest quarter, mean temperature of coldest quarter, mean precipitation of wettest quarter, and mean precipitation of driest quarter. We determined the 10, 25, 75 and 90 percentiles for the six climatic variables of each species, with the goal of eliminating extreme data and establishing climatic intervals of environmental tolerance for each species.

## **Results**

### **Network analysis**

The network analysis with the complete adjacency matrix of the 102 red oaks species allowed the recognition of 16 structured networks based on aggregated constraints and/or with the same betweenness value. The adjacent regions of the Mississippi and the Appalachians and its adjacent regions were the zones with the higher betweenness value in

eastern United States, while the Sierra Madre de Chiapas, the Chiapas highlands, the Sierra Madre del Sur in Oaxaca, and the northern part of the Sierra Madre Occidental were the areas with the highest betweenness values among the subnets (Fig. 2).

We observed two tendencies in the iterative analyses: a) in those networks analyzed through a geographic restriction criteria (present at most in 10 units), we obtained the higher numbers of networks and subnets (17 in total, eight of them were independent from the beginning of the analysis) (see Fig. 2). The results of this analysis were similar to those obtained in the first iteration of the species vs. species network of Torres-Miranda *et al.* (2013a), where allopatric networks were obtained. The regions with high betweenness values were located in the western part of the Transmexican Volcanic Belt, in the northern and southern part of the Sierra Plegada (northern part of the Sierra Madre Oriental) and in the Sierra Madre del Sur in Oaxaca; b) the number of networks decreased as more widespread species were used, but in all cases well-structured networks were obtained (see Fig. 2). A high betweenness value was gained for adjacent regions of the Mississippi River and the Appalachian Piedmont located between Alabama and Georgia. In the montane systems, a high betweenness values were located in the Sierra Plegada, the southern part of the Sierra Madre Oriental, the western part of the Transmexican Volcanic Belt, the Oaxacan sector of the Sierra Madre del Sur and the northern part of the Sierra Madre Occidental. In these networks, we observed a close relationship among three components: 1) the Mesoamerican systems, 2) the Sierra Madre del Sur and the central part of the Transmexican Volcanic Belt, and 3) the area among the southern part of the Sierra Madre Occidental, the western part of the Transmexican Volcanic Belt and the Meseta Central.

The number of final networks and subnets decreased to 14, 11 and eight in the network analyses when widespread species were used. In all cases, two main networks were identified for the United States in the initial analysis when considering all the species, with high betweenness values concentrated in the same areas, e. g. the central part of the Atlantic Coastal Plain, and the Appalachians and adjacent regions.

For the case of the montane systems, all the areas with highest betweenness values were at the southern part of the la Sierra Madre Oriental and the eastern part of the Transmexican Volcanic Belt (see Fig. 2). Other areas with high betweenness values were found in the Chiapas mountains, in the Oaxacan sector of the Sierra Madre del Sur, in the Meseta Central, and in northern and southern parts of the Sierra Madre Occidental (see Fig. 3a). The networks showed a strong relationship between the Sierra Madre del Sur and the central and western sectors of the Transmexican Volcanic Belt. In the analysis using widespread species, the longest network included the Sierra Madre Occidental, the Transmexican Volcanic Belt (except its eastern sector), the Sierra Madre del Sur, the Sierra Madre de Oaxaca and the Sierra Madre de Chiapas-Guatemala.

When we analyzed the simple adjacency matrices, the iterative procedure of removal of high betweenness resulted in a large number of isolated vertices or dyads. All the analyses of single matrices presented high betweenness values among tryades, therefore the iterative elimination of the betweenness was not a criterion to obtain satisfactory results, and the simple adjacency matrices did not allow the recognition of cohesive subnets. The aggregated constrain was not informative in the simple adjacency matrices, so we rejected the use of these matrices in this analysis.



### **Neighbor-joining analysis**

Analyzing the 102 species of red oaks, we identified 15 clusters and 11 long branches in the inverse distribution matrix: Piedmont, Florida, San Andrés Ranges, Chisos Mountains, Sierra Plegada, Sierras Hidalguenses, Sierra Huichol, Serranías de Jalisco, Balsas highlands, western part of the Sierra Madre del Sur and Sierra Madre de Chiapas. When we used the restricted-distribution species, we obtained three additional long branches that corresponded to the Sierra de Talamanca, the Sierra Tarahumara and the Central Lowlands. The number of identified branches increased when using species with restricted distribution (see Fig. 4).

When the matrices for the widespread species were used, the long branches were mainly located in the southern sector of the Sierra Madre Oriental, including the region adjacent to the Sierra Madre de Oaxaca. Other regions identified as long branches were located in the western sector of the Transmexican Volcanic Belt, in the Oaxacan part of the Sierra Madre del Sur, in the southern Sierra Madre Occidental and in the eastern part of the Transmexican Volcanic Belt. The long branches coincide with the pluvial system of the Mississippi in the United States (mainly in northern Louisiana) and with the Appalachian Mountains and adjacent areas. Other areas with long branches were the pluvial system of the Chattahoochee and the adjacent region of Virginia (see Fig. 3b). The number of identified branches decreased when using widespread species (see Fig. 4).

### **Parsimony analysis of endemism**

In all cases, the strict consensus trees contained not resolved clades represented by long polytomies (bushes). Most of the majority consensus trees were similar to those obtained

with neighbor-joining, but less resolved. When we deleted those vertices with high betweenness values and without a defined network structure, the clades of the strict consensus trees were better supported than when the widespread species matrices were deleted, because all the clades had synapomorphies. The same happened when we used the distributional data for all species, because when we eliminated those areas with high betweenness values we obtained a better resolution in the cladogram (see Fig. 5). On the other hand, the majority consensus trees improved when the areas with high betweenness values were eliminated from the analysis, registering clade support values between 60- 90 in most of the cases. In those cases when the betweenness is eliminated from the trees, the support of the clades reached values of 80-100, but the internal resolution of the clades did not increase. When the widespread species matrix was used, the resolution of the strict consensus trees was low, and resulted in multiple polytomies for areas of Mexico and Central America.

### **Climatic explanation**

Species with the most restricted distributions in the Mexican montane systems presented the most restricted environmental tolerance ranges, represented by distinctive ecological niches (Fig. 6). The species present in the Sierra Plegada have the most heterogeneous environments of all taxa. Widespread species presented broad climatic tolerance ranges, but many species with more restricted distributions can have similar climatic tolerances, represented by more common ecological niches.

In the United States, the widespread species tend to have wider climatic tolerances than species with restricted distributions. Fig. 6 shows a gradual change in the climatic tolerance between species with similar distribution areas.

## **Discussion**

### **Geographic restriction, vicariance and minimal divergence ages**

With the approach used in this study, it was possible to identify completely allopatric components for cases in which global adjacency matrices of taxa with restricted distributions are used. This can be identified with the proposal of dos Santos *et al.* (2008, 2012) and modified by Torres-Miranda *et al.* (2013a). The betweenness is minimal when species with high geographic restriction were analyzed (less than 10 areas), so we can conclude that the final networks and subnets are the product of recent speciation events, because could be associated to the main geological processes occurred since the last part of the Paleogene, but their intensity was higher during the Miocene-Pliocene, as we explain latter.

In Mexico and Central America, allopatric networks were mainly found in areas of Tertiary rocks, with the exception of the Sierra Plegada and the Meseta Coahuilense which are found over Cretaceous rocks. This may provide additional support for the hypothesis of post-Mesozoic allopatric speciation. These components are closely related with the most recent magmatic periods in the main mountain systems of Mexico (Torres-Miranda *et al.* 2013b), so it is possible to infer minimal divergence ages for these components. The divergence of species that occurred in the northern sector of the Sierra Madre Occidental

are associated with volcanism and extensional faulting during the Early Oligocene. These processes could have separated these species from those of the Basins and Ranges of Chihuahua, while the southern sector is associated with the volcanic episodes and extensional faulting of the Early Miocene (Ferrari *et al.*, 2005). The western sector of the Transmexican Volcanic Belt is associated with the extensional faulting at the margins of the Jalisco Block that began in the Pliocene and extended until the Quaternary, resulting in the Tepic-Zacoalco faults and the Colima Graben (Rosas-Elguero *et al.*, 1996). The Sierra Madre del Sur might be affected by the magmatic process that began in Jalisco during the Early Paleocene and finished in central and south-eastern Oaxaca in the Middle Eocene (Morán-Zenteno *et al.*, 2005). The three components present in Mexico and Central America (Maya, Chortis and Chorotega Blocks) were formed from lithological sequences ranging in age from the Paleozoic to the Cenozoic, reflecting their great geologic complexity, but their continental consolidation dates only to the Late Pliocene and the Quaternary (Ferrusquía-Villafranca & González-Guzmán, 2005; Mann *et al.*, 2007). The species found in these places might have undergone very recent speciation events caused by the activity on the Motagua-Pagochic faults and the Nicaragua Depression. The most remarkable components due to their heterogeneous biotic composition with respect to the rest of the areas are associated with the northern of Sierra Madre Oriental, specifically the Sierra Plegada. This last Sierra has a close relationship with the Mesetas Coahuilenses; both are formed from Cretaceous rocks that experienced major folding during the Middle and Late Eocene (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2005), so it can be considered that the Mexican species had an earlier divergence from the rest. On the other hand, the southern mountains of Hidalgo-Veracruz, that according to the geologic map done by the US Geological Survey (Barton *et al.*, 2003; based on Vigil *et al.*, 2000) are associated to

sedimentary Quaternary rocks, are probably the result of the erosion of the adjacent Jurassic formations. Detailed information about the geologic and tectonic history of these components should be consulted in Torres-Miranda *et al.* (2013b). The network analyses also show that those species with narrow geographic distributions strengthen the relationship between the Californian Coastal Ranges and Los Angeles Ranges (excluding the Sierra Nevada), whose geological origin dates to the Mesozoic. These areas also underwent recent intense tectonic activity from Miocene until Quaternary associated to San Andreas and Garlock fault systems.

In the eastern United States, four important areas were identified by network analysis, NJ and PAE. The first is located at the northern part of the Florida peninsula on late Quaternary marine deposits which have not experienced uplift, subsidence, or tectonic deformation but have experienced important geographic change as the result of changing Quaternary sea-level (Muhs *et al.*, 2003). The second is located in north-western Texas on Cretaceous rocks. The third area occurs south of the Piedmont adjacent to the Appalachians on Paleozoic rocks, and the fourth is in the Central United States Lowlands, also on Paleozoic rocks. Apparently, the species that integrate these four components have undergone peripheral isolation because they are the species with the narrowest geographic range and show marked ecological differentiation when compared to other taxa. Three of these four components are characterized by a single species: *Q. buckleyi* (northwestern Texas), *Q. georgiana* (Piedmont) and *Q. ellipsoidalis* (Central Lowlands). A fourth component (northern Florida) contains two non-homopatric species (*Q. inopina* and *Q. myrtifolia*). This last evidence provides support for divergence by peripheral isolation.

The long branches of the NJ analysis performed using all species are practically identical to those from the NJ analysis made with only those species with restricted distribution. We can conclude that the branch length increases when more species with restricted distributions are considered. The NJ trees were constructed using a minimum evolution assumption and allowed the identification of a few clusters with close relationships (e.g. Mesoamerica – Sierra de Talamanca, or Sierra Plegada – Mesetas Coahuilenses and Basins and Ranges of Chihuahua). This cannot be interpreted under a dichotomous and hierarchical evolutionary criterion. The results obtained with PAE are similar to those of the NJ when the most restricted distribution species are analyzed: small clades supported by synapomorphies but immersed in a multiple polytomy.

Lynch (1989) and Green *et al.* (2002) suggested that the peripheral isolates mechanism of speciation is common in those species that show limited geographic overlap with other species and have unique and unshared distributions. There are only six species (*Q. cualensis*, *Q. tuitensis*, *Q. tardifolia*, *Q. hirtifolia*, *Q. robusta*, *Q. hintonii*) whose geographic and environmental restriction suggests that they could have diverged through peripheral isolation. The environmental width of most of the species with restricted distribution is similar to other species with wider distributions in Mexico and Central America, supporting the idea that the main mechanism of speciation in red oaks is vicariance prompted by geographic isolation.

### **Widespread species, reticularity and evolutionary stability**

Larger geographic inclusion relationships were obtained when the widespread species were used, but these network analyses between the matrices present contradictory relationships.

Because of this, it could be hypothesized that the reticularity between components increases in analyses of widespread species. The incongruent relationships among all the analyses mainly involve the six areas summarized in Table 1.

The areas in North America that have experienced reticular events are associated with the tectonic boundaries of the main physiographic systems. The reticularity of these areas has been promoted by the range expansion of species caused by climatic fluctuations such as the Pleistocene cooling (Torres-Miranda *et al.*, 2013b). The strongest reticular events are found in the Appalachian systems and the river systems of the Mississippi in the eastern United States, while in the Mexican and Central American mountains they are found in the southern Sierra Madre Oriental, the western Transmexican Volcanic Belt, the Maya Block (Sierra Madre de Chiapas - Guatemala + Chiapas Highlands), the northern and southern Sierra Plegada, the Oaxacan sector of the Sierra Madre del Sur, the northern Sierra Madre Occidental and the eastern Sierra Madre del Sur (see Fig. 3).

The betweenness and the long branches did not show the same results when the species with restricted distribution were considered, because the long branches are sensitive to the presence of species with restricted distributions and the betweenness analysis is affected by the presence of widespread species. On the contrary, the betweenness and the long branches analyses showed the same results when using widespread species. The NJ analysis only recognized reticularity patterns when using widespread species, contrary to the initial approach made by Torres-Miranda *et al.* (2013a). The NJ branches are sensitive to changes in the biotic composition of the areas; the branches with heterogeneous compositions do not allow a dichotomous interpretation of their topologies and this is also true for the trees obtained with PAE.

In most cases, the relationships identified between network analysis and NJ is not contradictory and could be complementary. Despite the low resolution of the cladograms obtained through parsimony analyses, there are no important contradictions between the results obtained with networks and NJ. In all the cases, the support for the clades obtained with PAE was noticeably improved when we eliminated the areas with high betweenness values, although the clades still showed consistently low resolution. When we ran PAE using species with restricted distribution, most of the identified clades were supported by at least by one synapomorphy, while in the PAEs using widespread species, the clades were seldom supported by synapomorphies and often resulted in large polytomies. We can conclude that PAE is efficient in cases where patterns linked to vicariance are analyzed, while in cases associated with dispersal, PAE analyses are less efficient. Furthermore, it is obvious that the analyses based on parsimony are suboptimal when they are associated with reticularity and pulse evolution.

The pulse evolution hypothesis is similar to the panbiogeography of Croizat (1958), in which the phases of mobilism (dispersal) result in reticular events among biotas originally differentiated by vicariance events. An example of an area where pulse evolution has dominated occurs in the southern Sierra Madre Oriental, an entity defined by allopatric species with restricted distributions. At the same time, it is considered as a zone with the major reticulate process (higher betweenness) due to occurrence of several widespread species. The expansion or retraction of the distributions can be explained mainly by Pleistocene climatic fluctuations, which could also be important for the pulse evolution of biotas.



There is often a strong correlation between panbiogeographic nodes and Pleistocene refugia (Contreras-Medina *et al.*, 2001). The rapid evolution of the species (by vicariance in phases of immobilism) is associated with recent geological events. This is easily identified when species with restricted distribution are analyzed, while a low divergence process is present in widespread species favored by climatic fluctuations, increasing the reticular events of the areas (dispersal/mobility phase). This interpretation would be in accord with the assumptions proposed by Erwin (1979, 1981), Halas *et al.* (2005), Wojcicki & Brooks (2005) and Brooks & Van Veller (2008).

### **Genetic and phylogeographic signals of reticularity**

Many of the areas identified here as zones of high reticularity (and high betweenness value in networks) correspond with areas identified in other studies as hybridization zones, for example:

1) The area known as the Sierra Tarahumara in the northern Sierra Madre Occidental,, where Peñaloza-Ramírez *et al.* (2010) identified a complex hybridization mosaic involving three red oak species (*Q. hypoleucoides*, *Q. scytophylla* and *Q. sideroxyla*).

2) Six of the seven areas occupied by the hybridization mosaic *Q. crassifolia* x *Q. crassipes* are located in the reticularity zones associated with the Sierra Madre Oriental and the eastern Transmexican Volcanic Belt (Tóvar-Sánchez & Oyama, 2004).

- 3) The main area of the hybrid complex involving *Q. affinis* x *Q. laurina* in the southern Sierra Madre Oriental and the Oaxacan sector of the Sierra Madre del Sur (González-Rodríguez *et al.*, 2005).
- 4) A hybridization zone between two distantly related species, *Q. conzattii* x *Q. eduardii*, located at the southern part of the Sierra Madre Occidental (Bacon and Spellenberg, 1996), was identified in this analysis as a high reticularity area.
- 5) The areas of *Q. tarahumara* and *Q. radiata*, located in the northern and southern Sierra Madre Occidental, respectively. McCauley *et al.* (2001) proposed a recent speciation of these species, and in this study we propose might related to the Oligocene-Miocene volcanism in this region.
- 6) There genetic differentiation between populations of *Q. rubra* that occurred in the Appalachians systems and those located northward of this, although the gap is remarkably low (Magni *et al.* (2005). In our study we also identified both components, but we should expect a high genetic divergence of those populations inhabiting the Appalachians due to their high reticularity, although in this area are located exclusive haplotypes. The low genetic divergence can be explained if its populations remained in close contact throughout the Pleistocene, inhabiting a relatively large area without major geographical discontinuities.

On the other hand, Peñaloza-Ramírez (2011) identified five main barriers defining genetic breaks in the widespread *Q. castanea*. The barriers separated the populations of the western Transmexican Volcanic Belt, the southern Sierra Madre Occidental, the Meseta

Central, and the Oaxacan sector of the Sierra Madre del Sur from the other populations. We also identified these networks when analyzed species with restricted distribution.

The network and iterative NJ analyses carried out using restriction criteria or geographic width suggest possible speciation mechanisms for red oaks. These hypotheses can be tested with interspecific phylogenetic studies of widespread species and intraspecific phylogeographic studies of localized species. If a close relationship is found between results of network and NJ analyses and the results of phylogenetic studies, the panbiogeographic approach could no longer be regarded as purely descriptive and subjective, as Cracraft (1975), McDowall (1978), Patterson (1981), Seberg (1986) and Briggs (2007) argued; it would rather become an approach with statistical validity, as demonstrated by Torres-Miranda *et al.* (2013b). A scheme of analysis is proposed based in the pulse evolution of areas, highlighting the importance of dispersal and vicariance when analyzing separately restricted and widespread species. With these analyses we should draw a possible scenario of the speciation processes of red oaks.

## **Acknowledgments**

J. Ramírez-Martínez helped us build the database. Support from projects DGAPA-PAPIIT (UNAM) IN221711-3, and SEMARNAT-CONACYT 2004-311, 2004-C01-97 and 2006-23728 is appreciated. The first author was supported by CONACYT fellowship 216036 and by the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

## **References**

- Bacon, J.R. & Spellenberg, R. 1996. Hybridization in two distantly related Mexican black oaks *Q. conzattii* and *Q. eduardii* (Fagaceae: *Quercus*: Section *Lobatae*). *Sida* **17**: 17-41.
- Batagelj, V. & Mrvar, A. 1999. *Pajek, program for large network analysis, version 1.24*. Published by the authors, University of Ljubljana, Slovenia. Available from: <http://vlado.fmf.uni-lj.si/pub/networks/pajek/>
- Bouchard P. & Brooks D.R. 2004. Effect of vagility potential on dispersal and speciation in rainforest insects. *J. Evol. Biol.* **17**: 994-1006.
- Briggs, J.C. 2007. Panbiogeography: its origin, metamorphosis and decline. *Russ. J. Mar. Biol.* **33**: 273-277.
- Brooks, D.R. & McLennan, D.A. 2001. A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography. *J. Biogeogr.* **28**: 757–767.
- Brooks, D.R. & Van Veller, M.G.P. 2008. Assumption 0 analysis: comparative phylogenetic studies in the age of complexity. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **95**: 201-223.
- Brooks, D.R., VanVeller, M.G.P. & McLennan, D.A. 2001. How to do BPA, really. *J. Biogeogr.* **28**: 343–358.
- Contreras-Medina, R., Luna-Vega, I. & Morrone J.J. 2001. Biogeographic methods identify gymnosperm biodiversity hotspots. *Naturwissenschaften* **88**: 427-430.
- Cracraft, J. 1975. Historical biogeography and Earth history: perspectives for a future synthesis. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **62**: 227-250.
- Craw, R.C., Grehan, J.R. & Heads, M.J. 1999. *Panbiogeography: tracking the history of life*. Oxford University Press, New York.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Published by the author, Caracas.

- Croizat, L., Nelson, G. & Platnick, D.E. 1974. Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.* **23**: 265-287.
- dos Santos, D.A., Fernández, H.R., Cuezco, M.G. & Domínguez, E. 2008. Sympatry inference and network analysis in biogeography. *Syst. Biol.* **57**: 432-448.
- dos Santos, D. A., Cuezco, M. G., Reynaga, M. C., & Domínguez, E. 2012. Towards a dynamic analysis of weighted networks in biogeography. *Syst. Biol.* **61**: 240-252.
- Erwin, T.L. 1979. Thoughts on the evolutionary history of ground beetles: hypotheses generated from comparative faunal analyses of lowland forest sites in temperate and tropical regions. In: *Carabid beetles – their evolution, natural history, and classification* (T.L. Erwin, G.E. Ball & D.R. Whitehead, eds), pp. 539–592. W. Junk, The Hague.
- Erwin, T.L. 1981. Taxon pulses, vicariance, and dispersal: an evolutionary synthesis illustrated by carabid beetles. In: *Vicariance biogeography – a critique* (G. Nelson & D.E. Rosen, eds), pp. 159–196. Columbia University Press, New York.
- ESRI. 1999. *ArcView GIS, version 3.2*. Environmental Systems Research Institute Inc., Redlands.
- Fattorini, S. 2008. Hovenkamp's ostracized vicariance analysis: testing new methods of historical biogeography. *Cladistics* **24**: 611-622.
- Ferrari, L., Valencia-Moreno, M. & Bryan, S. 2005. Magmatismo y tectónica en la Sierra Madre Occidental y su relación con la evolución de la margen occidental de Norteamérica. *Bol. Soc. Geol. Mex.* **57**: 343-378.
- Ferrusquía-Villafranca I, González-Guzmán LI, Cartron JE. 2005. Northern Mexico's landscape, part I: the physical setting and constraints on modeling biotic evolution.

- In: *Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern Mexico* (J.E. Cartron, G. Ceballos & R.S. Felger, eds), pp. 11-38. Oxford University Press, New York.
- Ferrusquía-Villafranca I, & González-Guzmán LI. 2005. Northern Mexico's landscape, part II: the biotic setting across time. In: *Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern Mexico* (J.E. Cartron, G. Ceballos & R.S. Felger, eds), pp. 39-51. Oxford University Press, New York.
- Freeman, L.C. 1977. A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry* **40**: 35-41.
- Freeman, L.C. 1979. Centrality in social networks: conceptual clarification. *Soc. Networks* **1**:215-239.
- González-Rodríguez, A., Bain, J.F., Golden, J.L. & Oyama, K. 2005. Chloroplast DNA variation in the *Quercus affinis-Q. laurina* complex in Mexico: geographical structure and associations with nuclear and morphological variation. *Mol. Ecol.* **13**: 4085-4093.
- Green, M.D., Van Veller, M.G.P. & Brooks, D.R. 2002. Assessing modes in speciation: range asymmetry and biogeographical congruence. *Cladistics* **18**: 112-124.
- Halas, D., Zamparo, D. & Brooks, D.R. 2005. A historical biogeographical protocol for studying biotic diversification by taxon pulses. *J. Biogeogr.* **32**: 249-260.
- Heads, M. 2004. What is a node? *J. Biogeogr.* **31**: 1883-1891.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* **25**: 1965-1978.
- Hovenkamp, P. 1997. Vicariance events, not areas, should be used in biogeographical analysis. *Cladistics* **13**: 67-79.

- Lynch, J.D. 1989. The gauge of speciation: on the frequency and modes of speciation. In: *Speciation and its consequences* (D. Otte & J.A. Endler, eds), pp. 527-553. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Mann, P., Rogers, R.D. & Gahagan, L. 2007. Overview of plate tectonic history and its unresolved tectonic problems. *Central America: geology, resources, and hazards* (J. Bundschuh and G. Alvarado, eds), pp. 205-241. Taylor and Francis, London.
- Magni, C.R., Ducouso, A., Caron, H., Petit, R.J. & Kremer, A. 2005. Chloroplast DNA variation of *Quercus rubra* L. in North America and comparison with other Fagaceae. *Mol. Ecol.* **14**: 513-524.
- McCauley, R.A., Cortés-Palomec, A.C. & Oyama, K. 2011. Genetic structure and speciation in a lineage of Mexican red oaks: a phylogeographic study of *Quercus* section *Lobatae* subsection *Racemiflorae*. In: XVIII International Botanical Congress Memoirs, Melbourne, Australia, July 2011.
- McDowall, R.M. 1978. Generalized tracks and dispersal in biogeography. *Syst. Zool.* **27**: 88-104.
- McLennan, D.A. & Brooks, D.R. 2002. Complex histories of speciation and dispersal: an example using some Australian birds. *J. Biogeogr.* **29**: 1055–1066.
- Morán-Zenteno, D. J., Cerca, M. & Keppie, J. D. (2005) La evolución tectónica y magmática cenozoica del suroeste de México: avances y problemas de interpretación. *Bol. Soc. Geol. Mex.* **57**: 319-341.
- Morrone, J.J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.* **43**:438-441.
- Morrone, J.J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Rev. Bras. Entomol.* **48**: 149-162.

- Muhs, D.R., Wehmiller, J.F., Simmons, K.R. & York, L.L. 2003. Quaternary sea-level history of the United States. In: *The Quaternary period in the United States. Developments in Quaternary Science Series*, vol. 1 (A.R. Gillespie, S.C. Porter & B.F. Atwater, eds), pp 147-183.
- Nixon, K.C. 1993. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Ann. Sci. Forest.* **50 (suppl. 1)**: 25-34.
- Nixon, K.C. 2002. *WinClada, version 1.00.08*. Ithaca, NY: Published by the author.
- Nixon, K.C. 2006. Global and Neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. In: *Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests. Ecological Studies vol. 185* (M. Kappelle, ed), pp 3-13. Springer, Berlin.
- Nooy, W. de, Mrvar, A., & Batagelj, V. 2005. *Exploratory social network analysis with Pajek*. Cambridge University Press, New York.
- Page, R. 1987. Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography. *Syst. Zool.* **36**: 1-17.
- Patterson, C. 1981. Methods of paleobiogeography. In: *Vicariance biogeography: a critique* (G. Nelson & D. E. Rosen, eds), pp. 446-489. Columbia University Press, New York.
- Peñaloza-Ramírez, JM. 2011. *Filogeografía e hibridación en cuatro especies del género Quercus (Fagaceae) en México*. Ph. D. thesis. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- Peñaloza-Ramírez, J.M., González-Rodríguez, A., Mendoza-Cuenca, L., Caron, H., Kremer, A. & K. Oyama. 2010. Interspecific gene flow in a multispecies oak hybrid zone in the Sierra Tarahumara of Mexico. *Ann. Bot.* **105**: 389-399.



- Rapoport, E.H. 1975. *Areografía: estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, DF, México.
- Rojas-Parra, C. 2007. Una herramienta automatizada para realizar análisis panbiogeográficos. *Biogeografía* **1**: 31-33.
- Ronquist, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Syst. Biol.* **46**: 195-203.
- Ronquist, F. 1998. Three-dimensional cost-matrix optimization and maximum cospeciation. *Cladistics* **14**:167-172.
- Rosas-Elguera, J., Ferrari, L., Garduño-Monroy, V.H. & Urrutia-Fucuguachi, J. 1996. Continental boundaries of the Jalisco block and their influence in the Pliocene-Quaternary kinematics of western Mexico. *Geology* **24**: 921-924.
- Seberg, O. 1986. A critique of the theory and methods of panbiogeography. *Syst. Zool.* **35**: 369-380.
- Spironello, M. & Brooks, D.R. 2003. Dispersal and diversification in the evolution of *Inseliellium*, an archipelagic dipteran group. *J. Biogeogr.* **30**: 1563-1573.
- Torres-Miranda, A., Luna-Vega, I. & Oyama, K. 2011. Conservation biogeography in red oaks (*Quercus*, section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *Am. J. Bot.* **98**: 290-305.
- Torres-Miranda, A., Luna-Vega, I. & Oyama, K. 2013a. New approaches to the biogeography and areas of endemism of red oaks (*Quercus* L., Section *Lobatae*). *Syst. Biol.* **62**: 555-573.
- Torres-Miranda, A., Luna-Vega, I., Oyama, K. & Heads, M. 2013b. Tectonic and climatic complexity, and evolution in American red oaks (*Quercus* section *Lobatae*,

- Fagaceae): a biogeographic study using network analysis. *Bot. J. Linn. Soc.*, in press.
- Tovar-Sánchez, E. & Oyama, K. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in Mexico: morphological and molecular evidence. *Am. J. Bot.* **91**: 1352-1363.
- Van Veller, M.G.P. & Brooks, D.R. 2001. When simplicity is not parsimonious: a priori and a posteriori methods in historical biogeography. *J. Biogeogr.* **28**: 1–11.
- Van Veller, M.G.P., Brooks, D.R., & Zandee, M. 2003. Cladistic and phylogenetic biogeography: the art and the science of discovery. *J. Biogeogr.* **30**: 319–329.
- Vigil, J.F., Pike, R.J. & Howell, D.G. 2000. *A tapestry of time and terrain*. U. S. Geological Survey Miscellaneous Investigations Series Map I 2720.
- Wojcicki, M. & Brooks, D.R. 2005. PACT: an efficient and powerful algorithm for generating area cladograms. *J. Biogeogr.* **32**: 755-774.

## Tables

Table 1. Main relationships of the areas with the greater incongruence among all the analyses.

Areas considered with inconsistent relationships	Relationships found with restricted species	Relationships found with widespread species
Cordillera de Talamanca	Mesoamerican component (Maya Block and Chortis Block)	A different entity from the rest
Maya Block (Sierra Madre de Chiapas-Guatemala and Chiapas Highlands)	Chortis Block (extending from Guatemala and reaching Nicaragua) and Sierra Madre del Sur (Oaxaca)	High reticularity (betweenness) between the Mexican mountains and the Mesoamerican components
Sierra Plegada	Meseta Coahuilense	Southern part of the Sierra Madre Oriental

Jalisco Block	Southern part of the Sierra Madre Occidental and Meseta Central	Sierra Madre del Sur
Eastern part of the Transmexican Volcanic Belt	High reticularity (betweenness) between the Sierra Madre Oriental and the rest of Transmexican Volcanic Belt	Transmexican Volcanic Belt and Sierra Madre del Sur
Appalachian mountain systems	With New England to the north and Atlantic Coastal Plain to the south	Highest reticularity (betweenness) in the eastern part of the United States

## Figure Legends

Figure 1. Delimitation of vertex zones in (a) the montane systems and (b) the lowlands of the United States: 1) all minimum spanning trees (MST) superimposed, (2) MST clipped through propinquity circles; 3) vertex zones delimited in areas in which at least two portions of MST are occurred.

Figure 2. Network topologies obtained with 1) all the species, 2) restricted distribution species (two examples) and 3) widespread species (two examples). The size of the circles represent: a - aggregate constraints values; b - betweenness values.

Figure 3. Areas identified: a) with high betweenness values in the network analysis; b) long branches in the NJ analysis.

Figure 4. Trees obtained with NJ: a) with all the species, b) with restricted distribution species (two examples) and c) with widespread species (two examples).

Figure 5. Strict consensus cladograms (s), majority consensus cladograms (m) and support statistics: a) considering the areas with high betweenness; b) without considering the areas with high betweenness.

Figure 6. Climatic tolerance ranges of the species including six environmental variables (i-vi) considering the distributional width defined in four categories: species present in almost 10 areas; species present in almost 20 areas; species present in almost 30 areas; and species in more than 30 areas. Variables are: (i) annual mean temperature, (ii) temperature seasonality, (iii) mean temperature of the warmest quarter, (iv) mean temperature of coldest quarter, (v) mean precipitation of wettest quarter, and (vi) mean precipitation of driest quarter. Species from California (C), Mexico and Central America (MA) and eastern United States (EU).

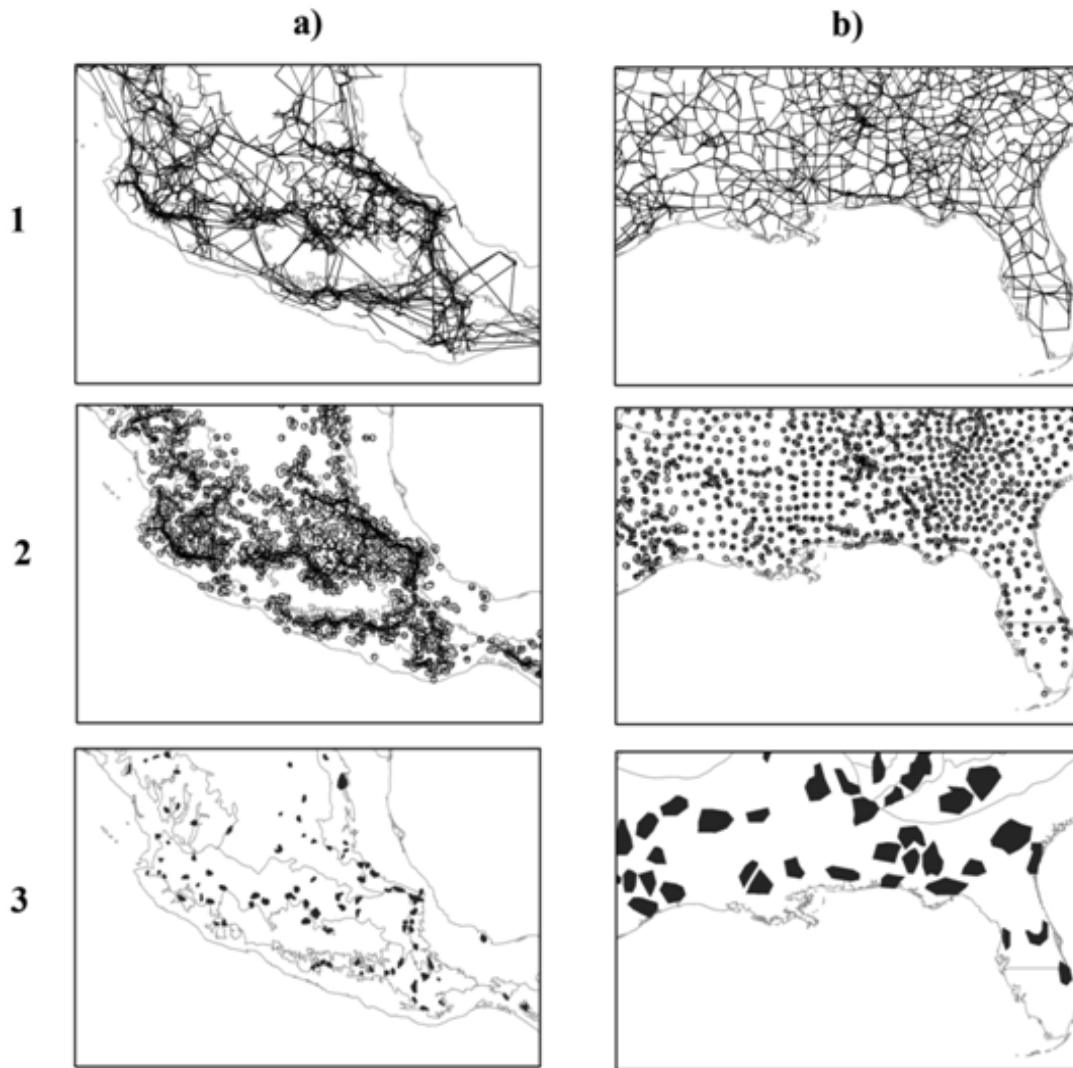


Figure 1

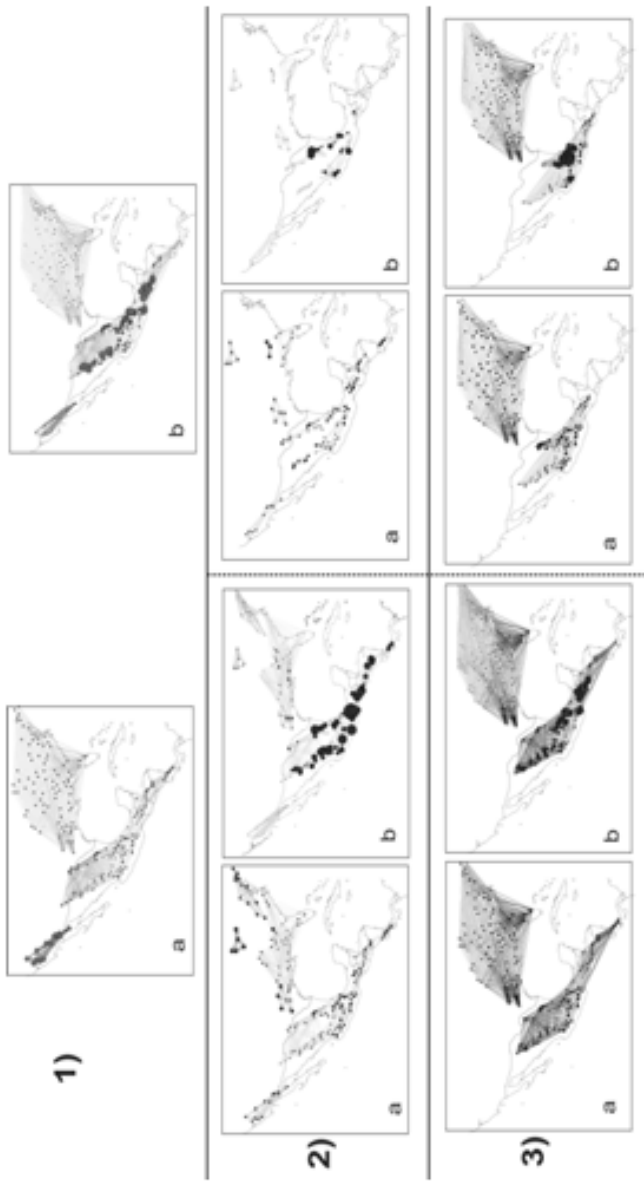


Figure 2

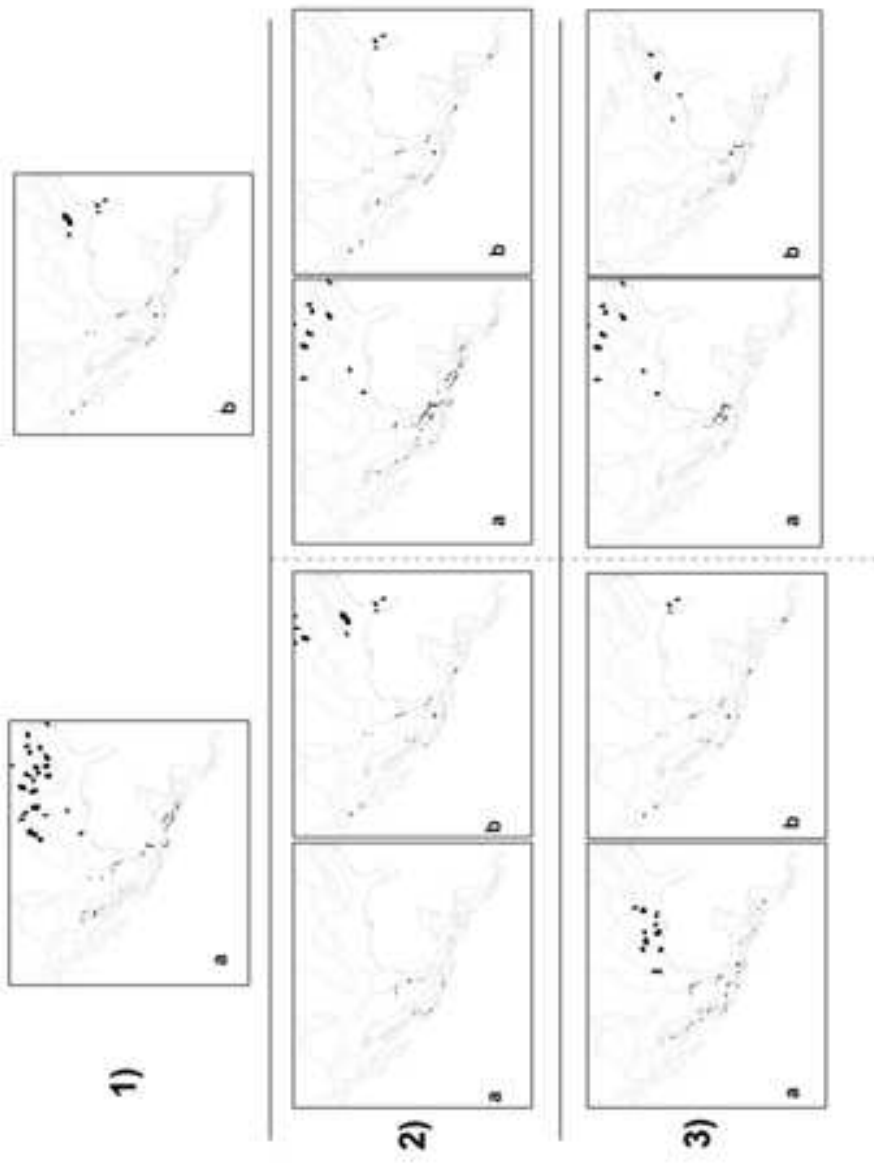


Figure 3

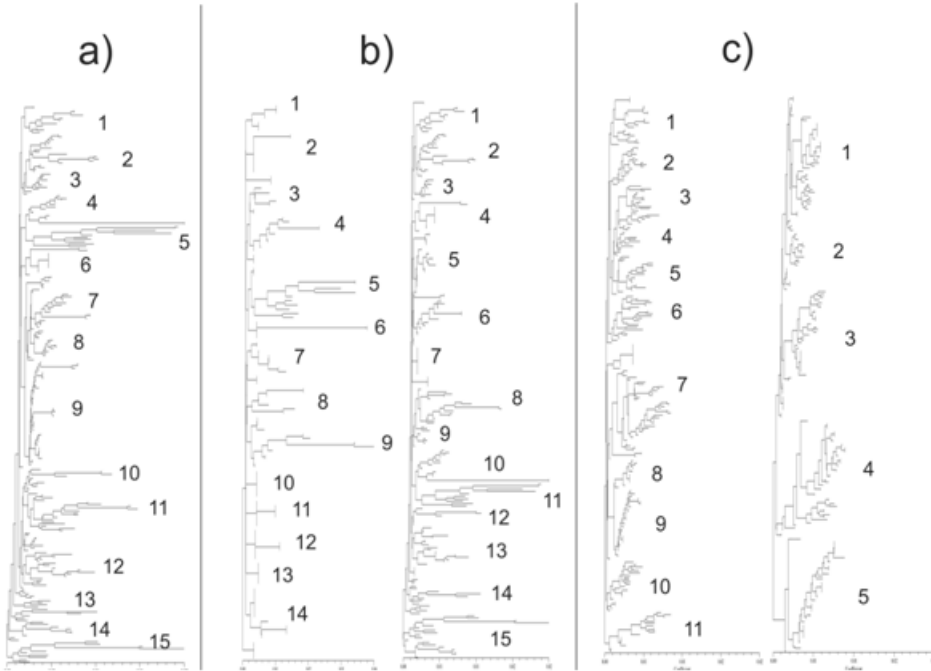


Figure 4

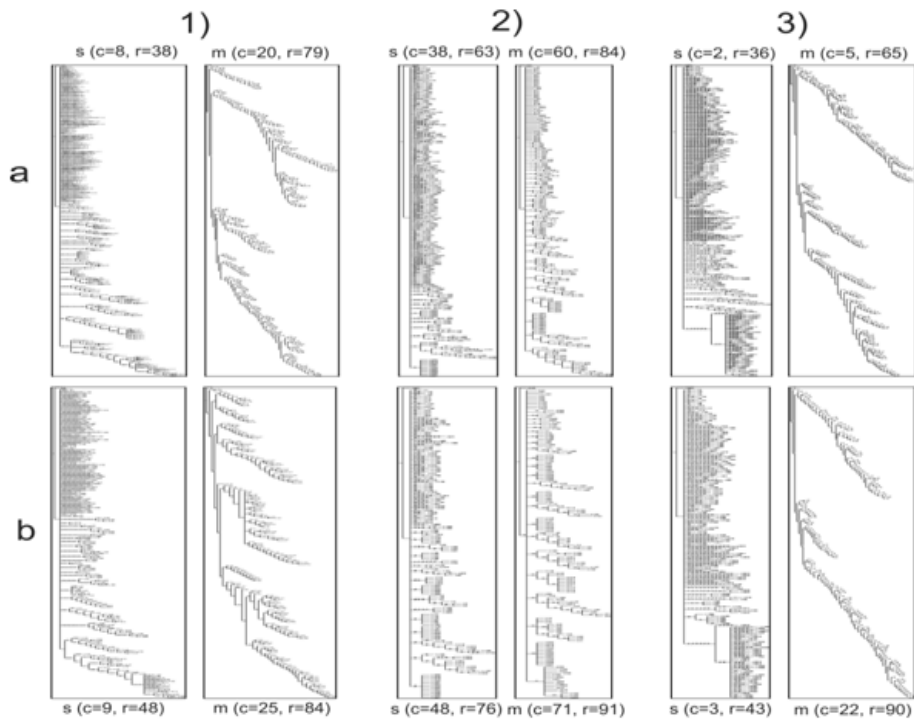


Figure 5



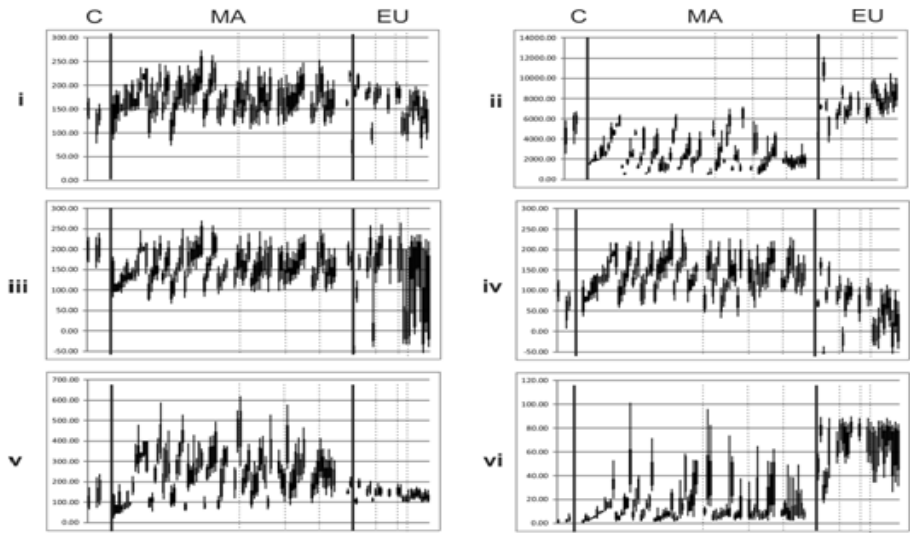


Figure 6

## **CAPÍTULO IV**

### **Identificando redes de ensamble macroecológico basadas en la teoría de nicho ecológico**

A. Torres-Miranda, K. Oyama & I. Luna-Vega. 2013.

## **Identificando redes de ensamble macroecológico basadas en la teoría de nicho ecológico**

Andrés Torres-Miranda<sup>\*1</sup>, Ken Oyama<sup>1,2</sup>, Isolda Luna-Vega<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro, 8701. Colonia Ex-Hacienda de San José de la Huerta. C. P. 58190, Morelia, Michoacán, México.

<sup>2</sup>Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES). Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro, 8701. Colonia Ex-Hacienda de San José de la Huerta. C. P. 58190, Morelia, Michoacán, México.

<sup>3</sup>Laboratorio de Biogeografía y Sistemática. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Departamento de Biología Evolutiva. Apartado Postal 70-399. Ciudad Universitaria. C. P. 04510. D.F., México.

\*Correo electrónico de autor de correspondencia: catomi@gmail.com

TITULO CORTO: NETWORKS OF MACROECOLOGICAL ASSEMBLAGES

### **Palabras clave**

Redes, ensambles, Macroecología, superposición, nicho ecológico, diversificación.

## INTRODUCCIÓN

La caracterización del nicho ecológico de una especie se basa en las condiciones ambientales que definen su presencia en el ambiente. Ésta noción retoma el concepto original planteado por Grinnell (1917) y denominado por Hutchinson (1957) como nicho fundamental. Sin embargo, el concepto también involucra la posición de una especie en un ecosistema, en otras palabras al conjunto de sus relaciones inter e intra específicas (Elton, 1927), también denominado como nicho realizado (Hutchinson, 1957).

La teoría de nicho es ampliamente utilizada en Ecología y ha adquirido gran importancia en estudios evolutivos recientes (Schulter, 2000; Nosil y Sandoval, 2008). Existen dos planteamientos evolutivos que contrastan entre sí: el primero de ellos asume que el nicho entre especies filogenéticamente cercanas es similar, a lo que se denomina como conservadurismo del nicho (Peterson et al., 1999; Webb et al., 2002); sin embargo, el segundo plantea que éstas especies pueden tener nichos diferentes (Ackerly et al., 2006). Parte de la discusión gira en torno a la amplitud del nicho a diferentes escalas (Ricklefs, 2010). En escalas grandes, los linajes logran ocupar amplias envolturas climáticas, lo que origina una superposición entre un amplio conjunto de especies. Sin embargo, en escalas locales las diferencias en el microhabitat o en el uso diferencial de recursos entre ellas determinan su exclusión ambiental (Ackerly et al., 2006; Ricklefs, 2010).

La idea de la especiación ecológica asume que la divergencia del nicho debe promover la diferenciación de los organismos y se basa, principalmente, en la selección divergente (Rundle y Nosil, 2005; Schluter, 2009). De modo que, la evolución rápida de un linaje es favorecida por la adaptación de las especies a diferentes nichos ecológicos (Schluter, 2000, Kassen et al., 2004). Se ha documentado que la variación ambiental afecta

la disponibilidad de recursos, lo cual promueve la aparición de nuevos caracteres que conducen a radiaciones adaptativas (Schluter, 2000; Ackerman y Doebelli, 2004, Diniz-Filho et al., 2010). Hendry et al. (2007) han estimado que la especiación ecológica es rápida y que involucra solo unos miles de años, ya que ha sido identificada en radiaciones adaptativas recientes (Rundell y Price, 2009).

A partir de estudios de variación fenotípica y de nicho ecológico, Gavrilets y Losos (2009) identifican tres procesos de divergencia que promueven la especiación: a) la morfológica rápida, que aparece antes de la radiación adaptativa y con el tiempo decrece con pocos cambios fenotípicos; b) la que se da inicialmente en el macrohabitat y después en los microhabitats, y c) la que es favorecida en taxones con áreas de distribución geográfica amplia. Nosil y Sandoval (2008) mencionan que diferentes grados de diferenciación ambiental pueden llevar a estados arbitrarios de divergencia evolutiva y que ésta promueve polimorfismos, cambios en la estructura de la población, formación de ecotipos y razas.

En cuanto a los problemas taxonómicos, Wiens y Graham (2005) mencionan que los problemas para reconocer a taxones filogenéticamente cercanos podrían solucionarse si se atiende a la dinámica de los nichos. Posiblemente, poblaciones con estatus taxonómico incierto que tengan nichos climáticos excluyentes pertenecerían a especies diferentes dado que la exclusión climática puede promover la aparición de novedades evolutivas que promueven la especiación ecológica aún cuando el flujo génico entre ellos no se vea interrumpido. En definitiva, la adaptación repercutiría en la variación fenotípica y divergencia de las poblaciones. Graham et al. (2004) encontraron en anfibios que las especies hermanas muestran diferenciación de nichos a lo largo de gradientes de humedad y estacionalidad ambiental. Esto también ha sido reportado también en aves (Rice et al., 2003) y encinos (Cavender-Bares et al., 2004, 2006).

Los linajes conforman asociaciones espaciales características (ensambles) en respuesta a cambios ambientales; éstos son producidas por procesos geológicos y climáticos a través del tiempo (Brown y Maurer, 1989) y resultan en fases sucesivas de homogeneización biótica (Baiser et al., 2012). Determinar las causas que definen la conformación de los ensambles a grandes escalas taxonómicas y espaciales constituyen el objeto de estudio de la Macroecología (Maurer, 2000). La amplitud en la tolerancia climática de las especies puede generar diversificación de linajes en una variedad de taxones, por lo cual la cuantificación de la diferenciación o similitud de los nichos ha cobrado gran importancia para entender sus procesos de divergencia (Losos et al., 2003; Broennimann et al., 2011). Wiens y Graham (2005) mencionan que la diferenciación fenotípica está asociada a los patrones de riqueza y ensamble de grupos y que éstos tienden a mantener las características ambientales ancestrales. El solapamiento del nicho ecológico es básico para entender las reglas de ensamble de comunidades así como la coexistencia de especies (Mouillot et al., 2005; Geange et al., 2011).

Las evidencias sugieren que las interacciones ecológicas repercuten en el ensamble de las comunidades (Jabot y Bascompte, 2012). Las redes de interacción biótica permiten reconocer vínculos cercanos entre especies y proporcionan auténticas aproximaciones para entender el ensamblaje de sus comunidades. Dos Santos et al. (2012) y Torres-Miranda et al. (2013) han trasladado los fundamentos de las redes al campo de la biogeografía histórica y han identificado relaciones históricas estrechas al medir el flujo de información y la centralidad de las redes. Las redes ecológicas proporcionan una herramienta eficaz en el estudio de las interacciones interespecíficas complejas (Bascompte y Jordano, 2007) por lo que su integración a la estructura biogeográfica puede representar un avance ante los retos actuales de la Macroecología.

En este trabajo presentamos un método que retoma las nociones de centralidad y flujo de información en las redes para proponer un esquema de identificación de ensamblajes macroecológicos. Para ello, nosotros utilizamos métodos de ordenación para explicar la variación climática con el menor número de ejes, así como para cuantificar la superposición de nichos ecológicos grinellianos entre 105 especies que integran a la sección *Lobatae* (encinos rojos) en América del Norte.

Para estudiar los ensamblajes seguimos la propuesta de Geange et al. (2011) y consideramos el efecto de la amplitud geográfica de las especies. Esto se hizo a través de la superposición del nicho gama, beta y alfa de especies de encinos rojos. Además, proponemos una red de ensamblaje que se acerque al planteamiento de los nichos eltonianos, para lo cual realizamos análisis iterativos que consideran especies de 100 géneros arbóreos asociados a los tipos de vegetación donde se desarrollan los robles de esta investigación. Los objetivos principales de este estudio fueron: (a) plantear una hipótesis de diversificación de especies de la sección *Lobatae*, apoyándonos en datos de divergencia ambiental y del ensamblaje de sus comunidades; (b) ahondar en el efecto que tendría ésta sobre los patrones de riqueza a nivel global; y (c) proponer la divergencia ambiental como un criterio para reconocer la separación entre especies de encinos con problemas taxonómicos.

## **MÉTODOS**

### **Ordenación ambiental y amplitud del nicho**

Para este estudio, fue compilada una base de datos que incluyen 16028 localidades (sin duplicados) de 105 especies de la sección *Lobatae* del género *Quercus*, exclusivas de

América del Norte, incluyendo los datos de *Q. humboldtii*, presente en el norte de los Andes. Los datos de distribución se obtuvieron de revisiones de ejemplares de herbario (consultar Torres-Miranda et al., 2011), de registros electrónicos adicionales del GBIF ([www.gbif.org](http://www.gbif.org)) y del Consortium of California Herbaria ([ucjeps.berkeley.edu/consortium/](http://ucjeps.berkeley.edu/consortium/)). Aquí consideramos a *Quercus hondurensis* como sinónimo de *Q. sapoteifolia*, y *Q. acatenangensis* de *Q. ocoteifolia*. Además, incluimos los registros de *Q. delgadoana* (Valencia et al., 2011), descrita recientemente. Los puntos de colecta de cada especie fueron visualizados y manipulados mediante el Sistema de Información Geográfica (SIG) ArcView ver. 3.2 (ESRI, 1999).

Al mismo tiempo, se elaboró una segunda base de datos con los registros electrónicos del GBIF de 100 géneros de flora templada (principalmente arbórea), que se han asociado históricamente a los tipos de vegetación en donde se desarrollan éstas especies. Mediante el uso del SIG, elegimos a los registros de los géneros asociados, los cuales se encontraban en un radio no mayor a un km de distancia de cada una de las 105 especies de encinos rojos, a fin de homogenizar sesgos en la colecta y en la depuración de registros de éstos géneros. Así, la base final de flora templada estuvo conformada por 168390 registros puntuales de 1440 especies ( la cual incluye las 105 de encinos rojos).

Como parte del trabajo, también se intersecaron todas las localidades de colecta de las especies con las 19 variables de Global Climatic Data (Hijmans et al., 2000; <http://www.worldclim.org>) para conseguir una matriz ambiental, con la que se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) inicial mediante el paquete MASS del software R. Con los resultados obtenidos, establecimos los factores climáticos que tenían valores altos de correlación las cuales fueron eliminadas para alcanzar un PCA sin redundancia climática con solo siete variables (rango de temperatura diurna, estacionalidad



de la temperatura, temperatura promedio en la estación seca, temperatura promedio en la estación fría, precipitación promedio anual, estacionalidad de la precipitación, precipitación promedio en la estación seca). De manera adicional, se extrajeron los datos altitudinales que estaban asociados a cada punto de colecta mediante un modelo digital de elevación.

Las coordenadas de los dos primeros componentes principales se utilizaron para trasladar los resultados de la ordenación de los datos al SIG ArcGIS 9.2 (ESRI, 2005). En él analizamos, mediante estadística espacial, la amplitud del nicho de las 105 especies de *Lobatae* y obtuvimos una elipse que uno los puntos de cada especie en el espacio de ordenación mediante la desviación estándar de separación entre cada punto definido por las coordenadas del PCA. La elipse representa la dispersión y la tendencia direccional de las localidades de cada especie en el espacio de ordenación. Con estas, determinamos el área de cada una de las 104 especies. Éste espacio fue considerado como la amplitud del nicho. Posteriormente, identificamos si la distribución de cada linaje en los ejes de ordenación era azarosa o si presentaba patrones de agregación. Si identificábamos agregación, trazamos grupos (*clusters*) climáticos con los registros que conformaban un conjunto de puntos agregados utilizando el principio de vecino más cercano.

### **Sobrelape de nichos ecológicos**

El sobrelape del nicho ecológico entre las especies lo calculamos considerando dos aspectos. En el primero de ellos nos basamos en la reducción de la variación climática en el menor número de ejes, porque esto permite una comparación directa de las relaciones climáticas entre las especies en un espacio de ordenación (Broenniman et al., 2011). En el segundo, empleamos la propuesta de Mouillot et al. (2005) y Geange et al. (2011) sobre el uso de las estimaciones de densidad de kernel ( $NO_K$ ) para datos continuos, ya que esta

función puede trabajar con cualquier tipo de datos aun sin cumplir los supuestos de normalidad (Mouillot et al., 2005). En este caso, las densidades de kernel fueron calculadas en función de la distribución multiespacial de los organismos en los dos primeros componentes principales del espacio de ordenación.

Éstas densidades no presentan el problema de la sobreestimación que se obtiene cuando se intersecan las curvas de tolerancia climática de dos especies bajo el supuesto de normalidad (Mouillot et al., 2005) o al utilizar modelos de predicción de especies.

Probamos la similitud o disimilitud del nicho mediante un análisis que utiliza modelos nulos y sus pruebas de permutación asociadas, con lo que pudimos determinar si hay diferencias en el nicho o si las ellas se deben a sesgos en el muestreo. Para ello, seguimos la propuesta de Geange et al. (2011) y realizamos 1000 permutaciones. Con esto, obtuvimos dos matrices (un par por cada uno de los dos principales ejes de ordenación) sobre uso diferencial del nicho para linajes múltiples con el uso del script de R, el cual fue diseñado por Geange et al. (2007). Una matriz de divergencia de nicho especie x especie fue el producto de multiplicar a las dos matrices anteriores. Los valores cercanos a 0 representan diferenciación completa entre el nicho de dos especies; por otro lado, valores cercanos a 1 representan similitud total entre el nicho de dos especies. Ésta matriz se multiplicó por 100 para una mejor manipulación de las matrices.

De esta manera, se cuantificaron tres matrices de nicho que eran independientes al considerar tres aspectos: a) todos los datos de colecta de una especie en su espacio de ordenación, b) la divergencia histórica de las especies, y c) la divergencia de los linajes y los patrones de segregación ambiental en el espacio de ordenación. La primera matriz que se obtuvo con los datos de colecta de una especie en su espacio de ordenación, que fue de 105 X 105, fue cuando se consideró el número total de especies (nicho  $\gamma$ ). La segunda

resultó cuando asignamos como una entidad diferente al conjunto de localidades de una especie que pertenecían a diferentes regiones biogeográficas – las cuales habían sido identificadas en análisis previos realizados por Torres-Miranda et al. (2013)–. Por ello, el espacio de ordenación se fragmentó al tener en cuenta a las unidades de asociación histórica y se obtuvo una matriz de 279 x 279 entidades históricas (nicho  $\beta$ ). Finalmente, cuando consideramos a la divergencia y a los patrones de agregación ambiental de las especies (reconocidos en el SIG) dentro del espacio de ordenación, se asignó como una entidad diferente a cada grupo climático –el cual, anteriormente, había sido establecido por la agregación de los puntos de cada especie– y si no existía un patrón de agregación, se consideraba como una entidad única. De ésta forma, la tercera matriz constó de 324 x 324 entidades de agregación climática (nicho  $\alpha$ ).

Por otra parte, se obtuvieron tres matrices más cuando agregamos a cada una de las anteriores los registros de 1335 especies correspondientes a 100 géneros asociados a encinos rojos.

### **Redes de ensamble macroecológico**

Cada una de las seis matrices de divergencia de nicho fueron utilizadas como una matriz de adyacencia de un grafo pesado, no dirigido  $G = (V, E)$ , donde  $V$  es un conjunto de vértices que representa a cada una de las especies o entidades reconocibles por sus diferencias climáticas o históricas y  $E$ , un conjunto de pares ordenados denominados uniones (*edges*) que simbolizan el grado de divergencia o similitud entre cada par de linajes o entidades taxonómicas. Las redes sociales son caracterizadas por éstos nexos entre sus vértices, dando

mayor importancia a los enlaces que unen vértices distantes y actúan como puentes, ya que su remoción separa a una red en diferentes componentes o subredes.

Los vértices que tras su remoción permiten reconocer subredes aisladas son denominados vértice de corte (*cut-vertex*), dentro de una red las posiciones centrales están asociados a ellos. La intermediación (*betweenness*) es una medida de centralidad que considera el número de veces en que se conecta un par de vértices dentro de una red mediante la distancia más corta (geodésica). Asimismo, los vértices con alta intermediación son aquellos que pueden controlar el flujo de información de una red porque conectan diferentes subredes, que sin su presencia quedarían aisladas cuando se interrumpa el flujo entre ellas (Freeman, 1977, 1979).

La restricción de una red es un índice que mide el grado en que las uniones de un vértice son redundantes. Los vértices de corte interrumpen la información entre elementos vecinos al ser removidos, lo que provoca huecos en las redes colindantes. Éstos huecos se denominan estructurales y están asociados a una baja restricción entre vértices cercanos. Por consiguiente, valores de restricción bajos identifican a aquellos que actúan como huecos estructurales (*structural holes*); valores altos, a los que tienen poca posibilidad de interactuar con otras subredes (ésta probabilidad se expresa como una restricción de diadas de cada uno de los vértices). Finalmente, los vértices con una restricción agregada alta tienen poca libertad y guardan una estrecha relación con los que se encuentren próximos.

Para este trabajo se hizo un análisis de redes iterativo siguiendo un algoritmo de cuatro pasos. En primer lugar, se calcularon los valores de intermediación y restricción agregada al utilizar la matriz de divergencia de nicho con el software Pajek 1.24 (Batagelj y Mrvar 1999). Como segundo paso, para energizar la red y poder separar a los componentes aplicamos el algoritmo Kamada-Kawai (1989) y así, visualizamos los

dominios de los vértices. Éste algoritmo está dirigido por fuerzas que se aplican a los vértices para disminuir la energía acumulada mediante su flujo a través de los *edges*. Después de aplicarlo, los primeros vértices en estabilizarse fueron aquellos que contenía la mayor cantidad de conexiones en la red, desplazando la energía a los que presentaba menor número de conexiones. Es decir, los de mayor intermediación quedaron al centro de la red y los de mayor restricción agregada, en posiciones periféricas; lo que facilitó la identificación de subredes altamente cohesivas y de aquellos vértices que actúan como nodos aislados.

Dentro de la intermediación, el peso de las uniones no es relevante, por lo que se considera de igual importancia un enlace con valor de uno y otro con valor de 100. Por tanto, para no sobrestimar las relaciones de solapamiento mínimo de nicho, determinamos que el tercer paso consistiría en la eliminación de todas las conexiones cuyos valores eran menores o iguales a 10. En el cuarto, eliminamos todos los vértices aislados, que fueron identificados tras la remoción de éstos enlaces, y regresamos al primer paso. El procedimiento se repitió de forma independiente para eliminar sucesivamente de las redes a las uniones con valores menores o iguales a 20, 30, 40 y 50 y así poder reconocer a los ensambles con las relaciones más fuertes. En cada caso identificamos las subredes que se conformaban en cada iteración para establecer los ensambles climáticos. Este algoritmo se corrió de manera independiente en las tres matrices de divergencia de nicho de encinos rojos, donde se utilizaron las entidades taxonómicas, históricas y climáticas, las que se denominan como ensambles grinnellianos  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$ , respectivamente.

Para visualizar el comportamiento climático de todas las especies que conforman un ensamble, elaboramos diagramas de caja por variable climática de cada conjunto de

ensambles y con éstos mismos graficamos la distribución altitudinal de cada uno de ellos.. De manera adicional, representamos la distribución de las siete variables climáticas en función de la amplitud del nicho así como de la intermediación de los nodos en el análisis de redes de las 105 especies de encinos rojos. Por último, visualizamos su ubicación espacial de cada uno de los ensambles detectados con SIG ArcGis 9.2.

Una aproximación hacia los ensambles eltonianos lo realizamos cuando extrajimos las relaciones de superposicionamiento de nicho que se presentan entre encinos rojos y las 1335 especies características de vegetación templada. Para este fin, consideramos a las entidades taxonómicas, climáticas e históricas de las matrices de divergencia. Con ésta información se reconocieron únicamente a los géneros que caracterizan a cada uno de los ensambles en función de su nicho fundamental.

## **RESULTADOS**

### **Ensamblés taxonómicos, históricos, climáticos y eltonianos**

Reconocimos y caracterizamos 12 ensambles grinellianos  $\alpha$  (por entidades taxonómicas) en función de su altitud y de las condiciones climáticas en que se desarrollan (Cuadro 1). Nueve especies no forman parte de los ensambles (*Q. buckleyi*, *Q. cualensis*, *Q. devia*, *Q. ellipsoidalis*, *Q. hintonii*, *Q. hintoniorum*, *Q. mulleri*, *Q. rubramenta*, *Q. tuitensis*). La distribución espacial de los ensambles se visualiza en la Figura 1 y la distribución altitudinal de los ensambles, en la Figura. 2a. Por último, graficamos el cambio en la estacionalidad de la temperatura; la precipitación promedio anual, y la altitud, en función de la amplitud del nicho de cada especie y de sus valores de intermediación en la red

inicial (Figura 3). Con esto, encontramos una correlación positiva entre la amplitud del nicho de los linajes y sus valores de intermediación en las redes ( $r = 0.498$ ,  $p = 0.05$ ).

Establecimos y determinamos las características de 15 ensamblajes grinellianos  $\beta$  en función de su altitud y las condiciones climáticas en que se desarrollan (Cuadro 2). La distribución espacial de los ensamblajes se observa en la Figura 4 y la distribución altitudinal de los ensamblajes, en la Figura 2b.

Identificamos y definimos 17 ensamblajes grinellianos  $\alpha$  (por entidades climáticas) en función de su altitud y las condiciones climáticas en que se desarrollan (Cuadro 3). La distribución espacial de los ensamblajes se hace visible en la Figura 5. La distribución altitudinal, en la Figura 2c.

En la Cuadro 4 se resumen las interacciones bióticas a nivel genérico que se establecen entre cada uno de los ensamblajes  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$ . Aunque existen géneros que caracterizan a más de dos ensamblajes, para cada uno de ellos hay combinaciones únicas de géneros que las definen, y algunos están caracterizados por géneros exclusivos. Los ensamblajes eltonianos a nivel genérico se robustecen cuando se habla de entidades históricas y una vez que los ensamblajes  $\alpha$  alcanzan la mayor resolución.

## **DISCUSIÓN**

### **Repercusiones en los patrones de diversidad**

Los ensamblajes  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$  identificados en este estudio tienen una distribución geográfica similar aunque no existe un empalme total entre ellos (ver las Figuras 1, 4, 5). Los centros de riqueza que fueron reportados por Torres-Miranda et al. (2011) se localizan en aquellas regiones donde convergen los conjuntos de organismos de diferentes ensamblajes

taxonómicos, históricos o climáticos. Si consideramos las zonas de convergencia de los distintos ensambles de especies, podríamos definir cinco áreas prioritarias para México: a) el sector sur de la Sierra Madre Oriental, b) las regiones adyacentes del sector oriental de la Faja Volcánica Transmexicana, c) la Sierra Madre del Sur en el sector Oaxaqueño y las zonas asociadas a la Sierra Madre de Oaxaca, d) los sistemas montañosos Trans-ístmicos que comprenden los Altos de Chiapas, la Sierra Madre de Chiapas y el arco volcánico de Guatemala, y e) el oeste de Durango, al sur de la Sierra Madre Occidental. Por otro lado, para Estados Unidos se han definido tres áreas prioritarias: a) el sur de los sistemas asociados a los Apalaches, b) el norte de la península de Florida, y c) las zonas circundantes al sistema fluvial del Mississippi.

Existe un desplazamiento altitudinal (Figura 2) entre las entidades que conforman cada uno de los ensambles ( $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$ ), lo que origina dos consecuencias. La primera, una superposición importante a nivel altitudinal entre especies que conforman un mismo ensamble. Por ejemplo, procesos importantes de hibridación han sido identificados entre especies que componen un mismo ensamble  $\alpha$  como los que se observan en *Q. eduardii* x *Q. konzattii* (Bacon y Spellenberg, 1996), *Q. affinis* x *Q. laurina* (González-Rodríguez et al., 2005), *Q. crassifolia* x *Q. crassipes* (Tovar-Sánchez y Oyama, 2004), *Q. scytophylla* x *Q. sideroxylla* x *Q. hypoleucooides* (Peñaloza-Ramírez et al., 2010). Y todas ellas se encuentran dentro del ensamble 9 de la Figura 5 pero hasta ahora no se han documentado casos de hibridación entre especies que pertenecen a diferentes ensambles  $\alpha$ . Otra consecuencia de este desplazamiento de las especies se observa en los intervalos de tolerancia climática. Aunque, existe una exclusión ambiental entre ensambles diferentes aun cuando éstos se presentan en intervalos altitudinales similares (ver Cuadros 1-3).



## **Divergencia del nicho y diversificación**

Recientemente, se han publicado un gran número de revisiones taxonómicas, descripción de nuevas especies y estudios de genética de poblaciones a cerca de encinos rojos (ver Muller, 1936; Spellenberg, 1992; Nixon y Muller, 1993; Spellenberg y Bacon, 1996; Valencia y Cartujano, 2002; González-Villarreal, 2003; Vázquez et al., 2004; Romero-Rangel, 2006; Valencia, 2005; Breedlove, 2009; Peñaloza-Ramírez, 2011; Valencia et al., 2011) y muchos de ellos proporcionan evidencias a favor de los ensamblajes identificados en este estudio. Los denominados complejos de especies descritos en los trabajos anteriores, son conformados por entidades que pertenecen a los mismos ensamblajes, aunque exista entre éstas diferencias altitudinales.

Las especies con distribución más restringida presentan menor amplitud climática y su representación en los ejes de ordenación no manifiesta distribución agregada. La mayoría de éstas especies no están asociadas fuertemente con ningún ensamblaje identificado y quizá su especiación está ligada a una diferenciación ambiental fuerte derivada de aislados periféricos en relación al resto de la sección.

Por el contrario, aquellas de amplia distribución son las que presentan la mayor amplitud de nicho, el cual tiene una correlación positiva con los valores de intermediación de cada especie. Por ésta razón sus nichos  $\gamma$  tienen una superposición parcial con un gran número de especies. La superposición climática es más fuerte entre aquellas especies de amplia distribución con porcentajes menores de 50%, mientras que en especies de distribución más restringidas no supera niveles del 50%.

A lo largo de su distribución, las especies de mayor amplitud climática y geográfica pueden pertenecer a diferentes ensamblajes  $\alpha$ . Algunas veces, éstos fueron diferentes a los ensamblajes  $\gamma$  que fueron identificados en el análisis inicial. Dicho de otra manera, los procesos de hibridación ocurren entre especies que pertenecen a los mismos ensamblajes  $\alpha$ , aunque en el ensamblaje  $\gamma$  pareciera que las especies no tienen una fuerte asociación. En el ensamblaje eltoniano se observa que los ensamblajes  $\alpha$  están caracterizados por diferentes interacciones genéricas, lo cual nos permite suponer que cada uno tiene distintas presiones de selección y esto originaría procesos de divergencia genética y morfológica entre sus poblaciones. La mayoría de las especies de encinos de amplia distribución presentan gran plasticidad fenotípica foliar, la cual puede estar asociada a las diferencias ambientales detectadas en los ensamblajes  $\alpha$ . Sin embargo no se cuenta con suficiente evidencia para corroborarlo porque en México han existido pocas investigaciones que consideren a especies de amplia distribución en estudios de variación fenotípica o genética, a diferencia de estudios efectuados en encinos europeos (Petit et al., 2002) donde se hizo además un muestreo. De los pocos trabajos genéticos realizados con este tipo de especies fue el realizado con *Q. castanea*, a pesar de que no lograron cubrir el área en su totalidad (ver Peñaloza-Ramírez, 2011). Una situación similar se presenta con *Q. rubra* (Magni et al., 2005), un encino de amplia distribución en el este de Estados Unidos. A pesar de las deficiencias de muestreo, en ambas especies se ha identificado una diferenciación genética entre sus poblaciones, aunque ésta no es significativa.

Romero-Rangel (2006) estudió la sección *Acutifoliae*, integrada por especies que presentan, generalmente, hojas lanceoladas y con dientes aristados. La autora menciona como especies morfológicamente diferentes a *Q. acutifolia* y *Q. conspersa*, pero según

Valencia (1995) pueden presentar similitud morfológica. En los ensamblajes  $\beta$  y  $\gamma$  que se obtuvieron, ambas pertenecen a los mismos ensambles, pero en el  $\alpha$  las dos especies muestran una divergencia climática, misma que se refleja en diferencias altitudinales: *Q. acutifolia* está en altitudes mayores y *Q. conspersa*, en altitudes menores.

Un caso similar ocurre entre *Q. sartorii* y *Q. xalapensis* (Valencia, 2004). A éstas, Romero-Rangel (2006) las considera como una sola especie. Con todo, en nuestra investigación ambas pertenecen a ensambles  $\alpha$  y  $\gamma$  diferentes, pero algunos de sus registros coinciden en el ensamble asociado al sector sur de la Sierra Madre Oriental en los pisos altitudinales bajos (1300-1500 msnm) donde debería pertenecer estrictamente *Q. xalapensis*. Si bien, Romero-Rangel (2006) menciona que *Q. grahamii* es un sinónimo de *Q. conspersa*, en nuestro estudio se encuentran en los mismos ensambles  $\alpha$  pero también existe una separación altitudinal entre ellas (*Q. grahamii* se encuentra en pisos altitudinales más altos). En el resto de las especies existe una divergencia ambiental y altitudinal bien marcada entre ellas. La mayor cantidad de pertenecen a dos ensambles a: 1) la región sur de la Faja Volcánica Transmexicana + este de la Sierra Madre sur, y 2) a la zona de baja montaña del sur de la Sierra Madre Oriental.

En el caso de la serie *Lancolatae*, estudiada por Valencia (2006), nosotros identificamos una asociación estrecha entre *Q. affinis*, *Q. laurina* y *Q. ocoteifolia*. A pesar de que existe una diferenciación altitudinal: *Q. affinis* se localiza en pisos inferiores mientras que *Q. ocoteifolia*, en los pisos superiores. Sin embargo, la asociación más estrecha se presenta entre *Q. affinis* y *Q. laurina* en una amplia franja de hibridación en el oriente de México (González-Rodríguez et al., 2004), por lo cual, se presentan en pisos contiguos aunque, existe un desplazamiento altitudinal entre ellas.

En el conjunto de especies similares a *Q. macvaughii* - *Q. crassifolia* (Spellenberg y Bacon, 1996) y a la serie *Racemiflorae* (Spellenberg, 1992) se conforma otro de los grandes ensambles  $\alpha$ , cuya distribución geográfica se extiende desde la Sierra Madre Occidental hasta la parte central de la Faja Volcánica Transmexicana. Los ensambles muestran una estrecha relación entre *Q. hypoleuroides* y *Q. sideroxyla* al ocupar pisos altitudinales contiguos con especies que conforman un complejo de hibridación junto a *Q. scytophylla* (Peñaloza-Ramírez, 2011). Dos casos idénticos a esto fueron lo encontrado por Tovar-Sánchez y Oyama (2004) para *Q. crassifolia* y *Q. crassipes* (*Q. x dysophylla* se considera como un híbrido entre ellas) y lo reportado para *Q. radiata* y *Q. urbanii* por McCauley et al. (2010).

La mayor cantidad de especies asociadas al complejo de *Q. hypoxantha* (Nixon y Muller, 2003) y *Q. saltillensis* (Muller, 1936) conforman el ensamble  $\alpha$ , que se localiza en la Sierra Plegada, con un desplazamiento altitudinal entre ellas. Por consiguiente no sería sorprendente encontrar fenómenos de hibridación como se ha reportado para otras regiones de México en pisos altitudinales donde las especies son simpátricas. Invariablemente, los linajes que constituyen cada uno de los ensambles climáticos están relacionadas a los grandes complejos de hibridación detectados para la sección *Lobatae*.

El caso de las especies que conforman el ensamble  $\alpha$  más importante de América Central es uno de los más complejos debido a dos razones: en primer lugar, existe una amplia superposición entre los pisos altitudinales en los que se distribuyen las especies y en segundo la mayoría de las especies se localizan en amplios intervalos altitudinales y, como lo reporta Breedlove (2001), tienen una gran variación foliar. En éstas especies se registraron la mayor cantidad de poblaciones agregadas cuando se realizó el análisis de la

amplitud de nicho, y cada conjunto ocupa pisos altitudinales distintos en cada uno de los ensambles. Una revisión exhaustiva de las centroamericanas lograría llevar al reconocimiento de nuevas especies.

En la Cuadro 3 se enlistan los conjuntos de especies; que han sido reconocidos por su similitud morfológica o por su capacidad de hibridación con otras; el ensamble al que pertenecen, y los intervalos altitudinales en los que se encuentran. Este tipo de investigaciones puede dar luz para proponer nuevos sistemas de estudio en hibridación de encinos. Por otra parte, la diferenciación climática en los nichos de las especies es apoyada por una diferenciación en las interacciones entre las entidades climáticas y los elementos de las floras templadas, aspecto que se visualiza en las redes eltonianas de interacciones. Futuros trabajos sobre variaciones morfológicas o genéticas corroborarían la divergencia poblacional en especies de amplia distribución, lo cual podría aumentar el número de especies reconocidas para la sección *Lobatae* y al mismo tiempo sus patrones de riqueza serían modificados.

## LITERATURA CITADA

- Ackerly DD, Schilck DW, Webb CO. 2006. Niche evolution and adaptive radiation: testing the order of trait divergence. *Ecology* **87**: S50–S61.
- Ackerman M, Doebelli M. 2004. Evolution of niche width and adaptive diversification. *Evolution* **58**: 2599-2612.
- Bacon JR, Spellberg R. 1996. Hybridization in two distantly related Mexican black oaks *Q. conzattii* and *Q. eduardii* (Fagaceae: *Quercus*: Section *Lobatae*). *Sida* **17**: 17-41.
- Baiser B, Olden JD, Record S, Lockwood JL, McKinney ML. 2012. Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangea. *Proc Biol Sci* **279**: 4772-4777.

- Bascompte J, Jordano P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of Biodiversity. *Ann Rev Ecol Evol Syst* **38**: 567-593.
- Batagelj V, Mrvar A. 1999. *Pajek, program for large network analysis, version 1.24*.  
Published by the authors, University of Ljubljana, Slovenia. Available from:  
<http://vlado.fmf.uni-lj.si/pub/networks/pajek/>
- Breedlove DE. 2001. En: *Fagaceae* (Stevens WD, Ulloa C, Pool A, Montiel OM, eds.),  
Flora de Nicaragua. Missouri Botanical Gardens Press, Missouri, pp. 685-789.
- Broennimann O, Fitzpatrick M, Pearman PB, Petitpierre B, Pellisier L, Yoccoz NG,  
Thuiller W, Fortin MJ, Randin C, Zimmermann NE, Graham CH, Guisan A. 2011.  
Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental  
data. *Glob Ecol Biogeogr* **21**: 481-497.
- Brown JH, Maurer BA. 1989. Macroecology: the division of food and space among species  
on continents. *Science* **243**: 1145-1150.
- Cavender-Bares J, Ackerly DD, Baum D, Bazzaz FA. 2004. Phylogenetic overdispersion  
in Floridian oak communities. *Am Nat* **163**: 823-843.
- Cavender-Bares J, Keen A, Miles B. 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant  
communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology* **87**: S109-S122.
- Diniz-Filho JAF, Santos T, Rangel TF, Bini LM. 2010. Hidden patterns of phylogenetic  
non-stationary overwhelm comparative analyses of niche conservatism and  
divergence. *Glob Ecol Biogeogr* **19**: 916-926.
- dos Santos DA, Cuezco MG, Reynaga MC, Domínguez E. 2012. Towards a dynamic  
analysis of weighted networks in biogeography. *Syst Biol* **61**: 240-252.
- Elton CS. 1927. *Animal Ecology*. Macmillan, New York.

- ESRI. 1999. *ArcView GIS, version 3.2*. Environmental Systems Research Institute Inc., Redlands.
- Freeman LC. 1977. A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry* **40**: 35-41.
- Freeman LC. 1979. Centrality in social networks: conceptual clarification. *Soc. Networks* **1**:215-239.
- Gavrilets S, Losos JB. 2009. Adaptive radiation: contrasting theory with data. *Science* **323**, 732–737
- Geange SW, Pledger S, Burns KC, Shima JS. 2011. A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. *Met Ecol Evol* **2**: 175-184.
- González-Rodríguez A, Bain JF, Golden JL, Oyama K. 2005. Chloroplast DNA variation in the *Quercus affinis-Q. laurina* complex in Mexico: geographical structure and associations with nuclear and morphological variation. *Mol. Ecol.* **13**: 4085-4093.
- González-Villarreal LM. 2003. Two new species of oak (Fagaceae, *Quercus* sect. *Lobatae*) from the Sierra Madre del Sur, Mexico. *Brittonia* **55**, 49-60.
- Graham CH, RonSR, Santos JC, Schneider CJ, Moritz C. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in Dendrobatid frogs. *Evolution* **58**: 1781–1793.
- Grinnell J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* **34**:427–433.
- Hendry AP, Nosil P, Rieseberg LH. 2007. The speed of ecological speciation. *Funct Ecol* **21**: 455–464.
- Hijmans RJ., Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol* **25**: 1965-1978.

- Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* **22**: 415–427.
- Kamada T, Kawai S. 1989. An algorithm for drawing general undirected graphs. *Inform Process Lett* **31**: 7-15.
- Kassen R, Llewellyn M, Rainey PB. 2004. Ecological constraints on diversification in a model adaptative radiation. *Nature* **431**: 984-988.
- Jabot F, Bascompte J. 2012. Bitrophic interactions shape biodiversity in space. *PNAS* **109**: 4521-4526.
- Losos JB, Leal M, Glor RE, de Queiroz K, Hertz PE, Schettino LR, Lara AC, Jackman TR, Larson A. 2003. Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature* **424**: 542-545.
- Maurer BA. 2000. Macroecology and consilience. *Glob Ecol Biogeogr* **9**: 275-280.
- Mouillot D, Stubbs W, Faure M, Dumay O, Tomasini JA, Wilson JB, Chi TD. 2005. Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: a new family of non-parametric indices. *Oecologia* **145**: 345-353.
- Muller CH. 1936. Studies in the oaks of the moutains of north-eastern Mexico. *J Arn Arbor* **17**: 160-179.
- Nixon KC. 2006. Global and Neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. In: *Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests. Ecological Studies vol. 185* (M. Kappelle, ed), pp 3-13. Springer, Berlin.
- Nixon KC, Muller CH. 1993. The *Quercus hypoxantha* complex (Fagaceae) in northeastern Mexico. *Sida* **15**: 57-69.



- Nosil P, Sandoval CP. 2008. Ecological niche dimensionality and the evolutionary diversification of stick insects. *PLOS One* **3**: 1-11.
- Peñaloza-Ramírez JM, González-Rodríguez A, Mendoza-Cuenca L, Caron H, Kremer A, Oyama K. 2010. Interspecific gene flow in a multispecies oak hybrid zone in the Sierra Tarahumara of Mexico. *Ann. Bot.* **105**: 389-399.
- Peterson AT, Soberón J, Sánchez-Cordero V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* **285**: 1265–1267.
- Petit RJ, Brewer S, Bordács S, et al. 2002. Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecol Manag* **156**: 49-74.
- Raxworthy CJ, Ingram CM, Rabibisoa N, Pearson RG. 2007. Applications of Ecological Niche Modeling for Species Delimitation: A Review and Empirical Evaluation Using Day Geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Syst Biol* **56**: 907–923.
- Romero-Rangel S. 2006. Revisión taxonómica del complejo *Acutifoliae* de *Quercus* (Fagaceae) con énfasis en su representación en México. *Act Bot Mex* **76**: 1-45.
- Rice NH, Martínez-Meyer E, Peterson AW. 2003. Ecological niche differentiation in the *Aphelocoma* jays: a phylogenetic perspective. *Biol J Linn Soc* **80**: 369–383.
- Ricklefs RE. 2010. Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space. *Proc Nat Acad Sci* **26**: 1265-1272.
- Rundell RJ, Price TD. 2009. Adaptive radiation, nonadaptive radiation, ecological speciation and nonecological speciation. *Trend Ecol Evol* **24**: 394-399.
- Rundle HD, Nosil P. 2005. Ecological speciation. *Ecol Lett* **8**: 336–352.
- Schluter D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, Oxford, UK.

- Schluter D. 2009. Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science* **323**: 737–741.
- Spellenberg R. 1992. A new species of black oak (*Quercus*, subg. *Erythrobalanus*, Fagaceae) from the Sierra Madre Occidental, Mexico. *Am J Bot* **79**: 1200-1206.
- Spellenberg R, Bacon JR. 1996. Taxonomy and distribution of a natural groups of black oaks of Mexico (*Quercus*, section *Lobatae*, subsection *Racemiflorae*). *Syst Bot* **21**: 85-99.
- Torres-Miranda A, Luna-Vega I, Oyama K. 2011. Conservation biogeography in red oaks (*Quercus*, section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *Am. J. Bot.* **98**: 290-305.
- Torres-Miranda A, Luna-Vega I, Oyama K. 2013. New approaches to the biogeography and areas of endemism of red oaks (*Quercus* L., Section *Lobatae*). *Syst Biol* **62**:555-573.
- Tovar-Sánchez E, Oyama K. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in Mexico: morphological and molecular evidence. *Am. J. Bot.* **91**: 1352-1363.
- Valencia-Ávalos S., 1995. *Contribución al conocimiento del género Quercus (Fagaceae) en el estado de Guerrero, México*. Contribuciones del Herbario de la Facultad de Ciencias No. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Valencia-Ávalos S. 2004. La diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Bol Soc Bot Mex* **75**: 33-53.
- Valencia-Ávalos S. 2005. Análisis filogenético de la serie *Lanceolatae* Trel. del género *Quercus*, Fagaceae. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Valencia-Ávalos S, Cartujano SL. 2002. *Quercus pinnativenulosa* (Fagaceae), un encino poco conocido de la Sierra Madre Oriental. *An Inst Biol, UNAM Ser Bot* **73**: 87-92.
- Valencia-Ávalos S, Nixon KC, Kelly LM. 2011. *Quercus delgadoana* (Fagaceae), a new species from the Sierra Madre Oriental, Mexico. *Novon* **21**: 274-277.
- Vázquez ML, Valencia-Ávalos S, Nixon KC. 2004. Notes on red oaks (*Quercus* sect. *Lobatae*) in eastern Mexico, with description of a new species, *Quercus hirtiifolia*. *Brittonia* **56**, 136-142.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and community ecology. *Ann Rev Ecol Syst* **33**: 475–505.
- Wiens JJ, Graham CH. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Ann Rev Ecol Evol Syst* **36**: 519–539.

## CUADROS

Cuadro 1. Lista de las especies que conforman cada uno de los 12 ensambles  $\gamma$ .

Caracterización de cada ensamble en función de su altitud (ALT) y de siete variables climáticas: rango de temperatura diurna (RTD), estacionalidad de la temperatura (EST), temperatura promedio en la estación seca (TSEC), temperatura promedio en la estación fría (TFR), precipitación promedio anual (PPA), estacionalidad de la precipitación (ESPR), precipitación promedio en la estación seca (PSEC).

ENSA	Especies	ALT	RTD	EST	TSEC	TFR	PPA	ESPR	PSEC
1	<i>Q. aristata</i> , <i>Q. iltisii</i> , <i>Q. planipocula</i> , <i>Q. salicifolia</i>	800-1200	13.6-14.7	17.1-22.2	19.1-21.9	17.6-20.5	1155-1460	10.8-11.6	15-26
2	<i>Q. affinis</i> , <i>Q. crispifolia</i> , <i>Q. delgadoana</i> , <i>Q. duratifolia</i> , <i>Q. paxtalensis</i> , <i>Q. pinnativenulosa</i> , <i>Q. sapoteifolia</i> , <i>Q. sartorii</i> , <i>Q. skinneri</i> , <i>Q. xalapensis</i>	1250-1900	10.3-13.4	12.7-21.7	14.0-18.7	13.1-17.8	1200-1790	6.9-8.1	49-141
3	<i>Q. graciliramis</i> , <i>Q. peninsularis</i> , <i>Q. robusta</i> , <i>Q. tardifolia</i>	1500-1800	13.1-13.6	52.9-56.9	10.0-12.9	6.0-8.7	380-490	5.9-7.4	20-38
4	<i>Q. acutifolia</i> , <i>Q. candicans</i> , <i>Q. conspersa</i> , <i>Q. elliptica</i> , <i>Q. grahamii</i> , <i>Q. nixoniana</i> , <i>Q. praineana</i> , <i>Q. scytophylla</i> , <i>Q. urbanii</i> , <i>Q. uxoris</i>	1500-2100	12.8-15.0	13.9-19.3	15.3-19.3	14.0-17.9	1035-1395	9.2-10.4	20-37
5	<i>Q. benthamii</i> , <i>Q. brenesii</i> , <i>Q. cortesii</i> , <i>Q. costaricensis</i> , <i>Q. guillemi-treleasi</i> , <i>Q. humboldtii</i> , <i>Q. seemannii</i>	1500-2400	8.8-10.1	5.3-6.4	14.0-18.6	13.7-17.8	1975-2810	5.4-6.9	90-210
6	<i>Q. coahuilensis</i> , <i>Q. durifolia</i> , <i>Q. emoryi</i> , <i>Q. flocculenta</i> , <i>Q. gravesii</i> , <i>Q. hypoleucoides</i> , <i>Q. hypoxantha</i> , <i>Q. macvaughii</i> , <i>Q. miquihuanensis</i> , <i>Q. saltillensis</i> , <i>Q. tenuiloba</i> , <i>Q. galeanensis</i>	1600-2200	14.6-17.5	42.8-63.0	11.1-15.8	5.8-9.2	430-650	6.6-9.0	30-48
7	<i>Q. agrifolia</i> , <i>Q. albocincta</i> , <i>Q. canbyi</i> , <i>Q. castanea</i> , <i>Q. coccolobifolia</i> , <i>Q. conzattii</i> , <i>Q. crassifolia</i> , <i>Q. crassipes</i> , <i>Q. crispipilis</i> , <i>Q. depressa</i> , <i>Q. dysophylla</i> , <i>Q. eduardii</i> , <i>Q. fulva</i> , <i>Q. gentryi</i> , <i>Q. hirtifolia</i> , <i>Q. kelloggii</i> , <i>Q. laurina</i> , <i>Q. mexicana</i> , <i>Q. ocoteifolia</i> , <i>Q. parvula</i> , <i>Q. radiata</i> , <i>Q. rysophylla</i> , <i>Q. tarahumara</i> , <i>Q. viminea</i> , <i>Q. wislizenii</i> , <i>Q. acherdophylla</i>	1600-2500	13.7-16.0	17.5-33.5	12.1-17.2	10.1-13.0	670-1090	8.1-9.7	20-40
8	<i>Q. inopina</i> , <i>Q. myrtifolia</i>	10-30	11.1-12.6	43.3-57.4	15.9-17.9	12.4-16.3	1240-1370	3.6-4.9	165-210
9	<i>Q. georgiana</i> , <i>Q. hemisphaerica</i> , <i>Q. incana</i> , <i>Q. laevis</i> , <i>Q. laurifolia</i> , <i>Q. pumila</i>	30-100	12.7-13.4	62.3-70.2	15.4-19.8	8.2-10.9	1200-1430	18-2.5	210-270
10	<i>Q. arkansana</i> , <i>Q. texana</i>	50-100	12.1-13.1	69.3-77.3	21.4-23.1	6.3-8.8	1300-1410	15-2.0	250-280
11	<i>Q. falcata</i> , <i>Q. marilandica</i> , <i>Q. nigra</i> , <i>Q. pagoda</i> , <i>Q. phellos</i>	70-180	12.5-13.4	69.5-81.5	11.2-22.1	3.1-8.4	1145-1375	1.5-2.1	225-270
12	<i>Q. coccinea</i> , <i>Q. ilicifolia</i> , <i>Q. imbricaria</i> , <i>Q. palustris</i> , <i>Q. rubra</i> , <i>Q. shumardii</i> , <i>Q. velutina</i>	150-300	11.8-13.1	78.4-91.9	0.2-17.2	(-)2.5-2.6	970-1210	14-2.2	166-255

Cuadro 2. Lista de las especies que conforman cada uno de los 15 ensambles  $\beta$ .

Caracterización de cada ensamble en función de su altitud y de siete variables climáticas.

Las abreviaturas de cada variable se especifican en la Cuadro 1.

ENSA	Especies	ALT	RTD	EST	TSEC	TFR	PPA	ESPR	PSEC
1	<i>Q. coahuilensis, Q. durifolia, Q. emoryi, Q. gravesii, Q. hypoleucoides, Q. hypoxantha, Q. kelloggii, Q. mcvaughii, Q. saltilensis, Q. sideroxylla, Q. tenuiloba, Q. viminea, Q. wislizenii</i>	1000-1900	13.6-17.2	57.9-69.3	11.6-19.0	4.1-7.8	400-790	5.7-8.0	28-54
2	<i>Q. acutifolia, Q. aristata, Q. candicans, Q. castanea, Q. conspersa, Q. conzattii, Q. elliptica, Q. grahamii, Q. hintonii, Q. iltisii, Q. planipocula, Q. salicifolia, Q. scytophylla, Q. urbanii, Q. uxoris, Q. viminea</i>	1100-1800	13.7-15.3	13.7-19.9	18.1-20.5	16.4-19.5	1000-1330	10.0-10.9	16-26
3	<i>Q. affinis, Q. benthamii, Q. brenesii, Q. candicans, Q. conspersa, Q. cortesii, Q. crispifolia, Q. delgadoana, Q. elliptica, Q. gulielmi-trelesi, Q. humboldtii, Q. ocoteifolia, Q. paxtalensis, Q. sapoteifolia, Q. sartorii, Q. seemannii, Q. skinneri, Q. xalapensis</i>	1300-1750	9.7-11.2	5.92-20.0	15.5-18.7	14.8-17.8	1660-2360	6.2-7.6	88-160
4	<i>Q. affinis, Q. agrifolia, Q. canbyi, Q. x dysophylla, Q. kelloggii, Q. laurina, Q. mexicana, Q. parvula, Q. rysophylla, Q. wislizenii</i>	300-2200	12.2-14.5	21.9-41.0	12.5-19.3	9.2-12.2	580-1040	7.9-9.1	7-54
5	<i>Q. benthamii, Q. candicans, Q. castanea, Q. conspersa, Q. cortesii, Q. crassifolia, Q. crispifolia, Q. crispipilis, Q. elliptica, Q. gentryi, Q. grahamii, Q. nixoniana, Q. ocoteifolia, Q. paxtalensis, Q. rysophylla, Q. sapoteifolia, Q. scytophylla, Q. skinneri, Q. uxoris, Q. xalapensis,</i>	1400-2000	11.0-13.4	10.0-15.7	16.3-19.6	15.3-18.2	1230-1480	8.5-10.2	21-45
6	<i>Q. graciliramis, Q. gravesii, Q. peninsularis, Q. robusta, Q. tardifolia</i>	1500-2000	12.9-13.6	51.9-57.8	9.9-10.6	8.1-9.1	440-490	7.0-7.4	35-38
7	<i>Q. agrifolia, Q. canbyi, Q. durifolia, Q. emoryi, Q. flocculenta, Q. galeanensis, Q. hintoniorum, Q. hypoleucoides, Q. hypoxantha, Q. kelloggii, Q. mexicana, Q. miquihuanaensis, Q. saltilensis, Q. sideroxylla, Q. tenuiloba, Q. wislizenii</i>	1950-2400	13.7-15.3	32.5-61.0	13.6-21.9	6.7-10.6	490-730	6.9-8.6	09-46
8	<i>Q. achedrophylla, Q. affinis, Q. candicans, Q. castanea, Q. crassifolia, Q. depressa, Q. hirtifolia, Q. laurina, Q. ocoteifolia, Q. sartorii</i>	1950-2400	12.4-13.7	17.8-22.7	11.8-13.4	10.8-12.3	1060-1390	7.5-8.2	55-96
9	<i>Q. acutifolia, Q. albocincta, Q. candicans, Q. castanea, Q. coccolobifolia, Q. conzattii, Q. crassifolia, Q. crassipes, Q. x dysophylla, Q. fulva, Q. gentryi, Q. laurina, Q. praineana, Q. rubramenta, Q. scytophylla, Q. viminea</i>	2000-2400	14.2-15.4	17.2-21.2	14.0-16.4	11.9-14.3	940-1190	9.3-10.2	25-37
10	<i>Q. acutifolia, Q. affinis, Q. albocincta, Q. castanea, Q. coccolobifolia, Q. conspersa, Q. conzattii, Q. crassifolia, Q. crassipes, Q. x dysophylla, Q. eduardii, Q. fulva, Q. gentryi, Q. hypoleucoides, Q. laurina, Q. mcvaughii, Q. mexicana, Q. parvula, Q. radiata, Q. scytophylla, Q. sideroxylla, Q. tarahumara, Q. urbanii, Q. viminea</i>	2000-2600	15.4-16.6	17.7-27.7	11.5-14.3	10.7-12.6	640-920	8.4-9.9	23-37
11	<i>Q. incana, Q. inopina, Q. laevis, Q. laurifolia, Q. myrtifolia</i>	15-40	11.3-13.0	42.2-52.1	16.2-18.0	13.1-15.8	1230-1340	4.0-4.9	164-198
12	<i>Q. arkansana, Q. falcata, Q. hemisphaerica, Q. incana, Q. laevis, Q. laurifolia, Q. marilandica, Q. nigra, Q. phellos, Q. pumila</i>	50-120	12.9-13.5	64.5-71.7	13.1-19.1	7.2-10.2	1160-1250	19-2.5	208-233
13	<i>Q. arkansana, Q. coccinea, Q. falcata, Q. georgiana, Q. hemisphaerica, Q. incana, Q. laevis, Q. laurifolia, Q. marilandica, Q. myrtifolia, Q. nigra, Q. pagoda, Q. phellos, Q. pumila, Q. rubra, Q. shumardii, Q. texana, Q. velutina</i>	60-150	12.6-13.4	68.5-77.6	19.6-22.8	5.3-9.0	1300-1440	16-2.0	254-279
14	<i>Q. coccinea, Q. ilicifolia, Q. rubra, Q. velutina</i>	100-320	11.2-12.1	87.4-91.0	(-)3.0-9.0	(-)4.1(-)17	1080-1210	0.8-1.4	222-274
15	<i>Q. coccinea, Q. falcata, Q. imbricaria, Q. marilandica, Q. nigra, Q. pagoda, Q. palustris, Q. phellos, Q. rubra, Q. shumardii, Q. velutina</i>	110-270	12.3-13.4	76.8-85.5	9.8-19.7	1.7-4.1	1140-1250	1.2-1.6	243-259
16	<i>Q. coccinea, Q. falcata, Q. ilicifolia, Q. imbricaria, Q. marilandica, Q. palustris, Q. phellos, Q. rubra, Q. shumardii, Q. velutina</i>	180-290	11.8-13.0	85.4-95.3	(-)18-7.0	(-)2.0-7.0	960-1080	16-2.4	160-220
17	<i>Q. ellipsoidalis, Q. marilandica, Q. imbricaria, Q. palustris, Q. rubra, Q. velutina</i>	230-310	11.6-12.4	10.2-11.2	(-)8.0(-)3.2	(-)7.9(-)3.2	810-930	3.4-4.7	78-118

Cuadro 3. Lista de las especies que conforman cada uno de los 17 ensambles  $\alpha$ .

Caracterización de cada ensamble en función de su altitud y de siete variables climáticas.

Las abreviaturas de cada variable se especifican en la Cuadro 1.

ENSA	Especies	ALT	RTD	EST	TSEC	TFR	PPA	ESPR	PSEC
1	<i>Q. affinis</i> , <i>Q. agrifolia</i> , <i>Q. canbyi</i> , <i>Q. depressa</i> , <i>Q. emoryi</i> , <i>Q. flocculenta</i> , <i>Q. galeanensis</i> , <i>Q. gravesii</i> , <i>Q. hypoleucoides</i> , <i>Q. hypoxantha</i> , <i>Q. kelloggii</i> , <i>Q. mexicana</i> , <i>Q. miquihuanensis</i> , <i>Q. parvula</i> , <i>Q. rysophylla</i> , <i>Q. saltillensis</i> , <i>Q. sartorii</i> , <i>Q. sideroxylla</i> , <i>Q. tenuiloba</i> , <i>Q. wislizenii</i>	500-1700	34.8-62.5	14.4-20.6	6.3-10.8	450-760	7.1-8.6	10-41	500-1700
2	<i>Q. aristata</i> , <i>Q. conspersa</i> , <i>Q. elliptica</i> , <i>Q. iltisii</i> , <i>Q. planipocula</i> , <i>Q. salicifolia</i>	850-1400	12.3-21.7	19.0-22.5	17.9-21.0	1110-1480	10.4-11.4	15-25	850-1400
3	<i>Q. affinis</i> , <i>Q. benthamii</i> , <i>Q. brenesii</i> , <i>Q. candicans</i> , <i>Q. conspersa</i> , <i>Q. cortesii</i> , <i>Q. crispifolia</i> , <i>Q. delgadoana</i> , <i>Q. elliptica</i> , <i>Q. pinnativenulosa</i> , <i>Q. ocoteifolia</i> , <i>Q. sapoteifolia</i> , <i>Q. sartorii</i> , <i>Q. skinneri</i> , <i>Q. xalapensis</i>	1250-1850	12.4-20.9	14.2-18.6	13.3-17.6	1310-1860	6.8-8.1	58-147	1250-1850
4	<i>Q. benthamii</i> , <i>Q. brenesii</i> , <i>Q. cortesii</i> , <i>Q. gulielmi-treleasi</i> , <i>Q. humboldtii</i> , <i>Q. seemannii</i>	1400-2100	4.9-5.85	15.3-18.7	15.0-18.1	2110-2940	4.4-6.8	102-250	1400-2100
5	<i>Q. graciliramis</i> , <i>Q. peninsularis</i> , <i>Q. robusta</i> , <i>Q. sideroxylla</i> , <i>Q. tardifolia</i>	1500-2000	51.9-56.8	10.0-12.8	6.0-8.7	380-485	5.9-7.4	22-38	1500-2000
6	<i>Q. candicans</i> , <i>Q. castanea</i> , <i>Q. conspersa</i> , <i>Q. crispifolia</i> , <i>Q. grahamii</i> , <i>Q. mulleri</i> , <i>Q. nixoniana</i> , <i>Q. scytophylla</i> , <i>Q. skinneri</i> , <i>Q. uxoris</i>	1500-2100	10.2-13.3	16.7-19.7	16.0-18.6	1220-1470	9.2-10.3	20-31	1500-2100
7	<i>Q. acutifolia</i> , <i>Q. candicans</i> , <i>Q. castanea</i> , <i>Q. coccolobifolia</i> , <i>Q. conspersa</i> , <i>Q. conzattii</i> , <i>Q. crassifolia</i> , <i>Q. crassipes</i> , <i>Q. x dysophylla</i> , <i>Q. elliptica</i> , <i>Q. gentryi</i> , <i>Q. grahamii</i> , <i>Q. hintonii</i> , <i>Q. laurina</i> , <i>Q. praineana</i> , <i>Q. scytophylla</i> , <i>Q. urbanii</i> , <i>Q. viminea</i>	1700-2300	15.9-20.2	14.2-17.8	12.4-16.2	910-1220	9.6-10.3	22-31	1700-2300
8	<i>Q. castanea</i> , <i>Q. crassifolia</i> , <i>Q. crispipilis</i> , <i>Q. depressa</i> , <i>Q. duratifolia</i> , <i>Q. elliptica</i> , <i>Q. fulva</i> , <i>Q. hirtifolia</i> , <i>Q. laurina</i> , <i>Q. ocoteifolia</i> , <i>Q. paxtalensis</i> , <i>Q. rubramenta</i> , <i>Q. rysophylla</i>	2000-2400	10.9-19.8	12.3-15.9	11.2-14.8	1120-1450	7.7-9.3	33-86	2000-2400
9	<i>Q. affinis</i> , <i>Q. albocincta</i> , <i>Q. castanea</i> , <i>Q. coccolobifolia</i> , <i>Q. conzattii</i> , <i>Q. crassifolia</i> , <i>Q. crassipes</i> , <i>Q. durifolia</i> , <i>Q. x dysophylla</i> , <i>Q. eduardii</i> , <i>Q. emoryi</i> , <i>Q. fulva</i> , <i>Q. gentryi</i> , <i>Q. hypoleucoides</i> , <i>Q. laurina</i> , <i>Q. mcvaughii</i> , <i>Q. mexicana</i> , <i>Q. radiata</i> , <i>Q. scytophylla</i> , <i>Q. sideroxylla</i> , <i>Q. tarahumara</i> , <i>Q. urbanii</i> , <i>Q. viminea</i>	2100-2600	17.4-32.0	11.3-14.3	10.2-12.5	660-960	8.2-9.8	25-43	2100-2600
10	<i>Q. arkansana</i> , <i>Q. falcata</i> , <i>Q. georgiana</i> , <i>Q. hemisphaerica</i> , <i>Q. incana</i> , <i>Q. inopina</i> , <i>Q. laevis</i> , <i>Q. laurifolia</i> , <i>Q. marilandica</i> , <i>Q. myrtifolia</i> , <i>Q. nigra</i> , <i>Q. pagoda</i> , <i>Q. phellos</i> , <i>Q. pumila</i> , <i>Q. velutina</i>	30-90	61.9-69.2	13.5-18.8	8.1-11.0	1180-1330	2.1-2.7	209-241	30-90
11	<i>Q. arkansana</i> , <i>Q. coccinea</i> , <i>Q. falcata</i> , <i>Q. hemisphaerica</i> , <i>Q. incana</i> , <i>Q. laevis</i> , <i>Q. laurifolia</i> , <i>Q. marilandica</i> , <i>Q. nigra</i> , <i>Q. pagoda</i> , <i>Q. phellos</i> , <i>Q. rubra</i> , <i>Q. shumardii</i> , <i>Q. texana</i> , <i>Q. velutina</i>	65-120	68.9-77.8	20.4-23.1	5.8-9.0	1250-1440	1.6-2.0	250-278	65-120
12	<i>Q. coccinea</i> , <i>Q. falcata</i> , <i>Q. incana</i> , <i>Q. laevis</i> , <i>Q. marilandica</i> , <i>Q. nigra</i> , <i>Q. pagoda</i> , <i>Q. palustris</i> , <i>Q. phellos</i> , <i>Q. shumardii</i>	120-240	74.5-83.3	9.6-20.0	1.8-5.5	1130-1330	1.2-1.7	243-266	120-240
13	<i>Q. coccinea</i> , <i>Q. falcata</i> , <i>Q. imbricaria</i> , <i>Q. marilandica</i> , <i>Q. palustris</i> , <i>Q. phellos</i> , <i>Q. rubra</i> , <i>Q. shumardii</i> , <i>Q. velutina</i>	150-270	82.9-90.5	0.4-5.8	0.4-3.8	1050-1190	1.8-2.4	177-257	150-270
14	<i>Q. coccinea</i> , <i>Q. falcata</i> , <i>Q. ilicifolia</i> , <i>Q. imbricaria</i> , <i>Q. palustris</i> , <i>Q. rubra</i> , <i>Q. velutina</i>	160-330	76.8-88.1	(-)13-17.7	(-)17-2.6	1055-1230	1.1-1.6	219-265	160-330
15	<i>Q. coccinea</i> , <i>Q. ellipsoidalis</i> , <i>Q. ilicifolia</i> , <i>Q. imbricaria</i> , <i>Q. marilandica</i> , <i>Q. palustris</i> , <i>Q. shumardii</i> , <i>Q. velutina</i>	200-290	12.0-96.3	(-)3.8-4.0	(-)4.0-0	900-1010	2.0-3.7	114-279	200-290

Cuadro 4. Lista de los géneros asociados a cada uno de los 12 ensamblajes taxonómicos identificados.

ENSA $\gamma$	GÉNEROS ASOCIADOS
1	<i>Acacia, Calochortus, Mimosa, Muhlenbergia, Pinus, Prunus, sección Quercus, Rhus</i>
2	<i>Carpinus, Clethra, Clusia, Dalbergia, Epidendrum, Ilex, Mimosa, Oreopanax, Persea, Prunus, sección Quercus, Saurauia, Symplocos, Ternstroemia</i>
3	<i>Juniperus, Penstemon, sección Quercus, Rhus</i>
4	<i>Acacia, Epidendrum, Mimosa, Muhlenbergia, Oreopanax, Pinus, Prunus, sección Quercus, Rhamnus, Saurauia, Styrax, Ternstroemia,</i>
5	<i>Clethra, Clusia, Epidendrum, Ilex, Magnolia, Oreopanax, Persea, sección Quercus, Rhamnus, Saurauia, Symplocos, Styrax, Weinmannia, Xylosma, Zonowiewia</i>
6	<i>Acer, Arctostaphylos, Berberis, Calochortus, Ceanothus, Cercocarpus, Cirsium, Juniperus, Muhlenbergia, Nolina, Penstemon, Phacelia, Pinus, sección Quercus, Rhamnus, Salix, Yucca</i>
7	<i>Alnus, Arbutus, Arceuthobium, Arctostaphylos, Berberis, Buddleja, Calochortus, Ceanothus, Garrya, Mimosa, Mimulus, Muhlenbergia, Penstemon, Philadelphus, Pinus, sección Quercus, Rhamnus, Salix, Tauschia</i>
8	<i>Carya, Nolina, Persea, Polygonum, sección Quercus</i>
9	<i>Cirsium, Cornus, Crataegus, Eriogonum, Fraxinus, Gelsemium, Ilex, Muhlenbergia, Nyssa, Osmanthus, Penstemon, Persea, Phacelia, Pinus, Prunus, sección Quercus, Taxodium, Yucca</i>
10	<i>Carya, Crataegus, Ilex, Mimosa, Penstemon, Ulmus</i>
11	<i>Aacer, Carya, Cirsium, Cornus, Crataegus, Fraxinus, Gelsemium, Ilex, Lindera, Magnolia, Mimosa, Muhlenbergia, Nyssa, Penstemon, Phacelia, Philadelphus, Pinus, Polygonum, Prunus, sección Quercus, Symplocos, Styrax, Taxodium, Ulmus, Yucca</i>
12	<i>Aacer, Amelanchier, Betula, Carpinus, Carya, Ceanothus, Cirsium, Cornus, Crataegus, Fraxinus, Heuchera, Ilex, Juglans, Juniperus, Lindera, Magnolia, Mimulus, Morus, Muhlenbergia, Ostrya, Penstemon, Phacelia, Platanus, Polygonum, Populus, Prunus, sección Quercus, Rhus, Salix, Tilia, Ulmus</i>
ENSA $\beta$	GÉNEROS ASOCIADOS
1	<i>Ceanothus, Mimulus, sección Quercus, Nolina, Penstemon, Calochortus, Berberis, Adenostoma, Arctostaphylos, Pinus, Garrya, Philadelphus, Holodiscus, Tauschia</i>
2	<i>sección Quercus, Rhus, Persea, Muhlenbergia, Acacia, Saurauia, Mimosa, Calochortus, Pinus</i>
3	<i>Clethra, Symplocos, Prunus, Persea, Saurauia, Epidendrum, Rhus, Acacia, Ilex, Dalbergia, Mimosa, Oreopanax, sección Quercus, Diospyros, Buddleja, Clusia, Ternstroemia, Matudaea, Cirsium, Rhamnus, Ilex, Amelanchier, Carpinus, Magnolia, Fagus</i>
4	<i>Symplocos, Saurauia, Oreopanax, Ilex, Epidendrum, Clethra, Clusia, Zinowiewia, Xylosma, Weinmannia, Ulmus, sección Quercus, Toxicodendron, Diospyros, Arctostaphylos, Styrax, Rhamnus, Persea, Magnolia</i>
5	<i>Rhus, Arctostaphylos, Betula, Phacelia, Penstemon, Muhlenbergia, sección Quercus, Yucca, Juniperus, Fendlera, Lewisia, Ceanothus, Rhamnus</i>
6	<i>Pinus, Tilia, Ostrya, Acacia, Chiratodendron, Mimosa, Muhlenbergia, Saurauia, sección Quercus, Rhamnus,</i>

- 7 *Muhlenbergia*, sección *Quercus*, *Styrax*, *Epidendrum*, *Ilex*, *Ternstroemia*, *Pinus*, *Rhamnus*,  
*Symplocos*, *Calochortus*, *Mimosa*, *Garrya*, *Clethra*, *Abies*, *Oreopanax*, *Saurauia*,  
*Penstemon*, *Meliosma*, *Arctostaphylos*, *Cleyera*, *Tauschia*, *Tilia*, *Phacelia*, *Fraxinus*,  
*Myrica*, *Zinowewia*, *Buddleja*, *Salix*, *Alnus*, *Polygonum*, *Taxodium*, *Crataegus*, *Arbutus*
- 8 *Tilia*, *Epidendrum* *Philadelphus*, *Chiratodendron*, *Holodiscus*, *Pinus*, sección *Quercus*,  
*Podocarpus*, *Litsea*, *Prunus*, *Oreopanax*, *Clethra*
- 9 *Muhlenbergia*, *Buddleja*, sección *Quercus*, *Ceanothus*, *Salix*, *Pinus*, *Acacia*, *Mimulus*,  
*Penstemon*, *Abies*, *Yucca*, *Arctostaphylos*, *Rhamnus*, *Arbutus*, *Tauschia*, *Juniperus*,  
*Berberis*, *Calochortus*, *Nolina*, *Platanus*, *Garrya*, *Alnus*, *Heuchera*, *Fraxinus*,  
*Arceuthobium*, *Rhus*,
- 10 *Persea*, *Taxodium*, *Osmanthus*, *Eriogonum*, *Cornus*, sección *Quercus*, *Gelsemium*, *Ilex*,  
*Nyssa*, *Pinus*, *Cirsium*, *Prunus*, *Ceanothus*, *Lindera*, *Fraxinus*, *Penstemon*, *Eriogonum*,  
*Magnolia*, *Crataegus*, *Litsea*, *Phacelia*, *Styrax*, *Acer*, *Carya*, *Clethra*, *Taxodium*
- 11 *Crataegus*, *Carya*, *Penstemon*, sección *Quercus*, *Ilex*, *Yucca*, *Mimosa*, *Prunus*, *Cirsium*,  
*Magnolia*, *Ulmus*, *Styrax*, *Nyssa*, *Symplocos*, *Acer*, *Pinus*, *Gelsemium*, *Illicium*, *Lindera*,  
*Phacelia*, *Philadelphus*, *Muhlenbergia*, *Cornus*, *Taxodium*, *Fraxinus*,
- 12 *Carya*, *Phacelia*, *Penstemon*, *Ulmus*, sección *Quercus*, *Cornus*, *Heuchera*, *Crataegus*,  
*Magnolia*, *Acer*, *Lindera*, *Cirsium*, *Polygonum*, *Amelanchier*, *Philadelphus*, *Abies*,  
*Symplocos*, *Phacelia*, *Rhus*, *Ilex*, *Magnolia*, *Clethra*, *Liquidambar*, *Taxodium*, *Pinus*
- 13 *Hamamelis*, *Penstemon*, *Pinus*, *Ilex*, *Crataegus*, *Berberis*, *Mimulus*, *Betula*, sección  
*Quercus*, *Carya*, *Yucca*, *Magnolia*, *Alnus*, *Phacelia*, *Salix*, *Cercis*, *Nyssa*, *Juniperus*, *Rhus*,  
*Cornus*, *Prunus*
- 14 *Penstemon*, *Phacelia*, *Acer*, *Muhlenbergia*, *Pinus*, *Polygonum*, *Tilia*, *Lindera*, *Ilex*,  
*Amelanchier*, *Salix*, *Heuchera*, *Populus*, *Crataegus*, *Betula*, *Prunus*, *Cirsium*, *Chimaphila*,  
*Carya*, *Ceanothus*, *Rhus*, *Cornus*, *Ostrya*, *Nyssa*, *Ulmus*, *Morus*, *Mimulus*, *Berberis*
- 15 *Crataegus*, *Polygonum*, *Ulmus*, *Populus*, *Acer*, *Cornus*, sección *Quercus*, *Prunus*, *Cirsium*,  
*Penstemon*, *Ceanothus*, *Heuchera*, *Carya*, *Salix*, *Juglans*, *Muhlenbergia*, *Betula*, *Rhus*,  
*Amelanchier*, *Cirsium*, *Prunus*, *Fraxinus*, *Alnus*, *Populus*, *Cornus*, *Tilia*

ENSA α	GÉNEROS ASOCIADOS
1	<i>Penstemon</i> , <i>Cirsium</i> , <i>Philadelphus</i> , <i>Phacelia</i> , <i>Salix</i> , <i>Yucca</i> , <i>Heuchera</i> , <i>Fendlera</i> , <i>Eriogonum</i> , <i>Cercocarpus</i> , <i>Muhlenbergia</i>
2	<i>Calochortus</i> , <i>Mimosa</i> , <i>Saurauia</i> , <i>Muhlenbergia</i> , <i>Persea</i> , <i>Rhus</i>
3	<i>Saurauia</i> , <i>Clethra</i> , <i>Oreopanax</i> , <i>Liquidambar</i> , <i>Symplocos</i> , <i>Acacia</i> , <i>Clusia</i> , sección <i>Quercus</i>
4	<i>Arctostaphylos</i> , <i>Rhus</i> , <i>Ceanothus</i> , <i>Garrya</i> , <i>Adenostoma</i> , <i>Penstemon</i> , sección <i>Quercus</i>
5	<i>Pinus</i> , <i>Chiratodendron</i> , <i>Tilia</i> , <i>Persea</i> , <i>Saurauia</i> , <i>Ostrya</i> , sección <i>Quercus</i>
6	<i>Juniperus</i> , sección <i>Quercus</i> , <i>Betula</i> , <i>Arctostaphylos</i> , <i>Rhus</i> , <i>Yucca</i> , <i>Penstemon</i>
7	<i>Penstemon</i> , <i>Pinus</i> , <i>Sidalcea</i> , <i>Tauschia</i> , <i>Adenostoma</i> , <i>Calochortus</i> , <i>Nolina</i> , <i>Mimulus</i> , <i>Ceanothus</i> , sección <i>Quercus</i>
8	<i>Oreopanax</i> , <i>Holodiscus</i> , <i>Epidendrum</i> , <i>Clethra</i> , <i>Tilia</i> , <i>Pinus</i> , <i>Taxus</i> , <i>Muhlenbergia</i> , <i>Cercocarpus</i> , <i>Litsea</i>
9	<i>Clethra</i> , <i>Arctostaphylos</i> , <i>Symplocos</i> , <i>Ternstroemia</i> , <i>Arbutus</i> , <i>Pinus</i> , <i>Epidendrum</i> , <i>Cleyera</i> , <i>Styrax</i> , <i>Ilex</i> , <i>Tauschia</i> , <i>Meliosma</i> , <i>Tilia</i> , <i>Pinus</i>
10	<i>Mimulus</i> , <i>Yucca</i> , <i>Buddleja</i> , <i>Pinus</i> , <i>Muhlenbergia</i> , sección <i>Quercus</i> , <i>Rhus</i> , <i>Ilex</i> , <i>Abies</i> , <i>Penstemon</i> , <i>Rhamnus</i> , <i>Juniperus</i> , <i>Prunus</i> , <i>Penstemon</i> , <i>Calochortus</i>
11	<i>Salix</i> , <i>Carya</i> , <i>Nolina</i> , sección <i>Quercus</i> , <i>Prunus</i> , <i>Polygonum</i> , <i>Pinus</i> , <i>Persea</i> , <i>Penstemon</i> , <i>Muhlenbergia</i> , <i>Litsea</i> , <i>Illicium</i> , <i>Nolina</i>



12	<i>Ilex, Litsea, Eriogonum, Nyssa, sección Quercus, Penstemon, Ceanothus, Osmanthus, Persea, Taxodium, Gelsemium, Nolina, Mimosa, Polygonum, Pinus, Ilex, Cornus, Fraxinus, Cirsium,</i>
13	<i>Mimosa, Penstemon, sección Quercus, Crataegus, Ilex, Prunus, Yucca, Carya, Magnolia, Acer, Cirsium, Styrax, Nyssa, Ulmus, Pinus, Symplocos, Illicium, Cornus, Lindera,</i>
14	<i>Abies, Ulmus, Acer, Tilia, Alnus, Prunus, Taxus, Amelanchier, Arceuthobium, Berberis, Betula, Carpinus, Salix, Chimaphila, Populus, Cornus, Polygonum, Fraxinus, Ilex</i>
15	<i>Penstemon, Abies, Phacelia, Clethra, Heuchera, Philadelphus, Magnolia, Rhus, Crataegus, Berberis, Amelanchier</i>
16	<i>Heuchera, Prunus, Cirsium, Polygonum, Pinus, Eriogonum, Crataegus, Salix, Muhlenbergia</i>
17	<i>Prunus, Penstemon, Mimosa, Juniperus, sección Quercus, Cirsium, Rhus, Yucca, Phacelia, Eriogonum</i>

---

Cuadro 5. Listado de los conjuntos de especies que han sido reconocidos por su similitud morfológica y/o por su capacidad de hibridación con otras especies. Se indica al ensamble climático al que pertenecen y los intervalos altitudinales en los que se encuentran.

Romero-Rangel (2006) <i>Acutifoliae</i>															
Especies	Ensamblajes climáticos										Ensamblajes históricos				
	1	2	3	6	5	7	8	9	10	1	2	3	4	6	8
<i>Q. conspersa</i>	1300-1800			1400-1800		1100-1700	1200-1500				1000-1800	1000-1900	1000-2000		
<i>Q. acutifolia</i>				2000-2200		1400-1900			1700-2200			1500-2300			
<i>Q. grahamii</i>	1900-2300					1600-2200					1900-2300	1500-2300			
<i>Q. sartorii</i>		1400-1900					1300-1500							1400-1900	1400-1900
<i>Q. xalapensis</i>	1200-1700						1300-1500								1200-1700
<i>Q. skinneri</i>	1000-1700						1200-1700			1000-1800				1300-1800	
<i>Q. brenesii</i>							1300-1600							1300-1500	
<i>Q. cortesii</i>	900-1400						900-1500							1000-1500	
<i>Q. uxoris</i>	1800-2200					1500-2000				1500-2000					
<i>Q. canbyi</i>			1500-1700					800-1400						1200-1800	
<i>Q. graciliramis</i>					1500-1700										1500-1700
<i>Q. albocincta</i>				800-1300					1000-1500		900-1600				
<i>Q. tenuiloba</i>			1900-2200											1900-2200	

Valencia (2006) *Lanceolatae*; González-Villarreal (2003); Valencia et al. (2011); Valencia y Cartujano (2002)

Especies	Ensamblajes climáticos										Ensamblajes históricos							
	1	2	6	7	8	9	10	2	3	4	5	6	8					
<i>Q. laurina</i>		2100-2400	2400-2800				2400-2800	2100-2700	2100-2900	2100-2800		2100-2700						
<i>Q. affinis</i>		1900-2200	1900-2200		1500-1900	2000-2300		1800-2400				1700-2000	1700-2200					
<i>Q. ocoteifolia</i>	1900-2200	2300-2600			1900-2200						1800-2600		1900-2200					
<i>Q. delgadoana</i>					1400-1700								1400-1700					
<i>Q. crispifolia</i>	1100-2000				1000-1600													
<i>Q. depressa</i>		2000-2300										2000-2300						
<i>Q. sapoteifolia</i>	1000-1300				1000-1500								1000-1500					
<i>Q. pinnativenulosa</i>					1000-1300								1000-1300					
<i>Q. salicifolia</i>				700-1400							700-1400							
<i>Q. iltisii</i>				800-1300							800-1300							
<i>Q. cualensis</i>	1600-2000																	

Spellenberg (1992); Tovar-Sánchez y Oyama (2004); Peñaloza-Ramírez (2011); Spellenberg y Bacon (1996)

Especies	Ensamblajes climáticos										Ensamblajes históricos					
	1	3	4	6	7	10	1	2	3	5	6					
<i>Q. scytophylla</i>	1700-2100			1600-2100	1300-1500	1700-2100	1800-2200	1700-2200	1500-2200							
<i>Q. hypoleucoides</i>		1800-2100	1600-2100	1700-2100				1800-2200					1700-2200			
<i>Q. sideroxylla</i>		2300-2600	2000-2400	2100-2600				2100-2600								
<i>Q. macvaughii</i>			2100-2300	2100-2200				2100-2400								
<i>Q. fulva</i>				2100-2400		2000-2200		2100-2400		2100-2400						
<i>Q. crassifolia</i>	1900-2400	2000-2600		2100-2600		2100-2400		2100-2700	2100-2600	2000-2500						
<i>Q. crassipes</i>				2500-2700		2300-2700		2300-2700								
<i>Q. x dysophylla</i>				2500-2700		2300-2500			2300-2600							
<i>Q. urbanii</i>				2400-2600	1900-2200				2100-2600	1900-2300						
<i>Q. conzattii</i>				1800-2200	1900-2200	1700-2300		1800-2300	1700-2300							
<i>Q. radiata</i>				2000-2500				2000-2500								
<i>Q. tarahumara</i>				1600-1900				1600-1900								

Muller (1936); Nixon y Muller (1993); Vázquez et al. (2004)

Especies	Ensamblajes climáticos					Ensamblajes históricos				
	2	3	4	5	NA	5	6	15		
<i>Q. hirtifolia</i>	1800-2100					1800-2100				
<i>Q. hypoxantha</i>		2200-2600	2200-2600				2200-2600			
<i>Q. hintoniorum</i>		2700-3000			2700-3000					
<i>Q. miquihuanaensis</i>		2600-2900					2600-2900			
<i>Q. gravesii</i>			1300-1800	1500-1800			1400-1900			
<i>Q. tardifolia</i>				2000-2100				2000-2100		
<i>Q. coahuilensis</i>			2100-2600		2100-2600					
<i>Q. galeanensis</i>		1900-2200					1900-2200			
<i>Q. flocculenta</i>		2100-2500					2100-2500			
<i>Q. saltilensis</i>		2100-2450	2100-2400				2100-2500			

## FIGURAS

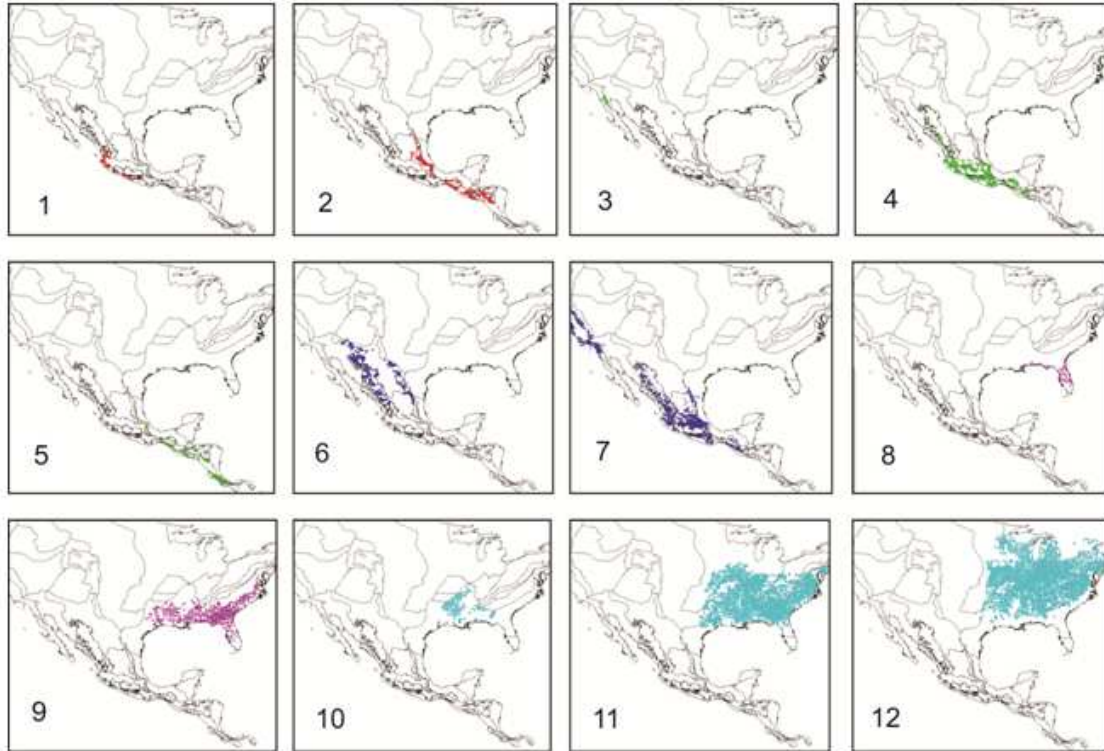


Figura 1. Distribución espacial de 12 ensambles  $\gamma$  (taxonómicos).

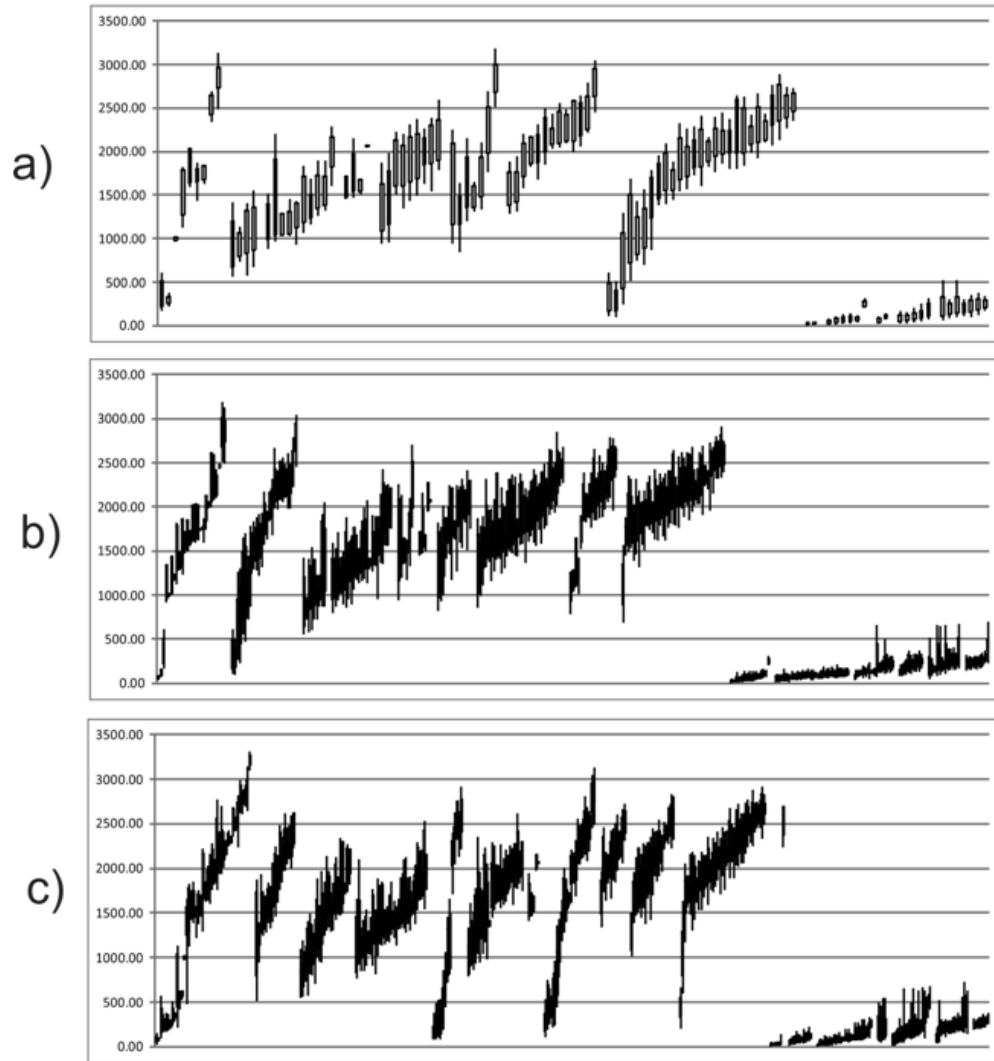


Figura 2. Distribución altitudinal de las especies que conforman cada uno de los ensambles:  
 a) ensambles taxonómicos ( $\gamma$ ), b) ensambles históricos ( $\beta$ ), c) ensambles climáticos ( $\alpha$ ).

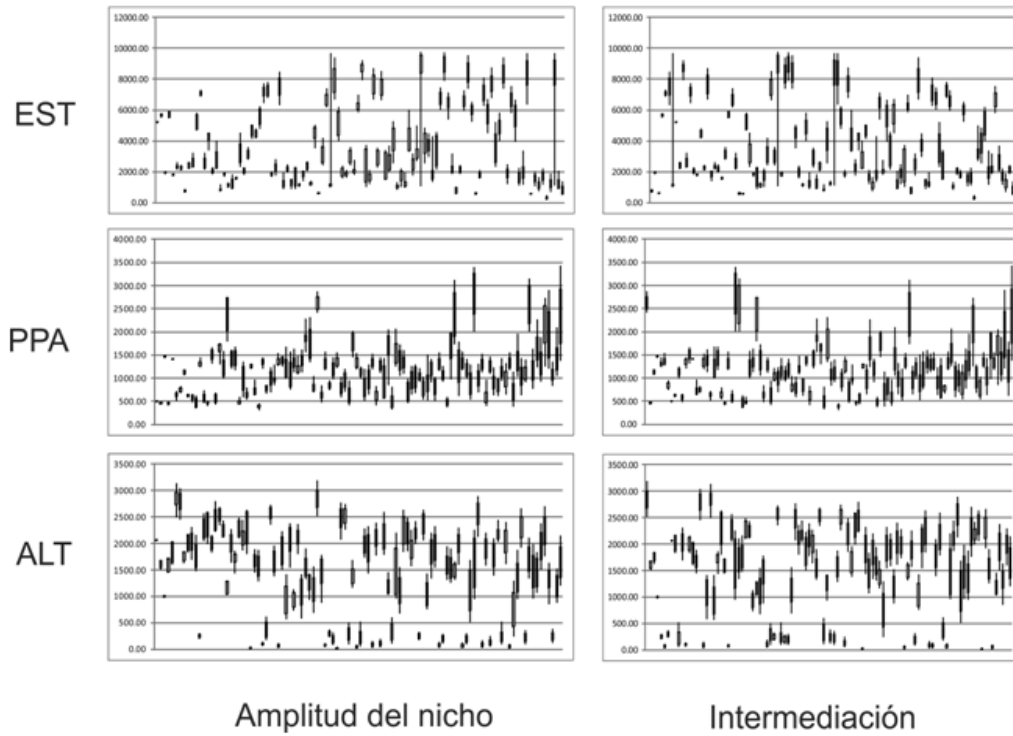


Figura 3. Estacionalidad de la temperatura (EST), precipitación promedio anual (PPA) y altitud (ALT) en función de la amplitud del nicho de cada especie así como de sus valores de intermediación iniciales.

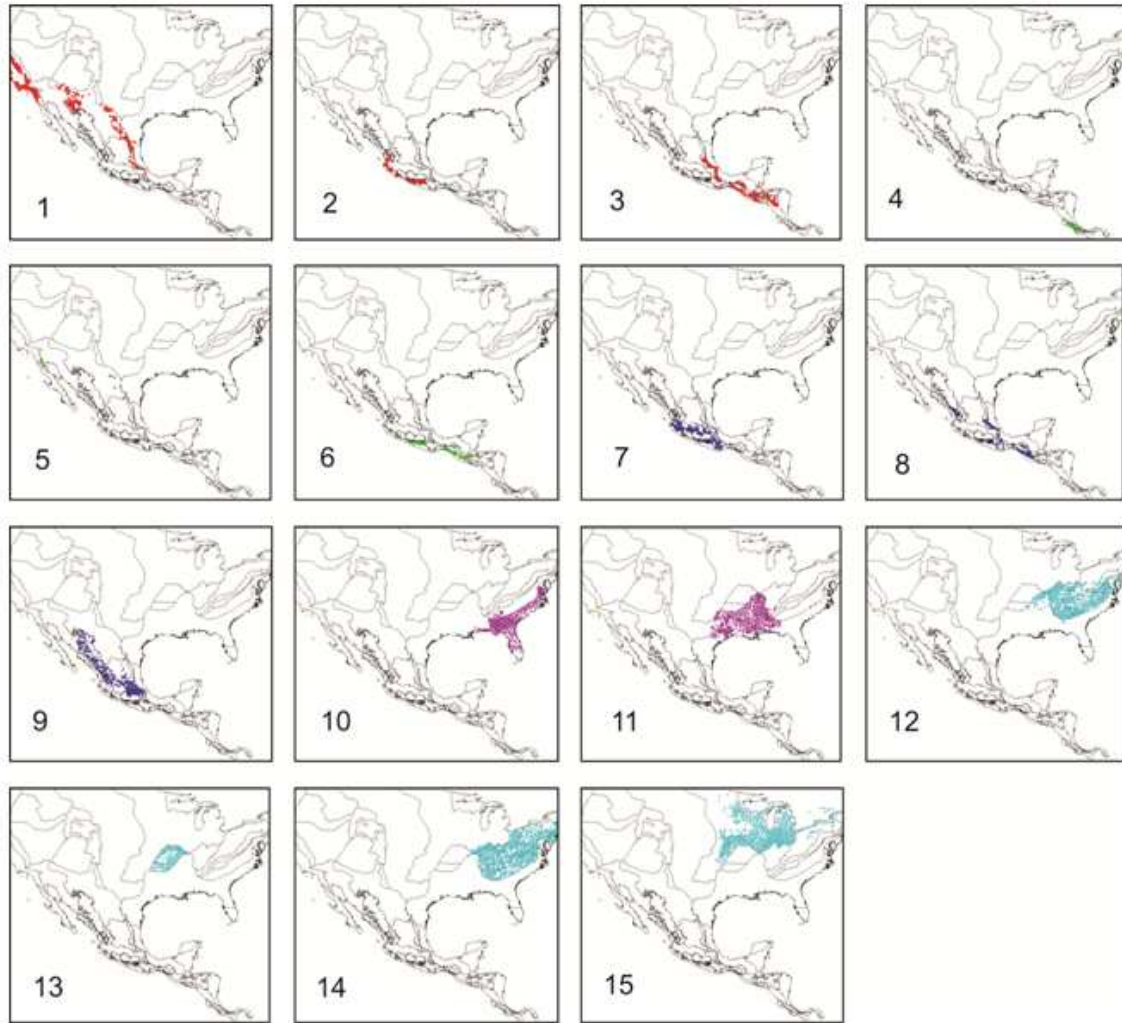


Figura 4. Distribución espacial de 15 ensamblajes  $\beta$  (históricos).

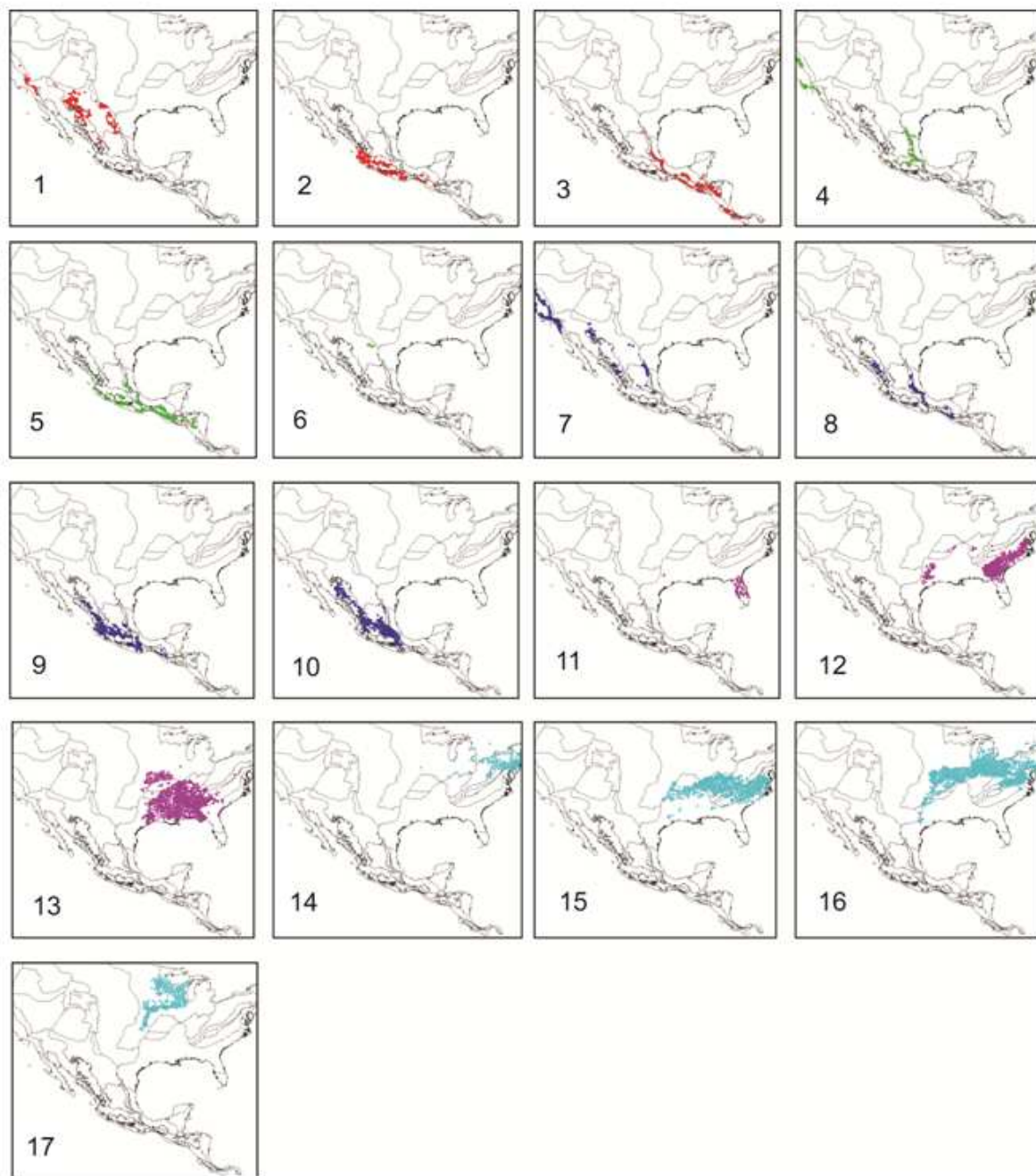


Figura 5. Distribución espacial de 17 ensambles  $\alpha$  (climáticos).

## **CAPÍTULO V**

### **Efectos climáticos del Pleistoceno en la distribución de los encinos rojos: evidencias palinológicas y modelaje de nicho ecológico**

A. Torres-Miranda, I. Luna-Vega, K. Oyama. 2013.



**Efectos climáticos del Pleistoceno en la distribución de los encinos rojos: evidencias palinológicas y modelaje de nicho ecológico**

A. Torres-Miranda<sup>1\*</sup>, I. Luna-Vega<sup>2</sup>, K. Oyama<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro, 8701. Colonia Ex-Hacienda de San José de la Huerta. C. P. 58190, Morelia, Michoacán, México.

<sup>2</sup>Laboratorio de Biogeografía y Sistemática. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Departamento de Biología Evolutiva. Apartado Postal 70-399. Ciudad Universitaria. C. P. 04510. D.F., México.

<sup>3</sup>Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES). Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro, 8701. Colonia Ex-Hacienda de San José de la Huerta. C. P. 58190, Morelia, Michoacán, México.

\*Correo electrónico de autor de correspondencia: [catomi@gmail.com](mailto:catomi@gmail.com)

**PALABRAS CLAVE:** Modelos de nicho ecológico, Último Máximo Glaciar, Pleistoceno, encinos rojos.

## Introducción

El Pleistoceno es uno de los periodos más recientes en la historia de la Tierra, caracterizado por complejos patrones de enfriamiento y calentamiento global ocurridos de manera iterativa. Estos ciclos se manifiestan con la alternancia de etapas más frías en relación al actual ( $\sim 8^{\circ}\text{C}$  menos), conocidas como glaciales, y etapas en las que el clima es similar o más cálido que el presente ( $2^{\circ}$ - $3^{\circ}\text{C}$  más), conocidas como interglaciales (Caballero et al. 2010). El Último Máximo Glacial (UMG), ocurrido hace 26500 a 19000 años, representa el periodo más reciente en el que los glaciares alcanzaron sus máximos volúmenes (Mix et al., 2001). Este estuvo caracterizado también por un descenso en el nivel del mar de  $\sim 130$  m en relación al actual (Clark et al., 2009). El avance de los glaciares ha sido ampliamente documentado para el este de Estados Unidos, siendo uno de los factores que explican la migración latitudinal de sus biotas. Overpeck et al. (1991, 1992), Prentice et al. (1991) y Webb III et al. (1998) proponen una migración latitudinal de los bosques deciduos, desplazando a los bosques mixtos y cálidos del sur, y siendo abundantes en la península de Florida en el UMG, hipótesis sustentada por datos palinológicos observados y los modelos climáticos de *Quercus*, *Carya* y *Alnus*. Los datos palinológicos de Jackson et al. (2000) también confirman que los elementos más frecuentes en la península de Florida y el sur de la planicie costera del Atlántico fueron dominados por *Quercus* y especies de Cupressaceae, además de polen de *Carya*, *Alnus*, y *Carpinus/Ostrya*. En general, en periodos de máximo enfriamiento, los bosques mixtos cálidos del este de Estados Unidos tuvieron una reducción en su área de distribución quedando posiblemente fragmentados en pequeños refugios, mientras que los encinos de los bosques mixtos templados de las Planicies Interiores fueron desplazados al sureste cubriendo un cinturón continuo a lo largo de la planicie costera (Overpeck et al. 1991, 1992, Prentice et al. 1991, Webb III et al.

1998).

Por otro lado, con base en evidencias glaciales (p.e. morrenas) del centro de México (en la Faja Volcánica Transmexicana) se plantea que en el UMG los volcanes más altos presentaban glaciares cuyos límites altitudinales se encontraban entre 3400-3940 msnm (casi 1000-1500 msnm menos que el actual), con descensos menores en los volcanes de las cuencas centrales (Iztaccíhuatl, Malinche y Nevado de Toluca) y un descenso pronunciado en los más cercanos al mar (Cofre de Perote y Tancítaro) según datos recopilados por Caballero et al. (2010).

La recopilación de datos paleolimnológicos y palinológicos en la Faja Volcánica Transmexicana como Tecocomulco (Caballero et al. 1999, Roy et al. 2009), Texcoco (González-Quintero y Fuentes-Mata 1980, Bradbury 1989, Sedov et al. 2009), Chalco (Lozano y Ortega-Guerrero 1994, 1998), Cuitzeo (Israde et al. 2002), Zirahuen (Ortega et al. 2010) y Zacapu (Metcalf et al. 2002) muestran que la vegetación montana del centro de México tuvo un posible desplazamiento de casi 1000 m por debajo de su límite actual durante el UMG. Los diagramas polínicos de las cuencas muestran una clara dominancia del polen de *Pinus*, siendo esto una evidencia de la migración hacia altitudes menores y de una posible expansión de la vegetación montana (Metcalf et al. 2002, Caballero et al. 2010). La presencia de polen de *Picea* ha sido documentada e indica la expansión de climas fríos en el centro del país. En trabajos recientes se ha documentado una gran variación climática en el centro de México con presencia importante de bosques mixtos (Lozano-García et al., 1993; Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1994), pero asociados a regímenes de precipitación complejos (Correa-Metrio et al., 2012a; Stevens et al., 2012).

En el norte de México se registraron cambios en la vegetación más drásticos, por ejemplo Meyer (1973) propone que el Altiplano de Chihuahua fue más frío y húmedo,

permitiendo la formación de bosques de coníferas *Pinus-Juniperus* en donde actualmente hay matorrales; mientras que en mayores altitudes (~2200 msnm) hubo una alta concentración de *Pinus-Quercus-Picea*, lo que permite proponer para el norte de México que las condiciones climáticas del UMG fueron ligeramente más húmedas y frías que las actuales (Metcalf et al., 2000). Un caso similar ocurre en Baja California y en la vegetación asociada a los chaparrales. Lozano-García et al. (2002) y Holmgren et al. (2011) mencionan que hubo una tendencia a la expansión de especies asociadas a los chaparrales durante el UMG, así como un aumento en los niveles lacustres, que tras la fase de transición al Holoceno fue sustituida por elementos desérticos tras la disminución en las condiciones de humedad.

Por último, estudios recientes realizados en la zona del lago de Petén-Itzá, en Guatemala, han arrojado nuevas evidencias para entender la dinámica de sus biotas. Bush et al. (1999), Mix et al. (2001), Correa-Metrio et al. (2012b,c) han documentado que en el UMG la vegetación que dominaba esta región estaba asociada a bosques templados de *Pinus-Quercus*, sugiriendo que las condiciones eran más frescas y húmedas en relación al presente. En estos estudios, se menciona también que el clima en esta región tuvo un periodo de enfriamiento relativamente constante desde los 86000 hasta hace 20000 años, que se vio interrumpido por oscilaciones climáticas drásticas denominadas eventos de Heinrich (Correa-Metrio et al. 2012). Sin embargo, la transición palinológica más importante se presenta entre el final del Pleistoceno y los comienzos del Holoceno, época en que las condiciones se tornaron más cálidas y secas promoviendo el auge de los pastos (*Poaceae*).

El modelado de nicho ecológico (MNE) de una especie describe su área potencial de distribución basado en los registros de colecta y extrapolados o interpolados, según el

algoritmo empleado, a áreas que presentan las mismas condiciones ambientales (Guisan y Thuiller 2005). A partir de las condiciones climáticas actuales, los algoritmos del modelado de nicho permiten identificar las mismas condiciones en escenarios climáticos distintos, pudiendo proyectar los datos actuales a escenarios de cambio climático y obteniendo incluso la paleo-distribución potencial de una especie (Wiens y Graham 2005), asumiendo nichos estables a través del tiempo (Peterson et al. 1999, Martínez-Meyer y Peterson 2006).

El MNE ha sido aplicado en una variedad de estudios que incluyen desde la extinción de especies, mecanismos de especiación, diversificación y conservadurismo del nicho (Martínez-Meyer et al., 2004; Martínez-Meyer y Peterson, 2006, Pearman et al. 2008), así como paleodistribuciones (Carstens y Richards, 2007; Richards et al., 2007; Waltari et al. 2007). Una de las aplicaciones más recientes del MNE es la propuesta de hipótesis alternativas acerca de la historia de sus poblaciones basadas en la cuantificación de la paleodistribución de una especie (Nogues-Bravo 2009). Estas hipótesis son ahora probadas utilizando métodos de coalescencia y estructura genética. (Richards et al., 2007). Los estudios realizados por Martínez-Meyer y Peterson (2006) y Martínez-Meyer et al. (2006) han fundamentado que los nichos de las especies se han mantenido constantes en periodos de tiempo relativamente recientes como el Pleistoceno, siendo el conservatismo temporal una de las propiedades del nicho de las especies.

La diversidad genética, como lo propone Hewitt (2000), puede ser consecuencia de fluctuaciones climáticas pasadas. Estudios recientes que combinan datos genéticos y modelado de nicho ecológico parecen corroborar que las expansiones o retracciones demográficas están soportadas por expansiones y retracciones de las áreas de distribución proyectadas en escenarios de cambio climático del Pleistoceno (Jakob et al., 2007, 2009; Raxworthy et al. 2006). La colonización rápida de una especie con pequeñas poblaciones,

como consecuencia de oscilaciones climáticas, puede tener como resultado una baja diversidad genética. Por otro lado, especies que mantienen poblaciones relativamente grandes y constantes en el tiempo pueden manifestar alta diversidad genética (Hewitt 2000).

El género *Quercus* es uno de los elementos más importantes en la flora del hemisferio norte (Nixon, 2006). Axelrod (1983) propone que la diversificación del género *Quercus* ocurrió entre el Oligoceno y el Mioceno, periodos en los que algunas especies modernas aparecieron. Los encinos probablemente se diversificaron como consecuencia de la heterogeneidad topográfica y climática del Terciario, siendo las fluctuaciones climáticas del Cuaternario una de las posibles causas de especiación reciente para estas especies (Hooghiemstra, 2006). La mayoría de las especies de encinos están restringidas a sectores específicos dentro de los continentes, mientras que sus ancestros posiblemente habitaron áreas geográficas más extensas, antes de que fueran fragmentadas por pastizales y matorrales (Axelrod, 1983; Manos y Stanford, 2001). Los resultados de Manos y Stanford (2001) apoyan la hipótesis de Axelrod (1983) de que los principales grupos de encinos evolucionaron en las áreas donde están presentes actualmente. Nuevas evidencias aportadas por el estudio de las especies de la sección *Lobatae* (encinos rojos) han apoyado la hipótesis de eventos recientes de especiación, al mismo tiempo que se ha enfatizado el papel de las fluctuaciones climáticas en la evolución reticular y genética de las especies de la sección (Torres-Miranda et al., 2013)

El objetivo de este estudio es evaluar el posible efecto de los cambios climáticos del Pleistoceno en la distribución de los encinos rojos, en particular del UMG, con dos modelos de circulación de gases, mediante el modelado de nicho ecológico, para proponer hipótesis acerca de la dinámica de procesos de expansión, contracción y migración del área de

distribución de las especies en transiciones de periodos de enfriamiento y calentamiento global. Al mismo tiempo, se analizó la congruencia entre los modelos obtenidos con los datos paleoambientales publicados, con énfasis en los estudios del este de los Estados Unidos, para la Faja Volcánica Transmexicana en México y la región del Petén en América Central. Se analizó si existe relación entre la diversidad y estructura genética de las especies de la sección *Lobatae* y los taxones asociados a éstas.

## **Materiales y métodos**

### *Datos de distribución e información ambiental*

Los datos de distribución para 103 especies de encinos rojos que componen la sección *Lobatae* en América del Norte fueron obtenidos en una revisión exhaustiva de los ejemplares depositados en los siguientes herbarios: MEXU, ENCB, IEB, XAL, UANL, y CHAP. Además se hizo una consulta de la información disponible del Global Biodiversity Information Facility (acceso a través del portal [www.gbif.org](http://www.gbif.org)). Los datos de distribución de los encinos de California fueron obtenidos mediante una consulta en el Consortium of California Herbaria ([ucjeps.berkeley.edu/consortium/](http://ucjeps.berkeley.edu/consortium/)). Por último, se hizo una revisión de monografías y estudios florísticos del género *Quercus* (consultar una revisión detallada en Torres-Miranda et al., 2011). Se construyó una base de datos por especie asociadas a su longitud y latitud. Removimos los registros duplicados por especie y depuramos la base de datos siguiendo a Valencia (2004). De esta manera obtuvimos 15,744 sitios de colecta sin duplicados para 103 especies de encinos rojos.

Los escenarios ambientales tanto del presente como del pasado se encuentran disponibles en una serie de 19 variables que resumen los aspectos climáticos. Los datos climáticos recientes fueron obtenidos de la base de datos World Clim (Hijmans et al. 2005).

Para realizar las proyecciones a escenarios del UMG (hace ~21000 años) empleamos los datos paleoambientales de dos modelos de circulación global de gases: Community Climate System Model (CCSM; <http://www.cesm.ucar.edu/> Kiehl and Gent 2004) y el Model for Interdisciplinary Research on Climate (MIROC, version 3.2; [www.ccsr.u-tokyo.ac.jp/hasumi/MIROC/](http://www.ccsr.u-tokyo.ac.jp/hasumi/MIROC/)). Remuestreamos estas capas climáticas de resolución original mediante una convolución cúbica implementada en ArcView 3.2 (ESRI, 1999) hasta obtener una resolución final de 30 arco segundos (~1 km<sup>2</sup>).

#### *Redes de ensamble en encinos rojos*

Con el propósito de discernir la respuesta de un conjunto de especies ante las fluctuaciones climáticas e identificar si éstas están asociadas a expansiones o contracciones en sus áreas de distribución, empleamos los ensambles macroecológicos propuestos por Torres-Miranda et al. (ver Capítulo IV) basados en el solapamiento de sus nichos ecológicos. Las redes de ensamble fueron obtenidas al eliminar la redundancia de las variables climáticas, por lo que únicamente se utilizaron siete de las 19 variables originales de World Clim (rango de temperatura diurna, estacionalidad de la temperatura, temperatura promedio en la estación seca, temperatura promedio en la estación fría, precipitación promedio anual, estacionalidad de la precipitación, precipitación promedio en la estación seca). Utilizamos los doce ensambles  $\gamma$ , que consideran el intervalo completo de distribución de cada especie, y los caracterizamos climática y altitudinalmente en función de los tipos de vegetación a los que están asociados (ver Cuadro 1).

#### *Modelado del Nicho Ecológico*



Modificamos la propuesta de Pearson et al. (2007) para el MNE. Para cada especie se generaron diez subconjuntos de localidades de colecta de cada especie de manera aleatoria, de tal forma que en especies con más de 50 registros, cada uno de los subconjuntos tuviera el 20% del total de localidades únicas; en el caso de especies con 10 a 49 registros, cada subconjunto tuvo el 40% de las localidades únicas; en el caso de especies con menos de 10 registros, cada subconjunto tuvo entre el 60-70% de localidades únicas. La distribución potencial de las especies fue predicha mediante un algoritmo de máxima entropía con el uso del software MAXENT 3.3.1 (Phillips et al. 2004, 2006) utilizando únicamente siete variables sin redundancia estadística. Modelamos cada subconjunto de datos utilizando un umbral de convergencia de 1000 iteraciones para cada modelo. Los archivos de salida están asociados a un mapa de probabilidad que toma valores de 0 a 1, los cuales fueron importados a un Sistema de Información Geográfica en ArcView 3.2 (ESRI, 1999).

Cada uno de los modelos obtenidos fue “binarizado” mediante un umbral de corte. El umbral de corte se determinó mediante el siguiente procedimiento: a) intersecamos los registros de cada subconjunto con su modelo asociado de MaxEnt, b) analizamos la distribución de las probabilidades en cada subconjunto de datos, c) debido a que los subconjuntos presentan una tendencia hacia la normalidad, utilizamos como umbral inferior  $\bar{X} - s$  y como umbral superior a  $\bar{X} + s$ , con el fin de excluir los valores extremos de probabilidad en cada subconjunto. Para cada especie, utilizamos únicamente uno de los diez mapas binarios, seleccionado aquel modelo con el índice de concordancia *kappa* más alto según la propuesta de Cohen (1960):

$$k: (P_o - P_c) / (1 - P_c)$$

$$P_o = (a+d)/n \rightarrow \text{proporción de concordancia observada}$$

$P_c = [(a + b)/n] \times [(a + c)/n] + \{[(c + d)/n] \times [(b + d)/n]\} \rightarrow$ proporción de concordancia esperada

a, b, c, d se refieren a:

a  $\rightarrow$  ocurrencias predichas por el modelo

b  $\rightarrow$  ausencias confirmadas que son predichas por el modelo (valores de comisión)

c  $\rightarrow$  ocurrencias no predichas por el modelo (valores de omisión)

d  $\rightarrow$  ausencias confirmadas no predichas por el modelo

Para evaluar los valores de comisión, obtuvimos un conjunto de 30 localidades por especie en lugares donde se tiene la certeza que la especie no está presente (pseudo-ausencias), el número de pseudo-ausencias que predice cada modelo binario fue considerado como el costo de comisión. El costo de omisión, es el número de localidades no predichas en los modelos binarios considerando el total de localidades para cada especie. Las 10 réplicas independientes obtenidas con cada subconjunto se realizaron para cumplir con la sugerencia de Nogues-Bravo et al. (2008) que menciona que los procedimientos de "*k-folds*" (un conjunto de datos dividido en subconjuntos que generan múltiples modelos) son ideales para la validación final de un modelo de distribución.

Se cuantificaron las áreas de presencia de las especies para evaluar expansiones o contracciones en las áreas de distribución; además se sumaron todos los modelos para analizar el efecto de las fluctuaciones climáticas en la composición y riqueza de especies entre los dos escenarios de UMG y tratar de establecer la dinámica de cambio en la distribución de las especies entre periodos de enfriamiento y calentamiento. Analizamos si los ensambles de especies propuestos con base en la similitud de sus nichos presentan respuestas similares ante las oscilaciones climáticas para proponer patrones de expansión y/o retracción por ensamble climático. Finalmente, comparamos las hipótesis identificadas

por MNE con evidencias palinológicas y reconstrucciones paleoambientales realizadas para el este de Estados Unidos, la Faja Volcánica Transmexicana y la región del Petén en América Central. De la misma manera, recopilamos los patrones filogeográficos identificados para las especies que conforman la sección *Lobatae*, así como de especies de plantas asociadas a los ensambles climáticos identificados para la sección (ver capítulo IV), y los comparamos con los datos paleoambientales y con los resultados obtenidos en el MNE.

## **Resultados**

### *Modelos de nicho ecológico*

Se obtuvieron los modelos de distribución actual para 103 especies de encinos de la sección *Lobatae* de América del Norte. Los valores *kappa* de los modelos binarios seleccionados oscilaron entre 0.559 y 0.921, por lo que podemos deducir que son modelos con buena concordancia y buen poder predictivo. Los valores de omisión en los modelos con los mejores índices de *kappa* presentan valores de entre 0.325 y 0.287. Los modelos con mejor concordancia de datos corresponden a especies con amplia distribución (por ejemplo *Q. candicans*, *Q. conspersa*, *Q. crassifolia*, *Q. eduardii*, *Q. elliptica*).

### *Diversidad actual: diferenciación ecológica en la sección Lobatae*

Los 103 modelos de distribución obtenidos para las condiciones actuales se encuentran resumidos en la Fig. 1a. En Estados Unidos, los principales centros de riqueza para encinos rojos se encuentran ligados a los bosques mixtos de *Quercus-Carya-Pinus* en la Planicie Costera del Atlántico, y a los bosques templados deciduos de *Quercus-Carya* de las Planicies Interiores. Los principales centros de riqueza para la sección *Lobatae* en los

sistemas montañosos de México y América Central se encuentran en los extremos oriental y occidental de la Faja Volcánica Transmexicana, donde esta provincia converge con la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre del Sur en su región occidental, y con la Sierra Madre Oriental y la Sierra de Juárez en su región oriental. Estos resultados ya habían sido identificados por Torres-Miranda et al. (2011). Otro centro de diversidad importante, debido al gran número de ensamblajes presentes en la región, se localiza en la convergencia de la Sierra Madre de Chiapas, Los Altos de Chiapas y la Sierra de los Cuchumatanes al sur de México y norte de Guatemala. Los centros de diversidad secundaria se localizaron en el norte de la Sierra Madre Oriental y al norte de la Sierra Madre Occidental, zonas donde convergen especies de dos ensamblajes diferentes.

### *Proyecciones UMG*

Se resumieron las proyecciones para 103 especies de encinos rojos bajo dos escenarios de circulación de gases para el UMG: CCSM y MIROC (Fig. 1b-c). Los resultados en ambos escenarios parecen tener discrepancias importantes en el tamaño y forma de las áreas de distribución aunque existen áreas de coincidencia. El escenario CCSM presenta un aumento sustancial en las áreas de distribución de la mayoría de las especies, mientras que el escenario MIROC presenta una expansión moderada de las áreas de distribución, y en algunos de los casos con distribuciones similares a las actuales.

En el este de Estados Unidos, el escenario CCSM predice una migración de la sección hacia el sur, formando un extenso cinturón a lo largo de la Planicie Costera del Atlántico y del Golfo en Texas (ver Fig. 1). La zona de mayor diversidad se localiza en la parte adyacente a la península de Florida. En la misma región, el escenario MIROC predice la migración de la sección hacia el sur, conformando un cinturón que se extiende a lo largo

de la Planicie Costera del Atlántico, aunque de menor extensión al encontrado según el escenario CCSM. En este último escenario, la diversidad de especies se concentra en un cinturón restringido al norte de la península de Florida.

En el caso de las especies de California, ambos escenarios predicen un aumento sustancial en las áreas de distribución de las cuatro especies de la sección que habitan esta región, aunque el escenario MIROC contempla la colonización del Valle Central de California por parte de las especies de la sección, un proceso que no es posible distinguir en el escenario CCSM. Una incongruencia mayor en los patrones de diversidad encontrados en ambos escenarios se localiza en el norte de México. El escenario CCSM sugiere un aumento de las áreas de distribución de las especies que se encuentran al sur de la Sierra Madre Occidental y sobretodo en la Meseta Central, mientras que las proyecciones de las especies del norte de la Sierra Madre Oriental sugieren una expansión hacia el interior de Coahuila y San Luis Potosí en los cordones montanos aislados. El escenario MIROC plantea que las especies de la Sierra Madre Occidental y el norte de la Sierra Madre Oriental ampliaron de manera importante sus áreas de distribución, pero sugiere una expansión moderada de las especies presentes en la Meseta Central.

Por otra parte, en los Sistemas Centrales de México (Faja Volcánica Transmexicana y Sierra Madre del Sur) y en los Sistemas Mesoamericanos (principalmente Sierra Madre de Chiapas, Altos de Chiapas y Arco Volcánico de Guatemala) los escenarios CCSM y MIROC presentan resultados similares. Las áreas de distribución de las especies aumentan considerablemente bajo el escenario CCSM, aunque en el escenario MIROC el aumento es menor, es claro que las especies pudieron tener áreas de distribución más amplias en estos sectores. La diversidad de especies aumenta considerablemente en las partes occidental y central de la Faja Volcánica Transmexicana, así como en el sector oriental de la Sierra

Madre del Sur y en el norte de los sistemas montanos de Guatemala.

## **Discusión**

### *La migración latitudinal en el este de Estados Unidos*

Los resultados permiten plantear que cada ensamble tuvo diferentes respuestas ante las fluctuaciones climáticas. El UMG fue un periodo de reducción drástica en la distribución de los encinos rojos asociados a los bosques mixtos del sur y los bosques de *Quercus-Carya-Pinus* de la planicie costera del Atlántico implicando una migración latitudinal hacia el norte de la península de Florida y con posibles zonas de refugio de menor extensión a lo largo de la Planicie Costera del Golfo, donde se entremezclaron con especies de otros ensambles (ver Fig. 2). En caso contrario, los encinos rojos asociados a bosques deciduos de *Quercus-Carya* y los bosques mixtos mesofíticos (*Quercus-Pinus-Carya-Fagus-Magnolia*) de las Planicies Interiores sufrieron una migración latitudinal más drástica, pero manteniendo sus poblaciones en un cinturón de vegetación más o menos extenso, desde el oeste de Virginia hasta la planicie costera cerca de Texas. Los dos escenarios son congruentes con los resultados reportados por Overpeck et al. (1991, 1992), Prentice et al. (1991) y Webb III et al. (1998), quienes mencionaron que los bosques deciduos templados han experimentado una migración latitudinal, desplazando a los bosques mixtos y cálidos del sur, llegando a ser abundantes en la Península de Florida, como lo corroboran los datos de polen y los modelos climáticos de *Quercus*, *Carya* y *Alnus*. Los datos palinológicos de Jackson et al. (2000) también confirman que los elementos más frecuentes en la Península de Florida y el sur de la planicie costera del Atlántico fueron dominados por *Quercus* y especies de Cupressaceae, además de polen de *Carya*, *Alnus*, y *Carpinus/Ostrya*. En general, en periodos de máximo enfriamiento los bosques mixtos cálidos del este de

Estados Unidos tuvieron una reducción en su área de distribución quedando posiblemente fragmentados en pequeños refugios, mientras que los encinos de los bosques mixtos templados de las Planicies Interiores fueron desplazados al sureste cubriendo una franja a lo largo de la planicie costera y formando un cinturón de bosque más o menos continuo.

*El centro de México: expansiones en una historia climática de contrastes*

La Faja Volcánica Transmexicana (FVT) es la región fisiográfica que cuenta con la mayor cantidad de estudios paleoambientales. Los resultados más recientes que presentan Caballero et al. (2010) indican una disminución de la temperatura de entre 6 y 8°C y una marcada heterogeneidad a lo largo de la FVT, siendo los lugares más cercanos a los océanos los más húmedos y templados, lo cual favorecería a los encinos rojos característicos de zonas montañas húmedas (Zavala, 1999; Valencia, 2004; Nixon, 2006). Los modelos obtenidos en ambos escenarios para la FVT (Fig. 3) muestran un aumento en las áreas de distribución de las especies de bosques húmedos de la FVT, particularmente en las Serranías de Jalisco y en los Campos Volcánicos de Michoacán, incrementado su diversidad hacia el norte de Michoacán. Hay pocos datos paleoambientales que corroboran estos resultados, uno de ellos es el elaborado por Bradbury (1997, 2000) para el lago de Pátzcuaro, en donde se propone que la zona tenía mayor humedad y temperaturas más frías en el UMG. También existe evidencia sobre un avance glacial en el Volcán Tancítaro (Lachniet y Vázquez-Selem, 2005; Caballero et al., 2010), lo que implica temperaturas más frías y con mayor aporte de humedad en las áreas circundantes. Sin embargo, Correa-Metrio et al. (2012a) mencionan que en la región de Zacapu las condiciones fueron frías pero secas, siendo abundantes los pinos. Otras hipótesis interesante que se generan con los modelos y que deberían ser corroborados o refutadas con estudios paleoambientales futuros

es la expansión de las áreas de distribución de las especies del sur de la FVT, especialmente hacia la Sierra de Taxco en Guerrero, permitiendo la migración hacia las zonas circundantes del Balsas, e incluso llegando a establecer un puente entre el centro de la FVT y la SMS, sitios que se caracterizan por compartir un gran número de especies montanas.

Sin embargo, la principal discrepancia entre los escenarios se concentra en el sector oriental de la FVT. El escenario MIROC permite hipotetizar un decremento en la diversidad de especies en el este de la FVT, en la zona de las cuencas del Valle de México, congruente con la información paleoambiental proporcionada por Lozano-García et al. (1999) para el lago de Tecocomulco, Lozano-García y Ortega (1998) para los lagos de Chalco-Textcoco, Lozano-García et al. (2005) para el lago de Chignahuapan y Stevens et al. (2012) para la cuenca de Valsequillo (Puebla), concluyendo que en el UMG deberían de existir condiciones frías y secas dominando *Pinus* los registros de polen, y disminuyendo el área de bosques e incrementando la superficie de pastizales. De manera contraria, el escenario CCSM estima que las especies de los ensamblajes subhúmedos templados pudieron ampliar sus áreas de distribución en el este de la FVT.

Las discrepancias más importantes en los MNE obtenidos para las proyecciones MIROC y CCSM se originan básicamente en los cambios en las tasas de precipitación estimadas en ambos escenarios. El escenario CCSM estima que además de una disminución en las temperaturas existe un incremento sustancial en las tasas de precipitación, mientras que el escenario MIROC estima que las tasas de precipitación no tuvieron un aumento tan drástico, incrementando incluso la aridez en ciertas regiones.

#### *Mesoamérica y la historia climática asociada al Petén*

Para las especies de encinos rojos de los Sistemas Mesoamericanos (del estado de Chiapas



hasta Honduras), nuestros resultados nos permiten proponer que hubo un aumento en las condiciones de humedad que permitieron la expansión de las áreas de distribución de las especies que conforman los tres ensamblajes principales, al mismo tiempo que migraban hacia pisos altitudinales inferiores. La expansión y migración también se presentaría en la mayor parte de Guatemala (preferentemente en los sistemas montañosos del norte, como las sierras de Alta y Baja Verapaz) hasta las serranías del centro de Honduras. Islebe y Hooghiemstra (1997) proponen a partir de datos paleoambientales que en el UMG hubo una expansión de los bosques de *Quercus* hacia las tierras bajas de Guatemala, tal como se visualiza en los dos escenarios aquí utilizados. Bush et al. (2009) y Correa-Metrio et al. (2012b, 2013) han corroborado que durante el UGM, la región del Petén presentaba condiciones más frescas y húmedas permitiendo el establecimiento de bosques mixtos de *Pinus-Quercus*. Estos autores proponen que durante el UGM las condiciones de humedad fueron uniformes a lo largo de América Central, lo cual apoya los datos encontrados en este estudio.

El único sitio en que se observa un decremento en la diversidad en Mesoamérica es el departamento de Huehuetenango, en Guatemala, más exactamente en la Sierra de los Cuchumatanes y las áreas montañosas del centro del país. Evidencia paleo-glaciar presentada por Lachniet y Vázquez-Selem (2005) para la Meseta de los Cuchumatanes confirman la presencia de una capa de hielo no muy extensa, lo que revela climas fríos y secos para las zonas circundantes.

#### *Efecto de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno en la diversidad genética*

Hewitt (2000) propone que los patrones de diversidad genética entre las poblaciones de una especie pueden ser consecuencia directa de las fluctuaciones climáticas pasadas al afectar

tanto sus tamaños poblacionales como sus áreas de distribución. Cuando las poblaciones ancestrales de una especie se localizaban en refugios, una rápida colonización promovida por fluctuaciones climáticas puede tener como resultado una baja diversidad genética en las nuevas poblaciones. Por el contrario, cuando las áreas de distribución de las especies son relativamente grandes y constantes a través del tiempo la diversidad genética de sus poblaciones es alta. (Hewitt, 2000). La hibridación es un proceso que ha sido considerado un proceso que promueve la diversidad genética en plantas debido a cambios rápidos en el material genético (Rieseberg, 1997; Peñaloza-Ramírez et al., 2010).

Peñaloza-Ramírez (2011) ha reportado niveles altos de diversidad en especies con áreas de distribución amplias en los sistemas montañosos de México (*Q. castanea*, *Q. sideroxylla*, *Q. hypoleucooides* y *Q. scytophylla*). En estas especies, las proyecciones del MNE para el UMG coinciden en un aumento en sus áreas de distribución, por lo que sus poblaciones pudieron tener grandes tamaños poblacionales en el pasado lo cual puede promover los altos niveles de diversidad genética. Resultados similares son encontrados para *Q. lobata* en California (Gravit et al. 2006, Gugger et al. 2013). En ésta especie se identificó una alta diversidad genética, mientras que la evidencia paleoambiental y el MNE muestran que las poblaciones parecen ser constantes a lo largo del Pleistoceno.

González-Rodríguez et al. (2004) encuentran una diversidad genética relativamente alta entre las especies *Q. affinis* - *Q. laurina*, pero baja en comparación con especies de amplia distribución. Estos autores proponen que las poblaciones de ambas especies no sufrieron reducciones poblacionales drásticas en el Pleistoceno, coincidiendo con lo reportado en el MNE de este estudio. Los autores mencionan que las migraciones recurrentes en ambas especies pueden explicar el posible origen de haplotipos de amplia

distribución, lo cual podría deberse a cambios climáticos abruptos producidos por eventos Heinrich. González-Rodríguez et al. (2004) mencionan que la diversidad génica aumenta en las zonas de contacto entre ambas especies, las cuales pudieron ser más amplias en el Pleistoceno según lo encontrado en nuestro análisis de MNE. Albarrán-Lara (2011) encuentra una diversidad genética alta entre un complejo de encinos blancos: *Q. magnoliifolia* - *Q. resinosa*. Las zonas de simpatría en ambas especies están fuertemente relacionadas con las zonas de mayor diversidad de haplotipos, las cuales pudieron ser favorecidas en el UMG del Pleistoceno debido a un aumento en las áreas de distribución según el MNE.

Se han documentado eventos importantes de introgresión entre especies, dichos eventos están asociados a un aumento expansiones en las áreas de distribución de las especies, ya que al mismo tiempo aumenta su simpatría geográfica y con ello el flujo génico. Este patrón ha sido reportado para los siguientes complejos: *Pinus strobiformis* - *P. ayacahuite* (Moreno-Letelier y Piñero, 2008), *Pinus montezumae* - *P. hartwegii* (Matos y Schaal, 2000), *P. montezumae* - *P. pseudostrobus* (Delgado et al., 2007), lo que además repercute en que las zonas de contacto secundario promuevan altos niveles de diversidad genética (González-Rodríguez et al., 2004; Moreno-Letelier y Piñero, 2008). En el caso de los encinos rojos, el amplio espectro de hibridación entre *Q. hypoleuroides* - *Q. scytophylla* - *Q. sideroxylla* en el norte de la Sierra Madre Occidental (Peñaloza-Ramírez et al. 2010), también está relacionada a expansiones de sus áreas de distribución propuestas en este estudio.

Un estudio filogeográfico de *Quercus rubra* (Magni et al., 2005) mostró una baja diversidad genética y poblaciones con cierta estructura genética que no es significativa a lo largo de su distribución, un patrón inusual para encinos. La baja estructura genética se

puede explicar por que las poblaciones de la especie no sufrieron una contracción significativa en su área de distribución en el UMG, manteniendo poblaciones relativamente grandes y continuas en cinturones de vegetación también reportadas en reconstrucciones paleoambientales. Sin embargo, esto parece contradecir en parte los bajos niveles de diversidad reportados para la especie. Nuestros resultados sustentan la hipótesis de que *Q. rubra* pudo mantener un área de distribución más o menos extensa en un cinturón de vegetación que se extiende a lo largo de la Planicie Costera del Atlántica. Aldrich et al. (2003) y Magni et al. (2005) mencionan que hay una compleja hibridación entre ésta especie y el conjunto integrado por *Q. coccinea*, *Q. ilicifolia*, *Q. imbricaria*, *Q. palustris*, *Q. shumardii* y *Q. velutina*, casi todas éstas especies son características del ensamble asociado a los bosques deciduos mixtos, por lo que análisis detallados de otras especies podrían arrojar resultados similares al obtenido para *Q. rubra*.

La compilación de datos genéticos presentados por Soltis et al. (2006) y Jaramillo-Correa et al. (2009) para los taxones presentes en el este de Estados Unidos parecen corroborar dos hechos: a) un reiterado patrón de migración (colonización) de las poblaciones de la Planicie Costera del Atlántico hacia las Planicies Interiores de Estados Unidos, este patrón recurrente es congruente con los modelos proyectados al UMG, ya que la propuesta es que han existido migraciones recurrentes de las especies de las Planicies Interiores, migrando hacia latitudes inferiores en la Planicie Costera del Atlántico en periodos de enfriamiento y regresando a las Planicies Interiores en periodos de calentamiento global. Soltis et al. (2006) proponen que los efectos genéticos de los cuellos de botella, es decir la reducción de la variación genética, puede ser consecuencia directa de la reducción de las áreas de distribución de las especies debidas a las contracciones del UMG. La evidencia registrada por Soltis et al. (2006) para algunos taxones animales del

este de Estados Unidos muestran poblaciones genéticamente estructuradas que pueden ser atribuidas al aislamiento en el UMG en pequeñas zonas de refugio distribuidas en la península de Florida, en la zona del río Apalachicola y en la parte sur de Texas, patrón recurrente en especies como *Elaphe obsoleta* (Burbrink et al., 2000), *Sceloporus undulatus* (Leache y Reeder, 2002) y *Pseudacris crucifer* (Austin et al., 2002). Estudios de estructura filogeográfica reciente en plantas como *Liquidambar styraciflua* (Morris et al., 2008) y *Fagus grandifolia* (Morris et al., 2010) también han propuesto la existencia de refugios para taxa característicos de los bosques cálidos de la Planicie Costera del Atlántico.

La historia evolutiva que reflejan los centros de diversidad genética está altamente correlacionada con procesos de expansión y contracción recurrentes del área de distribución de las especies. Como proponen Hewitt (2000) y Sosa et al. (2011), la alta diversidad genética puede estar correlacionada a dos factores: a) la presencia de varias zonas de refugio, como en el caso de algunas especies que actualmente se distribuyen en los bosques cálidos de la Planicie Costera del Atlántico; b) que las especies mantengan áreas de distribución relativamente amplia y sin reducciones importantes ante eventos de cambio climático global, como las especies presentes en el centro de la Faja Volcánica Transmexicana.

#### *Expansiones, contracciones y migraciones en UMG: una hipótesis para la sección Lobatae*

Los resultados generales para México y América Central son congruentes con lo esperado por Graham (1999) y Hooghiemstra (2006), quienes mencionan que las fluctuaciones climáticas han sido un factor de expansión y contracción en el área de distribución de las especies, siendo los periodos de enfriamiento los que favorecen la expansión de muchas especies templadas hacia pisos altitudinales inferiores y pudiendo colonizar zonas más

amplias De manera general, podemos mencionar que el escenario climático del modelo de circulación CCSM implican un descenso fuerte en la temperatura global aunado a un aumento en las tasas de precipitación. El escenario MIROC presenta datos conservadores en la fluctuación ambiental del UGM, con un descenso menor de temperaturas y con un aumento no significativo del régimen de precipitación en el UMG. Los modelos obtenidos en cada escenario muestran resultados diferentes referentes al tamaño y forma de las áreas de distribución en especial en aquellos casos donde se proponen expansiones en las especies, pero en algunos casos los resultados no difieren de manera importante. En todos los casos existe una amplia región donde ambos modelos de circulación convergen. Hay que mencionar que el escenario MIROC es el que menor número de discrepancias tiene con las evidencias paleoambientales y genéticas.

Los cambios climáticos del Cuaternario ha sido las principales causas generadoras de expansiones o retracciones de las áreas de distribución de las especies, resultando en complejas historias demográficas y genéticas en sus poblaciones como lo muestran estudios recientes realizados para ciertos complejos de encinos rojos: complejo *Q. affinis-Q-laurina* (González-Rodríguez et al. 2004), complejo *Q. crassipes, Q. crassifolia* y *Q. x dysophylla* (Tovar-Sánchez y Oyama, 2004), *Q. castanea* (Peñaloza-Ramírez et al., enviado), complejo *Q. hypoleuroides, Q. scytophylla* y *Q. sideroxyla* (Peñaloza-Ramírez, en prep.), y el complejo *Racemiflorae* (*Q. conzattii, Q. radiata, Q. tarahumara* y *Q. urbanii*) de MacCuley et al. (en prep.).

Finalmente podemos proponer que las especies que pertenecen a un mismo ensamble climático responden de manera similar ante las fluctuaciones climáticas: a) las especies asociadas principalmente a bosques mesófilos de montaña tendieron a aumentar su área de distribución en el UMG, pero no de manera significativa (<100%), mientras que

experimentaron descensos altitudinales de alrededor de 300-500 m; b) las especies asociadas a bosques tropicales subhúmedos, presentaron un aumento en la distribución en el UMG (~100%) con descensos altitudinales de alrededor de 300-400 m; c) las especies asociadas a bosques de *Pinus-Quercus*, presentaron un aumento significativo de sus áreas de distribución en el UMG (>100%) con descensos altitudinales de ~500m.

## **Conclusiones**

Nuestros resultados en las proyecciones de los modelos de 103 especies de la sección *Lobatae* nos permiten proponer que existe una mayor congruencia entre los datos paleoambientales publicados y los modelos bajo el escenario más conservador para el UGM, es decir el escenario MIROC. Asimismo, podemos plantear dos escenarios en la fluctuación dinámica de las áreas de distribución de los encinos rojos para América del Norte:

a) Para las especies del este de Estados Unidos, aquellas características de bosques deciduos templados dominados por asociaciones *Quercus-Carya-Ostrya-Alnus* son las únicas que presentan intervalos de distribución amplios tras migraciones latitudinales con una reducción del tamaño de sus áreas, mientras que las especies de los bosques cálidos del sur presentan una marcada reducción en las áreas de distribución de las especies pudiendo sobrevivir en refugios a lo largo de la Planicie Costera del Atlántico; b) en las especies de los sistemas montañosos de México y América Central, pudimos evaluar que en general la distribución de las especies aumentó en el UMG, con un descenso altitudinal de entre 400 a 500 m, respecto a sus intervalos altitudinales actuales.

Además, también tenemos evidencias de que los encinos ambientalmente similares respondieron de manera similar ante las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno. Si bien la

mayoría aumenta sus áreas de distribución, las especies asociadas a bosques mesófilos de montaña pudieron tener expansiones y migraciones menos pronunciadas que aquellas que son comunes en bosques de *Pinus-Quercus*, quienes experimentaron una expansión geográfica y una migración altitudinal. La expansión y contracción recurrente de las áreas de distribución de las especies ha favorecido un alto grado de variabilidad genética como se puede observar en ciertas áreas como la Faja Volcánica Transmexicana, en donde las áreas de distribución de los encinos rojos se han incrementado en periodos glaciares, mientras que en periodos interglaciales se han reducido. Las especies cuyas áreas de distribución actual son amplias y que han ampliado sus áreas de distribución en el UMG presentan baja diversidad genética y una baja estructura genética en sus poblaciones como ocurre en *Q. rubra*, una especie característica de los bosques deciduos templados de las Planicies Interiores de Estados Unidos.

### **Literatura citada**

- Aguirre-Planter E, Furnier GR, Eguiarte LE. 2000. Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany* 87: 362-371.
- Aldrich PR, Parker GR, Michler CH, Romero-Severson J .2003. Whole-tree silvicultural identifications and the microsatellite genetic structure of a red oak species complex in an Indiana old-growth forest. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 2228–2237.
- Anducho-Reyes MA, Cognato AI, Hayes JL, Zúñiga G. 2008. Phylogeography of the bark beetle *Dendroctonus mexicanus* Hopkins (Coleoptera:Curculionidae: Scolytinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 930-940.



- Arteaga MC, McCormack JE, Eguiarte LE, Medellín RA. 2011. Genetic admixture in multidimensional environmental space: asymmetrical niche similarity promotes gene flow in armadillos (*Dasyus novencictum*). *Evolution* 65: 2470-2480.
- Austin JD, Loughheed SC, Neidrauer L, Chek AA, Boag PT. 2002. Cryptic lineages in a small frog: the post-glacial history of the spring peeper, *Pseudacris crucifer* (Anura: Hylidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 316–329.
- Axelrod DI. 1983. Biogeography of oaks in the Arcto-Tertiary province. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 70: 629-657.
- Bradbury JP. 1989. Late Quaternary lacustrine paleoenvironments in the Cuenca de Mexico. *Quaternary Science Reviews* 8: 75-100.
- Bradbury JP. 1997. Sources of glacial moisture in Mesoamerica. *Quaternary International* 43/44: 97-110
- Bradbury JP. 2000. Limnologic history of Lago de Pátzcuaro, Michoacán, Mexico for the past 48000 years: impacts of climate and man. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 163: 65-95.
- Bush MB, Correa-Metrio AY, Hodell DA, Brenner M, Anselmetti FS, Ariztegui D, Mueller D, Curtis JH, Grzesik DA, Burton C, Gilli A. 2009. Re-evaluation of climate change in lowland Central America during the Last Glacial Maximum using new sediment cores from Lake Petén Itzá, Guatemala. En: *Past climate variability in South America and surrounding regions. Developments in Paleoenvironmental Research Vol. 14*, pp. 113-128. Springer Netherlands.
- Burbrink FT. 2002. Phylogeographic analysis of the cornsnake (*Elaphe guttata*) complex as inferred from maximum likelihood and Bayesian analyses. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 465–476.

- Caballero M, Lozano GS, Ortega B, Urrutia J, Macías JL. 1999. Environmental characteristics of lake Tecocomulco, northern basin of Mexico, for the last 50,000 years: *Journal of Paleolimnology* 22: 399-411.
- Caballero M, Lozano-García S, Vázquez-Selem L, Ortega B. 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica de México* 62: 359-377.
- Carstens BC, Richards CL. 2007. Integrating coalescent and ecological niche modeling in comparative phylogeography. *Evolution* 61: 1439-1454.
- Clark PU, Dyke AS, Shakun JD, Carlson AE, Clark J, Wohlfarth B, Mitrovica JX, Hostetler SW, McCabe AM. 2009. The Last Glacial Maximum: *Science* 325: 710-714.
- Correa-Metrio A, Lozano-García S, Xelhuntzi-López S, Sosa-Nájera S, Metcalfe SE. 2012a. Vegetation in western Central Mexico during the last 50 000 years: modern analogs and climate in the Zacapu basin. *Journal of Quaternary Science* 27: 509-518.
- Correa-Metrio A, Bush MB, Cabrera KR, Sully S, Brenner M, Hodell DA, Escobar J, Guilderson T. 2012b. Rapid climate change and no-analog vegetation in lowland Central America during the last 86,000 years. *Quaternary Science Reviews* 38: 63-75.
- Correa-Metrio A, Bush MB, Hodell DA, Brenner M, Escobar J, Guilderson T. 2012c. The influence of abrupt climate change on the ice-age vegetation on the Central American lowlands. *Journal of Biogeography* 39: 497-509.
- Cuenca A, Escalante AE, Piñero D. 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: 2087-2097.
- Delgado P, Salas-Lizana R, Vázquez-Lobo A, Álvarez-Buylla ER, Vendramin GG, Piñero D. 2007. Introgressive hybridization in *Pinus montezumae* Lamb. and *P. pseudostrobus* Lindl. (Pinaceae): morphological and molecular (cpSSR) evidence. *International Journal of Plant Science* 168: 861-875.
- ESRI. 1999. ArcView GIS, version 3.2. Environmental Systems Research Institute Inc., Redlands.
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA. 2002. Introduction for conservation genetics. Cambridge University Press, UK.
- González-Quintero L, Fuentes-Mata M. 1980. El Holoceno de la porción central de la Cuenca de valle de México: Coloquio sobre Paleobotánica y Palinología. Colección Científica, Serie Prehistoria 86, INAH, México, Memoria, 3, 113-132.
- González-Rodríguez A, Arias DM, Valencia S, Oyama K. 2004. Morphological and RAPD analysis of hybridization between *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two Mexican red oaks. *American Journal of Botany* 91: 401-409.
- Graham A. 1999. Late Cretaceous and Cenozoic History of North American Vegetation. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Grivet D, Deguilloux MF, Petit R, Sork VL. 2006. Contrasting patterns of historical colonization in white oaks (*Quercus* spp.) in California and Europe. *Molecular Ecology* 15: 4085-4093.

- Gugger PF, Ikegami M, Sork VL. 2013. Influence of late Quaternary climate change on present patterns of genetic variation in valley oak, *Quercus lobata* Née. *Molecular Ecology* 22: 3598-3612.
- Guisan A, Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993–1009.
- Hewitt G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Holmgren CA, Betancourt JL, Rylander KA. 2011. Vegetation history along the eastern, desert escarpment of the Sierra San Pedro Mártir, Baja California, Mexico. *Quaternary Research* 75: 647-657.
- Hooghiemstra H. 2006. Immigration of oaks into northern South America: a paleo-ecological document. Kappelle M, editor. *Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests*. Ecological studies vol. 185. Berlin: Springer. p. 17-28.
- Hooghiemstra H, Cleef AM, Noldus GW, Kappelle M. 1992. Upper Quaternary vegetation dynamics and paleoclimatology of La Chonta bog area (Cordillera de Talamanca, Costa Rica). *Journal of Quaternary Science* 7: 205-225.
- Islebe GA, Hooghiemstra H. 1997. Vegetation and climate history of montane Costa Rica since the last glacial. *Quaternary Science Reviews*. 16: 589-604.
- Israde I, Garduño VH, Ortega R. 2002. Paleoambiente lacustre del Cuaternario tardío en el centro del lago Cuitzeo. *Hidrobiológica* 12: 61-78.
- Jackson ST, Webb RS, Anderson KH, Overpeck JT, Webb T, Williams JW, Hansen BCS. 2000. Vegetation and environment in eastern North America during the last glacial

- maximum. *Quaternary Sciences Review* 19:489–508.
- Jakob SS, Martínez-Meyer E, Blattner FR. 2009. Phylogeographic analyses and paleodistribution modeling indicate Pleistocene in situ survival of *Hordeum* species (Poaceae) in southern Patagonia without genetic or spatial restriction. *Molecular Biology and Evolution* 26: 907-923.
- Jaramillo-Correa JP, Beaulieu J, Ledig FT, Bousquet J. 2006. Decoupled mitochondrial and chloroplast DNA population structure reveals Holocene collapse and population isolation in a threatened Mexican-endemic conifer. *Molecular Ecology* 15: 2787-2800.
- Jaramillo-Correa JP, Beaulieu J, Khasa DP, Bousquet J. 2009. Inferring the past from the present phylogeographic structure of North American forest trees: seeing the forest for the genes. *Canadian Journal of Forest Research* 39: 286-307
- Kiehl JT, Gent PR. 2004. The community climate system model, version 2. *Journal of Climate* 17: 3666-3682.
- Lachniet MS, Vázquez-Selem L. 2005. Last Glacial Maximum equilibrium line altitudes in the circum-Caribbean (Mexico, Guatemala, Costa Rica, Colombia, and Venezuela). *Quaternary International* 138-139: 129-144.
- Lachniet MS, Seltzer GO. 2002. Late Quaternary Glaciation of Costa Rica. *Geological Society of America Bulletin* 114 (5), 547-558.
- Leaché AD, Reeder TW. 2002. Molecular systematics of the Eastern Fence Lizard (*Sceloporus undulatus*): a comparison of parsimony, likelihood, and Bayesian approaches. *Systematic Biology* 51: 44–68.
- Ledig FT, Capó-Arteaga MA, Hodgskiss PD, Sbay H, Flores-López C, Conkle MT, Bermejo-Velázquez B. 2001. Genetic diversity and the mating system of a rare

- Mexican piñon, *Pinus pinceana*, and a comparison with *Pinus maximartinezii* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 88: 1977-1987.
- Ledig FT, Hodgskii PD, Jacob-Cervantes V. 2002. Genic diversity, mating system, and conservation of a Mexican subalpine relict, *Picea mexicana* Martínez. *Conservation Genetics* 3: 113-122.
- Lozano-García MS, Ortega B, Caballero M, Urrutia-Fucugauchi J. 1993. Late Pleistocene and Holocene paleoenvironments of the Chalco Lake, Central Mexico. *Quaternary Research* 40: 332-342.
- Lozano-García MS, Ortega B. 1994. Palynological and magnetic susceptibility records of Lake Chalco, central Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109: 177-191.
- Lozano-García MS, Ortega-Guerrero B. 1998. Late Quaternary environmental changes of the central part of the Basin of Mexico; correlation between Texcoco and Chalco sub-basins. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99: 77-93.
- Lozano-García MS, Sosa-Najera S, Sugiura Y, Caballero M. 2005. 23000 yr of vegetation history of the Upper Lerma, a tropical high-altitude basin in Central Mexico. *Quaternary Research* 64: 70-82.
- Magni CR, Ducouso A, Caron H, Petit RJ, Kremer A. 2005. Chloroplast DNA variation of *Quercus rubra* L. in North America and comparison with other Fagaceae. *Molecular Ecology* 14: 513-524.
- Manos PS, Stanford AM. 2001. The historical biogeography of Fagaceae: tracking the Tertiary history of temperate and subtropical forests of the northern hemisphere. *International Journal of Plant Science* 162 (suppl 6):577-593.
- Martínez-Meyer E, Peterson AT, Hargrove WW. 2004. Ecological niches as stable

- distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13: 305–314.
- Martínez-Meyer E, Peterson AT. 2006. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography* 33:1779–1789.
- Matos JA, Schaal BA. 2000. Chloroplast evolution in the *Pinus montezumae* complex: a coalescent approach to hybridization. *Evolution* 54: 1218-1233.
- Metcalf SE. 2006. Late Quaternary environments of the northern deserts and Central Transvolcanic Belt of Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 258-273.
- Metcalf SE, O’Hara SL, Caballero M, Davies SJ. 2000. Records of Late Pleistocene Holocene climatic change in Mexico: a review. *Quaternary Science Reviews* 19: 699-721.
- Meyer ER. 1973. Late Quaternary paleoecology of the Cuatro Ciénegas basin, Coahuila, Mexico. *Ecology* 54: 982-985.
- Mix AC, Bard E, Schneider R. 2001. Environmental processes of the ice age: land, oceans, glaciers (EPILOG). *Quaternary Science Reviews* 20: 627-657.
- Moreno-Letelier A, Piñero D. 2009. Phylogeographic structure of *Pinus strobiformis* Egelm. across the Chihuahuan Desert filter-barrier. *Journal of Biogeography* 36: 121-131.
- Morris AB, Ickert-Bond SM, Brunson DB, Soltis DE, Soltis PS. 2008. Phylogeographical structure and temporal complexity in American sweetgum (*Liquidambar styraciflua*; Altingiaceae) *Molecular Ecology* 17: 3889-3900.

- Newton AC, Allnutt TR, Dvorak WS, del Castillo RF, Ennos RA. 2002. Patterns of genetic variation in *Pinus chiapensis*, a threatened Mexican pine, detected by RAPD and mitochondrial DNA RFLP markers. *Heredity* 89: 191-198.
- Nixon KC. 1993. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annales des Sciences Forestieres* 50 (suppl 1): 25-34.
- Nixon KC. 2006. Global and Neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. *Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests. Ecological studies*, vol. 185 (ed. by M. Kappelle), pp 3-13. Springer, Germany.
- Nogués-Bravo D, Rodríguez J, Hortal J, Batra P, Araújo MB. 2009. Climate change, humans, and the extinction of the woolly mammoth. *PLoS Biology* 6: 685-692.
- Ortega B, Vázquez G, Caballero M, Israde I, Lozano-García MS, Schaaf P, Torres E. 2010. Late Pleistocene-Holocene record of environmental changes in Lake Zirahuén, central Mexico. *Journal of Paleolimnology* 44: 745-760.
- Otto-Bliesner BL, Marshall SJ, Overpeck JT, Miller GH, Hu A. 2006. Simulating Arctic climate warmth and icefield retreat in the Last Interglaciation. *Science* 311: 1751-1753.
- Overpeck JT, Bartlein PJ, Webb III T. 1991. Potential Magnitude of Future Vegetation Change in Eastern North America: Comparisons with the Past. *Science* 254: 692-695.
- Overpeck JT, Webb RS, Webb III T. 1992. Mapping eastern North American vegetation change of the past 18 ka: No-analogs and the future. *Geology* 20: 1071-1074.
- Pearman PB, Guisan A, Broennimann O, Randin CF. 2008. Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 23:149–158.
- Peterson AT, Nakazawa Y. 2008. Environmental data sets matter in ecological



- nichemodelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography* 17:135–144.
- Peterson AT, Soberón J, Sánchez-Cordero V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- Phillips SJ, Dudik M, Schapire RE. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*. ACM Press, New York, pp. 655-662.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling* 190: 231-259.
- Prentice IC, Bartlein PJ, Webb III T. 1991. Vegetation and climate change in eastern North America since the Last Glacial Maximum. *Ecology* 72, No. 6: 2038-2056.
- Richards CL, Carstens BC, Knowles LL. 2007. Distribution modeling and statistical phylogeography: an integrative framework for generating and testing alternative biogeographical hypotheses. *Journal of Biogeography* 34:1833–1845.
- Roy PD, Caballero M, Lozano R, Pi T, Morton O. 2009. Late Pleistocene-Holocene geochemical history inferred from Lake Tecocomulco sediments, Basin of Mexico, Mexico. *Geochemical Journal* 43: 49-64.
- Sedov S, Solleiro-Rebolledo S, Terhorst B, Solé J, Flores-Delgadillo ML, Werner G, Poetsch T. 2009. The Tlaxcala basin paleosol sequence: A multiscale proxy of middle to late Quaternary environmental change in central Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 26: 448-465.
- Soltis DE, Morris AB, McLachlan JS, Manos PS, Soltis PS. 2006. Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Molecular Ecology* 15: 4261-4293.

- Sosa V, Ruiz-Sánchez E, Rodríguez-Gómez FC. 2009. Hidden phylogeographic complexity in the Sierra Madre Oriental: the case of the Mexican tulip poppy *Hunnemannia fumariifolia* (Papaveraceae). *Journal of Biogeography* 36: 18-27.
- Toro MA, Caballero A. 2005. Characterization and conservation of genetic diversity in subdivided populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 360: 1367-1680.
- Torres-Miranda A, Luna-Vega I, Oyama K. 2011. Conservation biogeography in red oaks (*Quercus*, section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *American Journal of Botany* 98:290-305.
- Tovar-Sánchez E, Oyama K. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in Mexico: morphological and molecular evidence. *American Journal of Botany* 9: 1352-1363.
- Valencia S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **75**, 33-53.
- Waltari E, Hijmans RJ, Peterson AT, Nyári A, S Perkins SL, Guralnick RP. 2007. Locating Pleistocene refugia: comparing phylogeographic and ecological niche model predictions. *PLoS ONE* 2:e563.
- Webb III T, Anderson KH, Bartlein PJ, Webb RS. 1998. Late Quaternary climate change in eastern North America: a comparison of pollen-derived estimates with climate model results. *Quaternary Science Reviews* 17: 587-606.
- Wiens JJ, Graham CH. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Reviews Ecology and Evolution* 36:519–539.
- Zavala F. 1998. Observaciones sobre la distribución de encinos en México. *Polibotánica* 8:47-64.



## Cuadros

Cuadro 1. Lista de las especies que conforman cada uno de los 12 ensambles γ.

Caracterización de cada ensamble en función de su altitud (ALT), temperatura promedio en la estación seca (TSEC), temperatura promedio en la estación fría (TFR), precipitación promedio anual (PPA), y sus géneros asociados.

ENSA	ESPECIES	ALT	TSEC	TFR	PPA	GÉNEROS ASOCIADOS
BTC		800-1200	10.1-12.19	17.6-20.5	1155-1460	<i>Acacia</i> , <i>Cabochorus</i> , <i>Mimosa</i> , <i>Muhlenbergia</i> , <i>Pinus</i> , <i>Prunus</i> , sección <i>Quercus</i> , <i>Rhus</i>
BTS	<i>Q. arisata</i> , <i>Q. ilicifolia</i> , <i>Q. planipocula</i> , <i>Q. salicifolia</i> <i>Q. affinis</i> , <i>Q. crispifolia</i> , <i>Q. delgadoana</i> , <i>Q. duratifolia</i> , <i>Q.</i> <i>proaxatensis</i> , <i>Q. pinnativenulosa</i> , <i>Q. sapotefolia</i> , <i>Q. sartorii</i> , <i>Q. skinneri</i> , <i>Q. xalapensis</i>	1250-1900	14.0-18.7	13.1-17.8	1200-1790	<i>Carpinus</i> , <i>Clusia</i> , <i>Clusia</i> , <i>Dalbergia</i> , <i>Epidendrum</i> , <i>Ilex</i> , <i>Mimosa</i> , <i>Oreopanax</i> , <i>Persia</i> , <i>Prunus</i> , sección <i>Quercus</i> , <i>Saurauia</i> , <i>Symplocos</i> , <i>Temstroemia</i>
BMM	<i>Q. acutifolia</i> , <i>Q. candicans</i> , <i>Q. conspersa</i> , <i>Q. elliptica</i> , <i>Q.</i> <i>grahamii</i> , <i>Q. nixoniana</i> , <i>Q. praineana</i> , <i>Q. scyophylla</i> , <i>Q.</i> <i>urbanii</i> , <i>Q. ixortis</i>	1500-2100	15.3-19.3	14.0-17.9	1035-1395	<i>Acacia</i> , <i>Epidendrum</i> , <i>Mimosa</i> , <i>Muhlenbergia</i> , <i>Oreopanax</i> , <i>Pinus</i> , <i>Prunus</i> , sección <i>Quercus</i> , <i>Rhamnus</i> , <i>Saurauia</i> , <i>Syrax</i> , <i>Temstroemia</i> ,
BQP		1500-2400	14.0-18.6	13.7-17.8	1075-2810	<i>Clusia</i> , <i>Clusia</i> , <i>Epidendrum</i> , <i>Ilex</i> , <i>Magnolia</i> , <i>Oreopanax</i> , <i>Persia</i> , sección <i>Quercus</i> , <i>Rhamnus</i> , <i>Saurauia</i> , <i>Symplocos</i> , <i>Syrax</i> , <i>Weinmannia</i> , <i>Xylocarpus</i> , <i>Zooviebia</i>
BTH	<i>Q. benthamii</i> , <i>Q. brenesii</i> , <i>Q. cortesii</i> , <i>Q. costaricensis</i> , <i>Q.</i> <i>guelbini-releasi</i> , <i>Q. humboldtii</i> , <i>Q. seemannii</i>					
BPO	<i>Q. agrifolia</i> , <i>Q. albocincta</i> , <i>Q. canbyi</i> , <i>Q. castanea</i> , <i>Q.</i> <i>coccolobifolia</i> , <i>Q. conzattii</i> , <i>Q. crassifolia</i> , <i>Q. crassipes</i> , <i>Q.</i> <i>crispifolia</i> , <i>Q. depressa</i> , <i>Q. dysophylla</i> , <i>Q. eduardii</i> , <i>Q.</i> <i>fulva</i> , <i>Q. genyri</i> , <i>Q. hirifolia</i> , <i>Q. kelloggii</i> , <i>Q. laurina</i> , <i>Q.</i> <i>mexicana</i> , <i>Q. ocotefolia</i> , <i>Q. parvula</i> , <i>Q. radiata</i> , <i>Q.</i> <i>rysophylla</i> , <i>Q. tarahumara</i> , <i>Q. vineana</i> , <i>Q. wislizenii</i> , <i>Q.</i> <i>acherdophylla</i>	1600-2500	12.1-17.2	10.1-13.0	670-1090	<i>Abies</i> , <i>Arbutus</i> , <i>Arcantherium</i> , <i>Arctostaphylos</i> , <i>Berberis</i> , <i>Buddleia</i> , <i>Cabochorus</i> , <i>Ceanothus</i> , <i>Garrya</i> , <i>Mimosa</i> , <i>Muhlenbergia</i> , <i>Pennisetum</i> , <i>Phlledelphus</i> , <i>Pinus</i> , sección <i>Quercus</i> , <i>Rhamnus</i> , <i>Salix</i> , <i>Tauschia</i>
BMS	<i>Q. inopina</i> , <i>Q. myrtifolia</i>	10-30	15.9-17.9	12.4-16.3	1240-1370	<i>Carya</i> , <i>Nothofagus</i> , <i>Persia</i> , <i>Polygonum</i> , sección <i>Quercus</i>
BQCP	<i>Q. georgiana</i> , <i>Q. hemisphaerica</i> , <i>Q. incana</i> , <i>Q. laevis</i> , <i>Q.</i> <i>laurifolia</i> , <i>Q. pumila</i>	30-100	15.4-19.8	8.2-10.9	1200-1430	<i>Cistus</i> , <i>Cornus</i> , <i>Crataegus</i> , <i>Eriogonum</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Geleumium</i> , <i>Ilex</i> , <i>Muhlenbergia</i> , <i>Nyssa</i> , <i>Osmorhiza</i> , <i>Pennisetum</i> , <i>Persia</i> , <i>Phacelia</i> , <i>Pinus</i> , <i>Prunus</i> , sección <i>Quercus</i> , <i>Taxodium</i> , <i>Yucca</i>
BQC	<i>Q. folcata</i> , <i>Q. marilandica</i> , <i>Q. nigra</i> , <i>Q. pagoda</i> , <i>Q.</i> <i>phellos</i>	70-180	11.2-22.1	3.1-8.4	1145-1375	<i>Acer</i> , <i>Carya</i> , <i>Cistus</i> , <i>Cornus</i> , <i>Crataegus</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Geleumium</i> , <i>Ilex</i> , <i>Lindera</i> , <i>Magnolia</i> , <i>Mimosa</i> , <i>Muhlenbergia</i> , <i>Nyssa</i> , <i>Pennisetum</i> , <i>Phacelia</i> , <i>Phlledelphus</i> , <i>Pinus</i> , <i>Polygonum</i> , <i>Prunus</i> , sección <i>Quercus</i> , <i>Symplocos</i> , <i>Syrax</i> , <i>Taxodium</i> , <i>Ulmus</i> , <i>Yucca</i>
BQCP						
BMMe	<i>Q. coccinea</i> , <i>Q. ilicifolia</i> , <i>Q. imbricaria</i> , <i>Q. palustris</i> , <i>Q.</i> <i>rubra</i> , <i>Q. shumardii</i> , <i>Q. velutina</i>	150-300	0.2-17.2	1.2-5.2, 6	970-1210	<i>Fraxinus</i> , <i>Heuchera</i> , <i>Ilex</i> , <i>Juglans</i> , <i>Juniperus</i> , <i>Lindera</i> , <i>Magnolia</i> , <i>Mimulus</i> , <i>Morus</i> , <i>Muhlenbergia</i> , <i>Ostrya</i> , <i>Pennisetum</i> , <i>Phacelia</i> , <i>Platanus</i> , <i>Polygonum</i> , <i>Populus</i> , <i>Prunus</i> , sección <i>Quercus</i> , <i>Rhus</i> , <i>Salix</i> , <i>Tilia</i> , <i>Ulmus</i>

## Figuras

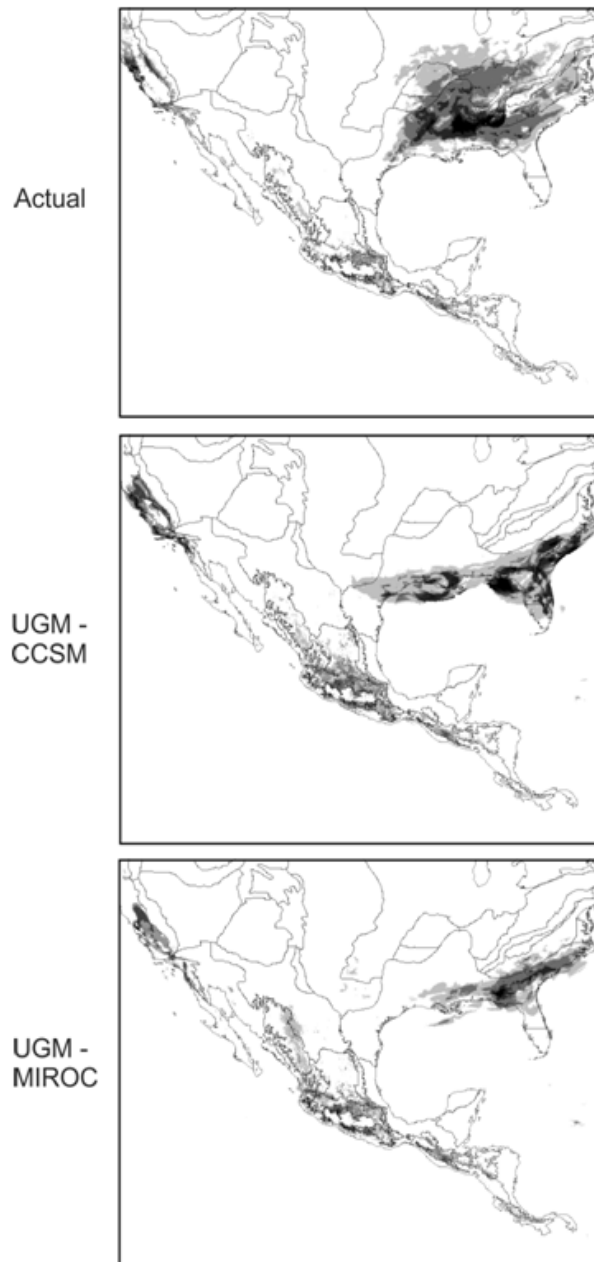


Figura 1. Diversidad de especies en América del Norte: distribución actual, proyección de UMG con escenario CCSM y proyección de UMG con escenario MIROC.

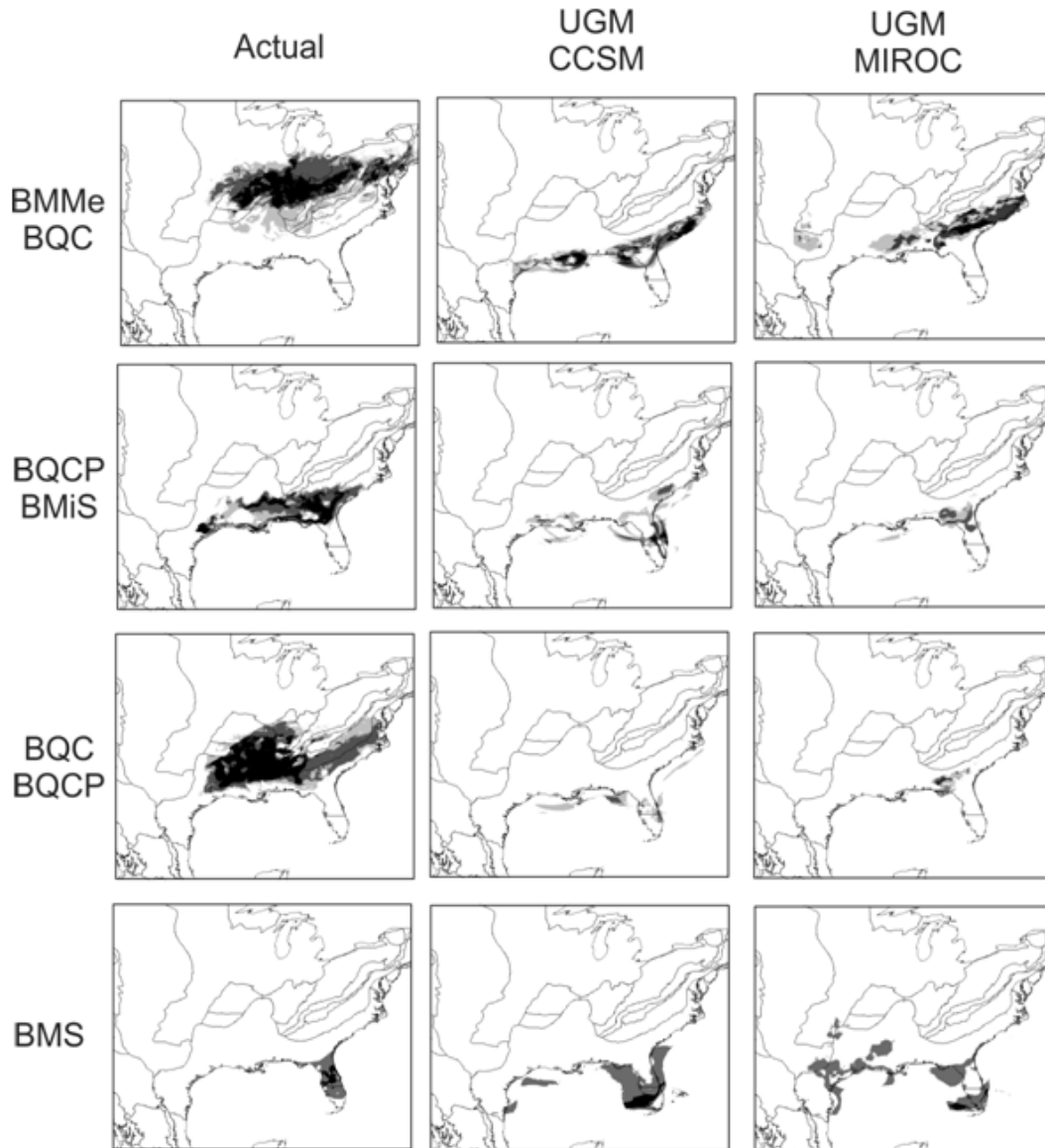


Figura 2. Patrones de diversidad por ensamble  $\gamma$  en el este de Estados de Unidos: distribución actual, proyección de UMG con escenario CCSM y proyección de UMG con escenario MIROC. Los ensambles corresponden a las especies que habitan en Bosques Mixtos Mesofíticos (BMMe), Bosques de *Quercus-Carya* -bosques deciduos- (BQC), Bosques de *Quercus-Carya-Pinus* -bosques mixtos del norte- (BQCP) y Bosques Mixtos del Sur (BMS).

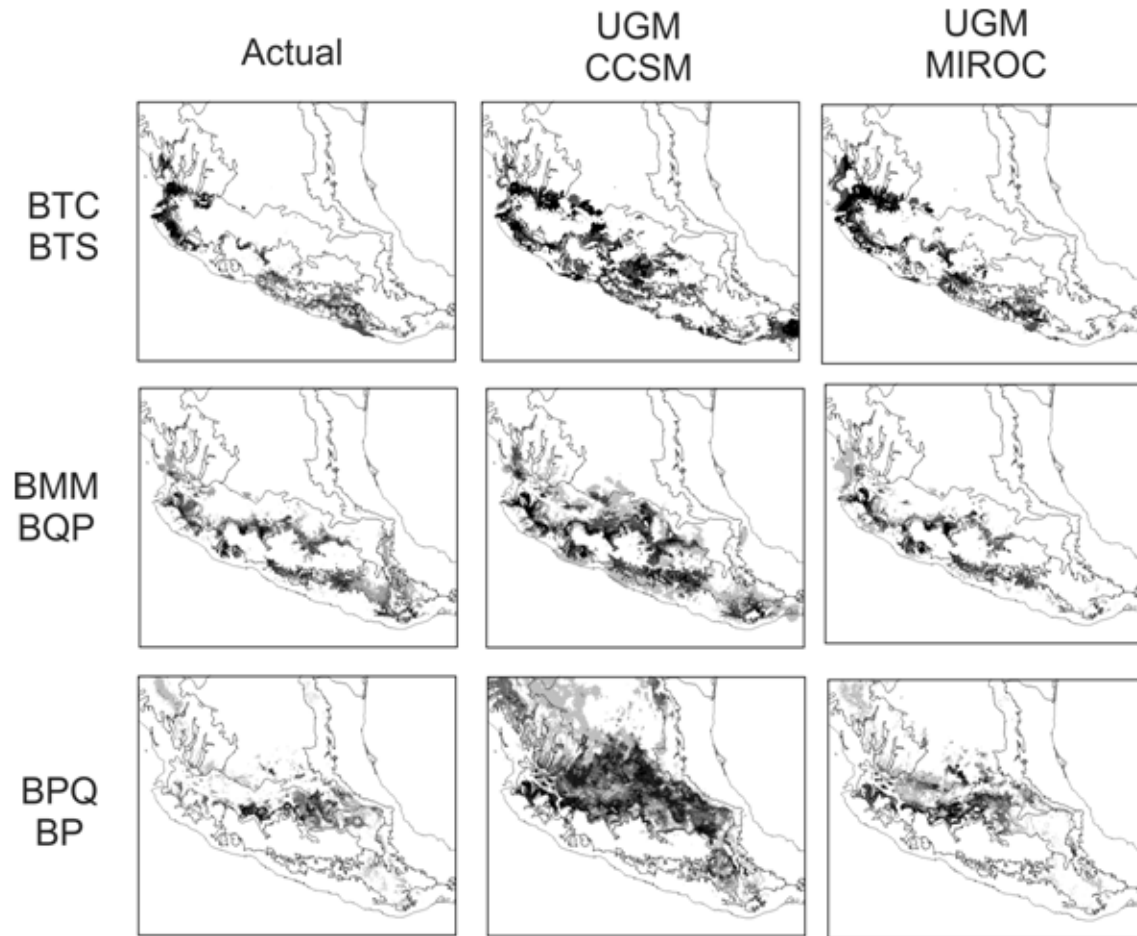


Figura 3. Diversidad de especies por ensamble  $\gamma$  en la Faja Volcánica Transmexicana: distribución actual, proyección de UMG con escenario CCSM y proyección de UMG con escenario MIROC. Los ensamblajes corresponden a las especies que habitan en Bosques Tropicales Caducifolios (BTC), Bosques Tropicales Secos (BTS), Bosques Mesófilos de Montaña (BMM), Bosques de *Quercus-Pinus* -bosques mixtos húmedos- (BQP), Bosques de *Pinus-Quercus* -bosques mixtos subhúmedos- (BPQ) y Bosques de *Pinus* (BP).

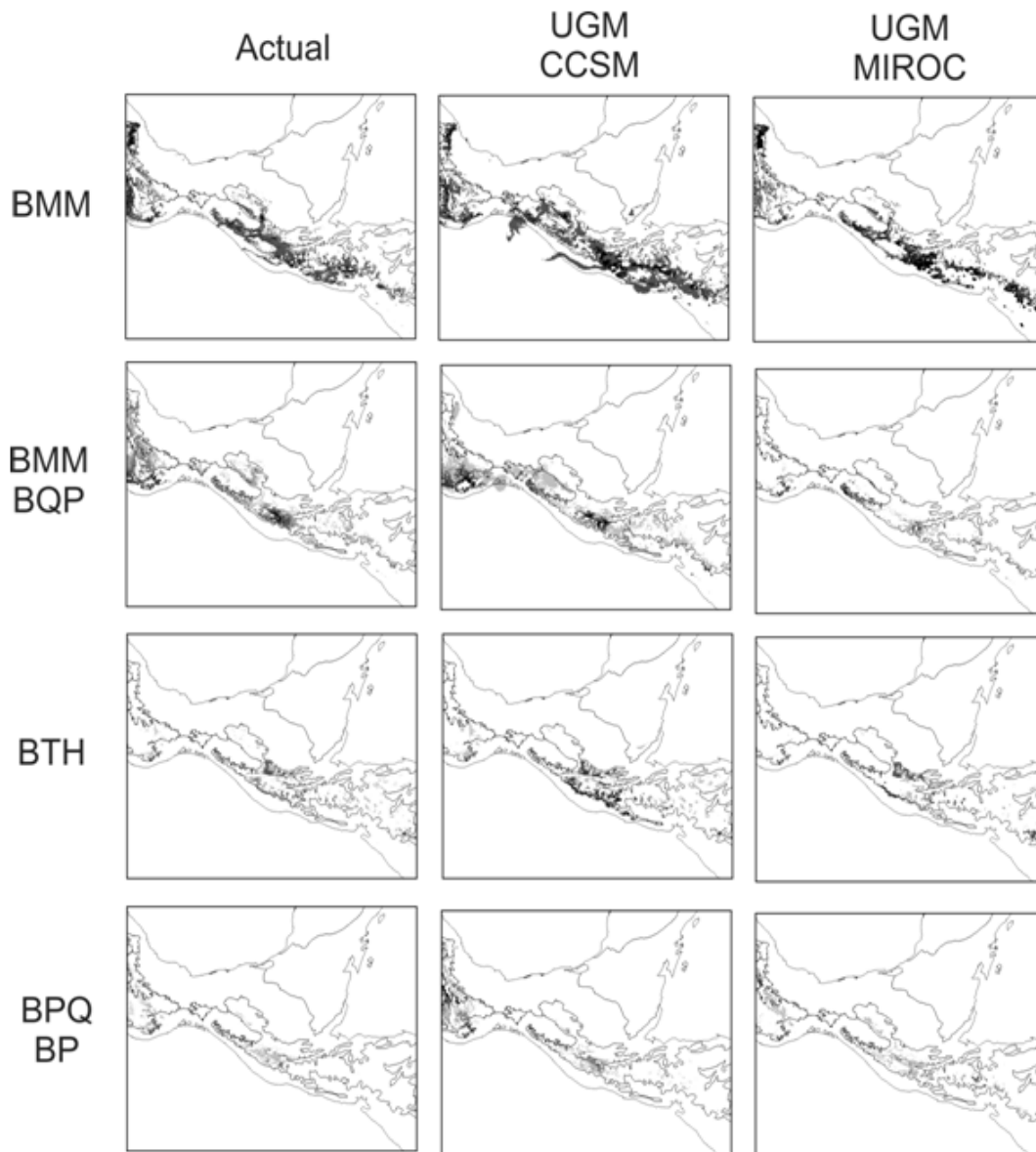


Figura 4. Diversidad de especies por ensamble  $\gamma$  en los sistemas montaños de América Central: distribución actual, proyección de UMG con escenario CCSM y proyección de UMG con escenario MIROC. Los ensambles corresponden a las especies que habitan en Bosques Mesófilos de Montaña (BMM), Bosques de *Quercus-Pinus* -bosques mixtos húmedos- (BQP), Bosques Tropicales Húmedos (BTH), Bosques de *Pinus-Quercus* -bosques mixtos subhúmedos- (BPQ) y Bosques de *Pinus* (BP).





## **CAPÍTULO VI**

### **Repercusiones de la evolución reticular y las fluctuaciones climáticas en el reconocimiento de centros de diversidad genética de la sección *Lobatae* del género *Quercus***

A. Torres-Miranda, K. Oyama, I. Luna-Vega. 2013.

**Repercusiones de la evolución reticular y las fluctuaciones climáticas en el reconocimiento de centros de diversidad genética de la sección *Lobatae* del género *Quercus***

A. Torres-Miranda<sup>1\*</sup>, K. Oyama<sup>1,2</sup>, I. Luna-Vega<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro, 8701. Colonia Ex-Hacienda de San José de la Huerta. C. P. 58190, Morelia, Michoacán, México.

<sup>2</sup>Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES). Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro, 8701. Colonia Ex-Hacienda de San José de la Huerta. C. P. 58190, Morelia, Michoacán, México.

<sup>3</sup>Laboratorio de Biogeografía y Sistemática. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Departamento de Biología Evolutiva. Apartado Postal 70-399. Ciudad Universitaria. C. P. 04510. D.F., México.

\*Correo electrónico de autor de correspondencia: [catomi@gmail.com](mailto:catomi@gmail.com)

**PALABRAS CLAVE:** diversidad genética, diferenciación genética, reticularidad, fluctuaciones climáticas

## INTRODUCCIÓN

La diversidad genética ha sido definida como la variedad de alelos y genotipos presentes en una población que pueden reflejarse en diferencias morfológicas y fisiológicas entre los individuos y sus poblaciones (Frankham et al., 2002; Toro y Caballero, 2005), sin embargo la expresión fenotípica de estos cambios en ocasiones no es notable. Hartl y Clark (2007) mencionan que la diversidad genética se puede definir como el conjunto de variaciones heredables que se producen en cada organismo, entre los individuos de una población y entre las poblaciones de una especie. La diversidad genética puede variar entre especies según sus diferencias en historias de vida, procesos demográficos y factores ambientales (Hedrick, 2010). Ésta ha sido estimada mediante las tasas de polimorfismos, la proporción de loci polimórficos, número de alelos, el número efectivo de alelos y la heterocigosidad esperada ( $H_e$ ). La  $H_e$  (D - diversidad genética de Nei, 1973) es una medida de diversidad genética ampliamente utilizada que expresa la probabilidad de que un locus único sea diferente entre sus poblaciones, adquiriendo valores cercanos a 0 cuando no hay heterocigotos (baja diversidad genética) y valores próximos a 1 cuando hay un gran número de alelos igualmente frecuentes (alta diversidad genética).

Mediante el uso de distintos marcadores moleculares se han podido estudiar diferentes patrones asociados a la diversidad genética de las especies, tales como el flujo génico interpoblacional, la discriminación de especies filogenéticamente cercanas y la identificación de procesos de hibridación (Howard et al., 1997; Balloux y Lugo-Moulin, 2002). Los marcadores que más se han utilizado en trabajos de diversidad incluyen las isoenzimas, los polimorfismos de fragmentos de restricción (RFLP), los polimorfismos de ADN amplificados aleatoriamente (RAPD y AFLP), repetidos de secuencias internas

(ISSR), los microsatélites (SSR) y los SNPs.

Las medidas de diversidad genética son la fuente primaria de los estudios de genética de poblaciones, ya que brindan información importante de la historia de las poblaciones. La variación genética en las poblaciones es afectada por mutaciones, selección natural, flujo génico, deriva génica y endogamia (Hartl y Clark, 2007). El tamaño poblacional es uno de los aspectos que influyen de manera importante en la diversidad. Poblaciones con pequeños tamaños tienen frecuentemente bajos niveles de heterocigosidad debido al aumento de homocigotos o por la fijación de alelos como consecuencia de haber experimentado procesos de cuellos de botella (Ellstrand y Ellan, 1993). Por otro lado, poblaciones con tamaños poblacionales altos pueden acumular una cantidad mayor de variación (Charlesworth et al., 1997). Hewitt (2000) propone que los patrones de diversidad genética entre las poblaciones pueden ser consecuencia directa de las fluctuaciones climáticas pasadas y su efecto tanto en los tamaños poblacionales como en sus áreas de distribución. Cuando las poblaciones ancestrales de una especie se localizaban en refugios, una rápida colonización promovida por fluctuaciones climáticas puede tener como resultado una baja diversidad genética en las nuevas poblaciones. Por el contrario, cuando las áreas de distribución de las especies son relativamente grandes y constantes a través del tiempo la diversidad genética de sus poblaciones es alta. (Hewitt, 2000). La hibridación es un proceso que ha sido considerado un proceso que promueve la diversidad genética en plantas debido a cambios rápidos en el material genético (Rieseberg, 1997; Peñaloza-Ramírez et al., 2010).

La dinámica evolutiva de las especies se ve reflejada en la distribución de la diversidad genética de sus poblaciones que pueden estar espacialmente estructuradas

(Álvarez-Buylla y Garay, 1994). Frankham et al. (2002) menciona que las especies de amplia distribución tienen niveles altos de diversidad genética comparadas con las especies de distribución restringida. Especies cuyas áreas de distribución son continuas presentan poca diferenciación entre sus poblaciones debido al constante flujo génico entre ellas (Wright, 1951). Las distribuciones fragmentadas de las especies debidas a la presencia de barreras interrumpen el flujo génico y promueven la diferenciación interpoblacional aumentando la estructuración espacial (Hao et al., 2006).

Para cuantificar la divergencia genética entre las poblaciones generalmente se han utilizado los índices de fijación ( $F_{ST}$ ) propuestos por Wright (1951). Los valores  $F_{ST}$  cercanos a 0 indican una baja diferenciación genética entre las poblaciones, mientras que  $F_{ST}$  próximos a 1 indican una alta diferenciación genética con poblaciones bien estructuradas. Los valores de fijación pueden sobreestimar la diferenciación genética cuando se utilizan marcadores altamente polimórficos como los microsatélites (Hedrick, 2010).  $G_{ST}$  es una medida de la proporción en la distribución de la diversidad genética entre las poblaciones de una especie calculada con base en la diversidad genética de cada población ( $H_S$ ) y la diversidad genética total ( $H_T$ ), con valores que varían entre 0 y 1, donde 1 expresa una alta diversidad genética.

Identificar las diferencias entre los patrones de diversidad genética permite distinguir los factores que tienen un papel importante en su origen. Las poblaciones genéticamente estructuradas permiten la evolución de linajes independientes cuando el flujo génico entre sus poblaciones es bajo y/o hay fuertes presiones de selección (Slatkin, 1985; Schaal et al., 1998), mientras que los bajos niveles de divergencia genética entre las poblaciones de una especie pueden ser consecuencia de eventos de especiación reciente y/o

de altos niveles de flujo génico interpoblacional (Muir y Schötterer, 2005; Lexer et al., 2006). La presencia de barreras que interrumpen el flujo génico es fundamental para entender la estructura genética de una población. Por otra parte, se debe considerar también que en ciertos casos las poblaciones cercanas geográficamente sean genéticamente similares mientras que las poblaciones más alejadas sean genéticamente diferentes, en este caso el proceso de divergencia se explicaría bajo aislamiento por distancia.

La filogeografía ha proporcionado nuevas herramientas para la comprensión de los procesos históricos que han estructurado la diversidad genética de las poblaciones (Avice, 2000), tales como cuellos de botella o expansiones en las áreas de distribución de las especies (Schaal et al., 1998). Estudios realizados con encinos han demostrado que las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno han promovido la diversidad y estructura genética de los taxones templados de Europa y América del Norte aunque los patrones reconocidos son contrastantes (Petit et al., 2002; González-Rodríguez et al., 2004; Magni et al., 2005; Grivet et al., 2006; Tovar-Sánchez et al., 2008; Peñaloza-Ramírez, 2010; Albarrán-Lara, 2010; Gugger et al., 2013). Petit et al. (2002) encontraron una baja diversidad genética entre las poblaciones de *Q. petraea*, *Q. robur* y *Q. pubescens* que presentan además una estructura genética bien definida, proponiendo la presencia de tres zonas de refugio Pleistocénicas y una rápida colonización post glacial de las especies europeas. Por otro lado, Magni et al. (2005) menciona que en el este de Estados Unidos especies como *Q. rubra* pudieron mantener amplias distribuciones en el Pleistoceno contribuyendo a una alta diversidad genética acompañada de una diferenciación entre las poblaciones del norte y sur, sin embargo esta diferenciación no es alta. González-Rodríguez et al. (2004) encuentran una diversidad genética alta dentro de las poblaciones del complejo *Q. affinis* - *Q. laurina*

pero relativamente baja entre poblaciones, existiendo evidencias de estructura, originados por cambios poblacionales recurrentes tras fluctuaciones climáticas a través del Pleistoceno sin reducciones drásticas de sus poblaciones. Grivet et al. (2006) y Gugger et al. (2013) identifican una diversidad génica alta en *Q. lobata* proponiendo que las fluctuaciones del Pleistoceno no tuvieron fuerte impacto en los encinos de California, por lo que las áreas de distribución son similares al presente, aunque ésta especie muestra una alta estructura genética entre sus poblaciones. Peñaloza-Ramírez (2011) encuentra resultados similares para *Q. castanea*, una especie de amplia distribución en los sistemas montanos de México, resultado en una diversidad genética alta con evidencias de que las poblaciones tuvieron tamaños poblaciones incluso más grandes en el Pleistoceno, y cuyas poblaciones muestran una estructura poblacional bien definida. Resultados similares se encuentran para *Q. hypoleucoides*, *Q. sideroxyla* y *Q. scytophylla* (Peñaloza-Ramírez, 2011), y en el complejo *Q. magnoliifolia* - *Q. resinosa* (Albarrán-Lara, 2011), aunque en éste último se reporta una fuerte introgresión entre las dos especies.

Vavilov (1951) introduce el término de centro de diversidad genética para referirse a los lugares en donde se concentra la mayor diversidad haplotípica o alélica en especies de plantas cultivadas, mencionando que la diversidad se concentra en sus centros de origen. Los centros de diversidad genética son considerados como centros de acumulación de germoplasma y domesticación *in situ* para plantas cultivadas (Harlan, 1971; Hawkes, 1983; Clement, 1989). En este estudio retomamos estas nociones con el objetivo de identificar si existen centros con alta variabilidad genética en las poblaciones naturales de las especies que integran la sección *Lobatae* del género *Quercus*. A diferencia de Vavilov (1951) éstas áreas no son consideradas como centros de origen de las especies. Analizamos si la



diversidad genética se distribuye de manera aleatoria entre las especies de la sección si dicha diversidad se concentra en ciertas áreas que pueden proponerse como centros naturales de diversidad. Analizamos si existe una correlación entre los valores de diversidad y estructura genética de las especies en relación a las áreas de riqueza identificadas por Torres-Miranda et al., (2011), áreas con alta intermediación (que han sufrido eventos de evolución reticular) identificados por Torres-Miranda et al. (capítulos II y III) y procesos de contracción o expansión de especies asociada a fluctuaciones climáticas identificadas para los encinos rojos (ver capítulo V). Lo anterior, con el objetivo de probar si los centros de diversidad genética está asociados a zonas de contactos que se establecen entre las especies y que son promovidas por eventos de reticularidad de las biotas.

## **MÉTODOS**

Se recopiló toda la información sobre diversidad y estructura genética disponible para encinos rojos en México y Estados Unidos, así como para las especies templadas asociadas a ellos. Comparamos esta información con lo reportado para encinos blancos en América del Norte y Europa, para establecer semejanzas o diferencias entre los patrones genéticos de los encinos.

Para determinar si la diversidad genética está asociada a eventos de reticularidad de las áreas, se realizó una prueba de correlación tanto de los valores de intermediación como de restricción agregada calculados para las zonas de vértices en el análisis de redes realizado por Torres-Miranda et al. (2013) con los valores de  $H_S$  y  $G_{ST}$  identificados para

cada población de *Q. castanea*, *Q. hypoleucooides*, *Q. sideroxyla* y *Q. scytophylla* (Peñaloza-Ramírez 2011), asignando a éstas poblaciones los valores de intermediación y restricción a las zonas de vértice con mayor proximidad geográfica. Pruebas de correlación entre la altitud y los valores de  $H_S$  y  $G_{ST}$  fueron realizadas para las poblaciones de las cuatro especies reportadas por Peñaloza-Ramírez (2011). Para probar si el tamaño de las áreas de distribución tienen relación con la diversidad y estructura genética de las especies, se efectuaron pruebas de correlación utilizando los promedios  $H_S$  y  $G_{ST}$  de cada especie reportada por González-Rodríguez et al. (2004), Magni et al. (2005) y Peñaloza-Ramírez (2011) con la longitud total (expresada en kilómetros) de los árboles de tendido mínimo obtenidos por cada especie. Por último, para corroborar si las especies que presentan mayor tolerancia ambiental son aquellas que presentan mayor variación genética y si ésta se relaciona con zonas de contacto entre biotas diferentes (reticularidad), se calcularon correlaciones entre la amplitud del nicho ecológico (ver capítulo IV) en función de las medidas de diversidad y estructura genética, así como con los valores promedio de intermediación y restricción agregada obtenidos en los análisis de redes (ver Capítulo I, Torres-Miranda et al., 2013, 2014. De manera adicional, calculamos el tamaño del área de distribución actual de cada especie, así como el área de su superficie proyectada a un escenario conservador del Último Máximo Glaciar (UMG) –MIROC- (ver capítulo V). Calculamos una tasa de expansión, en casos donde una especie que mantiene áreas de distribución idénticas entre lo actual y su proyección a UMG se le asigna un valor de 1, una especie cuya distribución en el UMG es menor a la actual adquiere valores menores a 1, y especies cuya área de distribución en el UMG es mayor a la actual adquiere valores mayores a 1. Las tasas de expansión calculadas para cada especie se correlacionaron con sus valores de  $H_S$  y  $G_{ST}$ , para analizar si existe un efecto directo entre la expansión y/o

contracción de las poblaciones y su diversidad genética. Por último, realizamos pruebas de correlación entre los valores de  $H_S$  y  $G_{ST}$  con base en los patrones de riqueza y rareza asociada a las especies de encinos rojos reportados por Torres-Miranda et al. (2011) para México y América Central.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Diversidad genética y reticularidad

La diversidad genética ( $H_S$ ) de cada población tuvo una correlación positiva con respecto a la altitud en el caso de *Q. hypoleucoides* ( $r = 0.159$ ), mientras que en *Q. castanea* y *Q. scytophylla* se encontró una débil correlación negativa ( $r = -0.111$ ,  $r = -0.142$ ). Las correlaciones entre  $H_S$  y los valores de intermediación de las áreas asociadas a cada población es negativa en todos los casos. Existe una correlación positiva ( $r = 0.421$ ) entre la diversidad genética de cada especie con la riqueza específica asociada a sus poblaciones. En todos los casos, las correlaciones no son estadísticamente significativas.

Cuando realizamos las correlaciones con los valores promedio de las especies se observó una correlación negativa entre la diversidad genética de las especies en función de su amplitud geográfica y climática, así como con los valores de intermediación y restricción agregada por especie. En todos los casos las correlaciones no fueron significativas.

Muchos trabajos han planteado la idea de que las poblaciones de los encinos rojos en México permanecieron más o menos constantes durante las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, un factor que ha promovido una diversidad genética alta (ver González-

Rodríguez et al., 2004; Peñaloza-Ramírez, 2011). En el caso de los encinos del este de Estados Unidos, se ha identificado una migración latitudinal intensa en su distribución, pero sin una reducción drástica en el tamaño de sus áreas, lo cual explica los valores relativamente altos de diversidad genética (Magni et al., 2005; Morris et al., 2008; Saeki et al., 2011), un resultado que ha sido registrado para *Acer rubrum* (Saeki et al., 2011). Niveles altos de variación genética se han registrado en algunas especies templadas mexicanas como las especies de amplia distribución *Pinus strobiformis* y *P. leiophylla* (Moreno-Letelier y Piñero, 2009; Rodríguez-Bandera et al., 2009), en el escarabajo descortezador *Dendroctonus mexicanus* (Anducho-Reyes et al., 2008), así como especies mesoamericanas de *Abies* (Jaramillo-Correa et al., 2008), Niveles moderados de diversidad genética han sido reportados para *Q. lobata* en California, donde las fluctuaciones climáticas no han afectado drásticamente los tamaños poblacionales de la especie (Gugger et al., 2013). En algunas especies templadas con áreas de distribución más restringidas se han identificado niveles moderados de variación genética como *Pinus nelsonii*, *P. montezumae* y *P. pseudostrobus* (Cuenca et al., 2003; Delgado et al., 2007), así como en *Picea chihuahuana* (Jaramillo-Correa et al., 2006). Los estudios genéticos realizados por Petit et al. (2012) para encinos de amplia distribución en Europa han arrojado resultados diferentes. Los encinos europeos presentan una baja diversidad genética como consecuencia de una drástica reducción de sus tamaños poblacionales en áreas consideradas como refugios en el Pleistoceno. La colonización post glacial de las poblaciones ancestrales han dado como resultado un efecto fundador en el que las poblaciones no pueden aumentar su variación genética. (Magni et al., 2005)

A pesar del bajo poder estadístico de las correlaciones, los datos de diversidad

genética encontrados para los encinos rojos robustece la hipótesis de que ésta aumenta cuando las áreas de distribución son más grandes y que tienen además intervalos amplios de tolerancia ambiental. La correlación positiva que existe entre la riqueza específica de áreas adyacentes a las poblaciones en que se ha medido la diversidad genética indica que la diversidad genética está asociada a áreas con riqueza específica alta. Torres-Miranda et al. (capítulo III) encontraron una estrecha asociación entre las áreas de mayor riqueza específica y áreas que han tenido procesos de evolución reticular de sus biotas. La riqueza genética parece estar asociada a áreas que han sufrido de procesos de reticularidad importante. La reticularidad es un proceso que promueve la simpatría geográfica entre especies con diferentes historias evolutivas asociados a límites tectónicos y/o geológicos. La reticularidad coincide con zonas de hibridación identificadas para complejos de encinos rojos *Q. crassifolia* x *Q. crassipes* (Tovar-Sánchez et al., 2004), *Q. affinis* x *Q. laurina* (González-Rodríguez et al., 2004) y *Q. hypoleucoides* x *Q. scytophylla* x *Q. sideroxylla* (Peñaloza-Ramírez et al., 2010). Nosotros hemos identificado que la hibridación ocurre entre especies que conforman un mismo ensamble climático aunque entre ellas existe un desplazamiento altitudinal. La hibridación se da en las zonas de simpatría localizadas en pisos altitudinales intermedios entre ambas especies (ver capítulo IV). Las zonas de hibridación parecen ser una alternativa para mantener niveles elevados de diversidad. Tovar-Sánchez et al. (2008) identificaron una mayor diversidad genética entre las poblaciones de *Q. crassifolia* x *Q. crassipes* localizadas en las zonas de hibridación, disminuyendo en aquellas áreas donde no existe simpatría. González-Rodríguez et al. (2004) encuentran un resultado similar entre el complejo *Q. affinis* x *Q. laurina*. Delgado et al. (2007) reportan resultados similares entre *Pinus montezumae* x *P. pseudostrobus*. Las zonas de hibridación en encinos rojos están estrechamente relacionadas con las áreas

identificadas con evolución reticular de biotas diferentes (ver Capítulos II y III). Los centros de diversidad genética pueden estar invariablemente relacionados con zonas de contacto entre especies y no a los denominados centros de origen de las especies.

### **Entendiendo la divergencia evolutiva de los encinos rojos**

El índice  $G_{ST}$  presenta correlaciones positivas con la amplitud climática, el tamaño de las áreas de distribución y la restricción agregada promedio de cada especie, esta última es la única estadísticamente significativa. Cuando analizamos el efecto de las contracciones y/o expansiones de las especies en el UGM, encontramos que existe un aumento en los índices de diversidad genética en aquellas especies que ampliaron de manera significativa sus áreas de distribución en el UGM. Mientras que los índices de diferenciación genética aumentan en aquellas especies que tuvieron aumentos moderados en sus áreas de distribución en el UGM.

La restricción agregada de las redes permite reconocer aquellos elementos cuya presencia resulta indispensable en el flujo de información entre diferentes subredes. Valores altos de restricción agregada caracterizan a elementos cohesionados entre sí y diferenciados del resto de la red por su limitado flujo de información, generalmente asociados a especies con áreas de distribución restringidas. Es claro que en aquellas especies con valores altos de restricción agregada tienen menor cantidad de evolución reticular a lo largo de su distribución, resultando en alta cohesión genética que diferencia a sus poblaciones, explicando las correlaciones positivas que existen entre los valores  $G_{ST}$  y los valores de restricción agregada así como las correlaciones negativas entre éstos últimos valores y el

HS. Los resultados anteriores corroboran que las especies de amplia distribución tienen la mayor amplitud climática y están ligados a procesos importantes de diferenciación genética de sus poblaciones como lo indican los índices  $G_{ST}$ .

Los encinos europeos presentan una alta divergencia entre sus poblaciones. La estructura genética entre las especies son congruentes con las zonas de refugio propuestas para Europa. El efecto fundador tras la colonización rápida de las especies en periodos interglaciales pudo incrementar la diferenciación genética entre las poblaciones de los encinos europeos (Magni et al., 2005). A diferencia de los encinos europeos, los datos recabados en este estudio nos permiten proponer dos procesos de divergencia evolutiva entre los encinos rojos. En primer lugar, la estructura genética de las especies se hace notable en especies que tienen amplias áreas de distribución, conforme el tamaño de las áreas de distribución disminuye la diferenciación genética parece disminuir. En segundo lugar, aquellas especies cuyas condiciones ambientales en el UGM no les permitieron una expansión importante están asociadas a niveles de diferenciación genética relativamente alta. Sin embargo, la estructura que se ha encontrado en especies de amplia distribución no está asociada a los escenarios paleoambientales que se han propuesto para el UGM del Pleistoceno (capítulo V). La estructura de las poblaciones parece tener una mayor relación con las áreas identificadas en nuestros análisis de redes como entidades históricas (ver capítulos I, II y III). Estas áreas se localizan en secuencias litológicas asociadas con los principales eventos tectónicos ocurridos en América del Norte desde el Plioceno, por lo que la posible estabilidad poblacional en las fluctuaciones del Pleistoceno no han sido el factor más importante en la divergencia de las poblaciones. Magri et al. (2007) mencionan que la estructura genética de las poblaciones de *Q. suber* en Europa comenzó a definirse antes de

la historia Terciaria de los taxa, por lo que los grandes quiebres filogeográficos podrían tener un origen temporal más antiguo que lo registrado en los últimos periodos de glaciación del Pleistoceno.

Nuevos estudios deben ser realizados para aceptar o rechazar estas hipótesis. En el caso de los encinos de Estados Unidos, se debería de robustecer mediante filogeografía comparada si lo reportado para *Q. rubra* es similar en otras especies de amplia distribución *Q. coccinea*, *Q. ilicifolia*, *Q. imbricaria*, *Q. palustris*, *Q. shumardii* y *Q. velutina*. Aldrich et al. (2003) y Magni et al. (2005) mencionan que existen procesos de hibridación recurrentes entre éstas especies asociadas a bosques deciduos en el este de Estados Unidos por lo que la diversidad genética debería aumentar en aquellas áreas donde existe contacto secundario particularmente asociado a eventos de evolución reticular en la zona adyacente de los Apalaches donde se debería de identificar quiebres filogeográficos. Por otra parte, para poder contrastar la importancia de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, el análisis de las especies asociadas a los bosques mixtos de la costa del Atlántico (*Q. georgiana*, *Q. hemisphaerica*, *Q. incana*, *Q. laevis*, *Q. laurifolia*, *Q. pumila*) debería ser imprescindible, ya que las evidencias palinológicas y las proyecciones de nicho ecológico sugieren que éstas especies tuvieron reducciones drásticas de sus áreas de distribución en el UGM. En este sentido , los resultados filogeográficos podrían arrojar resultados similares a los encontrados en los encinos europeos con la presencia de zonas de refugio.

En el caso de México, se debería de completar el análisis filogeográfico de las especies de amplia distribución como *Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. elliptica* y *Q. conspersa*. Éstas especies pueden brindar evidencias adicionales acerca de los patrones de diversidad y divergencia genética, ya que sus historias de vida son contrastantes. Q.



candicans es una especie asociada a bosques mesófilos de montaña así como bosques mixtos húmedos localizados entre los 1800 - 2200 msnm. *Q. elliptica* es una especie asociada a bosques mesófilos y que puede estar presente en bosques con afinidades tropicales entre 1400 - 2200 msnm. *Q. crassifolia* es una de las especies que se distribuye entre 2000-2800 msnm asociada principalmente a bosques de pino-encino. Además, es necesario analizar especies con distribuciones regionales para sustentar si la divergencia entre especies nos permite inferir patrones históricos de mayor resolución entre los principales ensamblajes históricos de especies. La determinación de los ensamblajes climáticos puede conducir líneas de investigación adicionales, para probar si existe relación entre los escenarios evolutivos de especies que conforman un mismo ensamblaje climático. El análisis de especies asociadas a diferentes ensamblajes climáticos o históricos puede resultar útil para entender de manera más detallada la compleja dinámica evolutiva de la sección *Lobatae*. Por último, integrar estas evidencias con los resultados obtenidos para otras especies de biotas templadas que definen algunos de los ensamblajes grinellianos con las especies de esta sección, podría brindar nuevas posibilidades para entender de manera incipiente la dinámica evolutiva de las biotas templadas en América del Norte.

### **Literatura citada**

Aguirre-Planter E., Furnier GR, Eguiarte LE. 2000. Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. *Am. J. Bot.* **87**: 362-371.

- Albarrán-Lara, AL. 2011. *Estructura genética, filogeografía e identificación de zonas híbridas en Quercus magnoliifolia y Q. resinosa (Fagaceae) en México*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- Alvarez-Buylla ER, Garay AA. 1994. Population genetic structure of *Cecropia obtusifolia*, a tropical pioneer tree species. *Evolution* **48**: 437-453.
- Anducho-Reyes MA, Cognato AI, Hayes JL, Zúñiga G. 2008. Phylogeography of the bark beetle *Dendroctonus mexicanus* Hopkins (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Mol. Phylog. Evol.* 49: 930-940.
- Avise, J.C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Avise, J.C. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *J. Biogeogr.* **36**, 3-15.
- Bacon, J.R. & Spellenberg, R. 1996. Hybridization in two distantly related Mexican black oaks *Q. konzattii* and *Q. eduardii* (Fagaceae: *Quercus*: Section *Lobatae*). *Sida***17**: 17-41.
- Charlesworth B, Nordborg M, Charlesworth D. 1997. The effects of local selection, balanced polymorphism and background selection on equilibrium patterns of genetic diversity in subdivided populations, *Gen. Resear.* **70**, 155-174.
- Clement CR. 1989. A center of crop genetic diversity in western Amazonia. *Bioscience* **39**: 624-631.
- Cuenca, A, Escalante AE & Piñero D. 2003. Long-distance colonization, isolation by distance, and historical demography in relictual Mexican pinyon pine (*Pinus nelsonii* Shaw) as revealed by paternally inherited genetic markers (cpSSR) *Mol. Ecol.* **12**, 2087-2097.

- Delgado, P, Salas-Lizana, R, Vázquez-Lobo, A, Álvarez-Buylla, ER, Vendramin, GG & Piñero, D. 2007. Introgressive hybridization in *Pinus montazumae* Lamb. and *P. pseudostrobus* Lindl. (Pinaceae): morphological and molecular (cpSSR) evidence. *Int. J. Plant. Sci.* **168**, 861-875.
- Ellstrand NC, Elman DR. 1993. Population genetic consequence of small population size: implications for plant conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **24**, 217-242.
- Frankham R. Ballou JD, Briscoe DA. 2002. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- González-Rodríguez, A., Bain, J.F., Golden, J.L. & Oyama, K. 2005. Chloroplast DNA variation in the *Quercus affinis-Q. laurina* complex in Mexico: geographical structure and associations with nuclear and morphological variation. *Mol. Ecol.* **13**: 4085-4093.
- Grivet D, Deguilloux MF, Petit R, Sork VL. 2006. Contrasting patterns of historical colonization in white oaks (*Quercus* spp.) in California and Europe. *Mol. Ecol.* **15**, 4085-4093.
- Gugger PF, Ikegami M, Sork VL. 2013. Influence of late Quaternary climate change on present patterns of genetic variation in valley oak, *Quercus lobata* Née. *Mol. Ecol.* **22**, 3598-3612.
- Hao B, Li W, Linchun M, Li Y, Rui Z, Mingxia T, Weikai B. 2006. A study of conservation genetics in *Cupressus chengiana*, an endangered endemic of China, using ISSR markers. *Biochem Gen* **44**: 31-45.
- Harlan JR. 1971. Agricultural origins: centers and noncenters. *Science* **174**: 468-474.
- Hartl LD, Clark GA. 2007. *Principles of population genetics*. 3rd edition. Sinauer Associates, Massachusetts.

- Hawkes JG. 1983. *The diversity of crop plants*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Hedrick, P.W. 2010. *Genetics of populations*. 4th edition. Jones & Bartlett publishers, USA.
- Hewitt G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**: 907-913.
- Howard DJ, Preszler R, Williams J, Fenchel S, Boecklen WJ. 1997. How discrete are oak species? insights from a hybrid zone between *Quercus grisea* and *Quercus gambelii*. *Evolution* **51**:747-755.
- Jaramillo-Correa, JP, Beaulieu, J, Ledig, FT & Bousquet J. 2006. Decoupled mitochondrial and chloroplast DNA population structure reveals Holocene collapse and population isolation in a threatened Mexican-endemic conifer. *Mol. Ecol.* **15**, 2787-2800.
- Jaramillo-Correa, JP, Aguirre-Planter, E, Khasa DP, Eguiarte, L, Piñero, D, Furnier GR & Bousquet J. 2008. Ancestry and divergence of subtropical montane forest isolates: molecular biogeography of the genus *Abies* (Pinaceae) in southern México and Guatemala. *Mol. Ecol.* **17**, 2476-2490.
- Lexer C, Kremer A, Petit RJ. 2006. Shared alleles in sympatric oaks: recurrent gene flow is a more parsimonious explanation than ancestral polymorphism. *Mol Ecol* **15**: 2007-2012.
- Magni, C.R., Ducouso, A., Caron, H., Petit, R.J. & Kremer, A. 2005. Chloroplast DNA variation of *Quercus rubra* L. in North America and comparison with other Fagaceae. *Mol. Ecol.* **14**: 513-524.
- Magri D, Fineschi S, Bellarosa R, Bounamici A, Sebastiani F, Schirone B, Simeone MC, Vendramin GG. 2007. The distribution of *Quercus suber* chloroplast haplotypes

- matches the palaeogeographical history of the western Mediterranean. *Mol. Ecol.* **16**, 5259-5266.
- Matos, JA & Schaal, BA. 2000. Chloroplast evolution in the *Pinus montezumae* complex: a coalescent approach to hybridization. *Evolution* **54**, 1218-1233.
- McCauley, R.A., Cortés-Palomec, A.C. & Oyama, K. 2011. *Genetic Structure and Speciation in a Lineage of Mexican Red Oaks: A Phylogeographic Study of Quercus Section Lobatae Subsection Racemiflorae*. In: XVIII International Botanical Congress Memoirs, Melbourne, Australia, July 2011.
- Moreno-Letelier, A & Piñero, D. 2009. Phylogeographic structure of *Pinus strobiformis* Egelm. across the Chihuahuan desert filter-barrier. *J. Biogeogr.* **36**, 121-131.
- Morris AB, Ickert-Bond SM, Brunson DB, Soltis DE, Soltis PS. 2008. Phylogeographical structure and temporal complexity in American sweetgum (*Liquidambar styraciflua*; Altingiaceae). *Mol Ecol.* **17**:3889-900.
- Muir G, Schötterer C. 2005. Evidence for shared ancestral polymorphism rather than recurrent gene flow at microsatellite loci differentiating two hybridizing oaks (*Quercus* spp.). *Mol Ecol* **15**: 549-561.
- Nei M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *PNAS* **70**: 3321-3323.
- Newton, AC, Allnutt, TR, Dvorak, WS, del Castillo. RF & Ennos, RA. 2002. Patterns of genetic variation in *Pinus chiapensis*, a threatened Mexican pine, detected by RAPD and mitochondrial DNA RFLP markers. *Heredity* **89**, 191-198.
- Ornelas, JF, Ruiz-Sánchez, E & Sosa V. 2010. Phylogeography of *Podocarpus matudae* (Podocarpaceae): pre-Quaternary relicts in northern Mesoamerican cloud forest. *J. Biogeogr.* **37**, 2384-2396.

- Peñaloza-Ramírez, JM. 2011. *Filogeografía e hibridación en cuatro especies del género Quercus (Fagaceae) en México*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- Peñaloza-Ramírez, J.M., González-Rodríguez, A., Mendoza-Cuenca, L., Caron, H., Kremer, A. & K. Oyama. 2010. Interspecific gene flow in a multispecies oak hybrid zone in the Sierra Tarahumara of Mexico. *Ann. Bot.* **105**: 389-399.
- Petit RJ, Brewer S, Bordács S, et al. 2002. Identification of refugia and post-glacial colonization routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecol Manag* **156**: 49-74.
- Rodríguez-Bandera, A., Vargas-Mendoza, C.F., Buonamici, A. & Vendramin G.G. 2009. Genetic diversity and phylogeographic analysis of *Pinus leiophylla*; a post-glacial range expansion. *J. Biogeogr.* **36**, 1807-1820.
- Saeki, I., Dick, C.W., Barnes, B.V. & Murakami, N. 2011. Comparative phylogeography of red maple (*Acer rubrum* L.) and silver maple (*Acer saccharinum* L.): impacts of habitat specialization, hybridization and glacial history. *J. Biogeogr.* **38**, 992-1005.
- Schaal BA, Hayworth DA, Olsen KM, Rauscher JT, Smith WA. 1998. Phylogeographic studies in plants: problems and prospects. *Mol Ecol.* **7**: 465-474.
- Slatkin M. 1985. Gene flow in natural populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **16**: 393-430.
- Toro MA, Caballero A. 2005. Characterization and conservation of genetic diversity in subdivided populations. *Phil Trans Roy Soc B* **360**: 1367-1680.
- Torres-Miranda, A., Luna-Vega, I. & Oyama, K. 2011. Conservation biogeography in red oaks (*Quercus*, section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *Am. J. Bot.* **98**: 290-305.

- Torres-Miranda, A., Luna-Vega, I. & Oyama, K. 2013a. New approaches to the biogeography and areas of endemism of red oaks (*Quercus* L., Section *Lobatae*). *Syst. Biol.* **62**: 555-573.
- Torres-Miranda, A., Luna-Vega, I., Oyama, K. & Heads, M. 2013b. Tectonic and climatic complexity, and evolution in American red oaks (*Quercus* section *Lobatae*, Fagaceae): a biogeographic study using network analysis. *Bot. J. Linn. Soc.*, in press.
- Tovar-Sánchez, E. & Oyama, K. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in Mexico: morphological and molecular evidence. *Am. J. Bot.* **91**: 1352-1363.
- Vavilov NI. 1951. The phytogeographic basis of plant breeding. En: *The Origin, Variation, Immunity and Breeding of Cultivated Plants* (Translated by Chester KS), pp. 13-54. The Ronald Press Company, New York.
- Wright S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann Eugen* **15**: 323-354.

## DISCUSIÓN GENERAL

Los patrones de distribución de las biotas han sido moldeados por diferentes fuerzas evolutivas como la vicarianza, la dispersión y la extinción. Los procesos de evolución reticular son eventos recurrentes, que han acompañado al ensamble actual de las biotas, y actúan como zonas biológicamente complejas (Croizat, 1958; Erwin, 1978, 1981; Halas *et al.*, 2005). Por otra parte, las zonas de mayor riqueza de especies a menudo coinciden con zonas híbridas que han sufrido evolución reticular tras la convergencia de biotas de diferentes historias (Contreras-Medina *et al.*, 2001; Torres-Miranda *et al.*, 2013a) y los análisis de redes representan un método alternativo para el estudio de las relaciones biogeográficas de las áreas, aunque los Análisis de Parsimonia de Endemismo son otra alternativa (ver Echeverry y Morrone, 2010). Las redes son una aproximación óptima para estudiar los mecanismos de evolución de las áreas cuando la reticularidad es un proceso recurrente en la historia de sus biotas, ya que muestran grandes ventajas sobre métodos basados en árboles dicotómicos. Éstos últimos pierden resolución cuando existen patrones tocológicos (Van Veller y Brooks, 2001; dos Santos *et al.*, 2008, 2012). La reticularidad se puede medir a través del uso de la intermediación entre los vértices de una red, el cual determina el flujo de información; cuando es alto, la reticularidad es máxima, y por el contrario, si hay huecos estructurales en la red, se presenta una restricción agregada.

Con lo anterior se concluye que cada biota puede ser definida por un conjunto único de especies (producto de la homogenización biótica a lo largo del tiempo) y en donde cada una de ellas evoluciona en tasas diferenciales. Aquellas áreas identificadas como ramas largas en los análisis de *Neighbor-joining* (NJ), que se obtuvieron mediante el método de inversos de distribución, representan áreas de gran divergencia biótica con altas tasas de



evolución (Torres-Miranda *et al.*, 2013b) y están asociadas a áreas con eventos de especiación reciente o con procesos importantes de evolución reticular. Si se utilizan análisis combinados de redes y de *Neighbor-joining*, se obtendría información complementaria, lo cual robustecería las hipótesis de asociación geográfica.

La reticularidad es un fenómeno que se ha localizado en los principales límites tectónicos de los sistemas fisiográficos de América del Norte (Heads, 2004; Morrone, 2004). Muchos de ellos, posiblemente, están asociados a expansiones o contracciones poblacionales de las especies; que pudieron ser causadas por procesos de cambio climático como las glaciaciones del Pleistoceno (Torres-Miranda *et al.*, 2014). Para especies del Este de Estados Unidos, las zonas con eventos importantes de evolución reticular se localizan en los sistemas asociados a los Apalaches y a los sistemas fluviales del Mississippi.

Mientras que en México, las zonas de biotas con evolución reticular en orden de importancia son el sector Sur de la Sierra Madre Oriental, el Occidente de la Faja Volcánica Transmexicana, el Bloque Maya (Sierra Madre de Chiapas - Guatemala y Altos de Chiapas), el Norte y Sur de la Sierra Plegada, el sector oaxaqueño de la Sierra Madre del Sur, el Norte de la Sierra Madre Occidental y el Este de la Sierra Madre del Sur.

La hipótesis de evolución por pulsos es similar al supuesto teórico de la Pambiogeografía de Croizat (1958), donde los nodos representan los procesos de reticularidad más importante entre las áreas. Éste considera que los ensambles de especies son determinados por procesos complejos, los cuales involucran especiación por vicarianza, dispersión, extinción, y la no-respuesta a especiación tras eventos vicariantes (Erwin, 1979, 1981). El sector Sur de la Sierra Madre Oriental y el sector Occidental de la Faja Volcánica Transmexicana son buenos ejemplos de biotas con evolución por pulsos. La Faja Volcánica Transmexicana es reconocida como un elemento histórico que está

asociada a mecanismos de especiación alopátrica pero con importantes eventos de evolución reticular que han sido favorecidos por la expansión biótica de las especies; probablemente, como resultado de fluctuaciones climáticas (por ejemplo, las glaciaciones del Pleistoceno).

Los análisis de redes y de NJ iterativos donde se utilizan criterios de restricción o amplitud geográfica permiten formular hipótesis acerca de los mecanismos de especiación que están asociados a las especies que componen la sección *Lobatae* del género *Quercus*. Esto es, aquellas especies con distribuciones regionales conforman redes cohesivas, generalmente alopátricas con respecto a otras, y que se localizan en secuencias litológicas recientes (asociadas a actividad tectónica del Terciario). Lo anterior, nos permite proponer mecanismos de evolución estrictamente vicariante. Mientras que, en especies con distribuciones más restringidas planteamos mecanismos de evolución por aislados periféricos, debido a que no existe simpatria geográfica ni ambiental con otras especies. Éste es uno de los argumentos que Lynch (1989) y Green *et al.* (2002) consideran para reconocer a éste tipo de especiación. Las hipótesis de evolución a pulsos de las biotas pueden ser sometidas a análisis filogenéticos o filogeográficos mediante la aceptación o rechazo de los diferentes mecanismos de evolución que se propongan.

Los análisis de redes también resultan útiles en el reconocimiento de ensamblajes macroecológicos, los cuales están basados en el solapamiento de nichos ecológicos (simpatria ambiental) Éstos análisis son, hasta ahora, un método adecuado en el reconocimiento de interacciones biológicas donde existe un elevado número de relaciones ecológicas (Stephens *et al.*, 2009; Jabot y Bascompte, 2012).

La amplitud de los nichos climáticos en las especies con distribución más restringida, por lo general, es estrecha y la mayoría no presentan asociaciones fuertes con

ninguna otra; por ello no forman parte de un ensamble y están ligadas a una clara divergencia ambiental con el resto de las especies que integran la sección. Por el contrario, las de amplia distribución son las que presentan una gran amplitud de su nicho climático  $\gamma$ , razón por la que sus nichos tienen una superposición recurrente con especies de otros ensambles. A lo largo de su distribución, las condiciones climáticas donde se desarrollan las poblaciones de una especie ampliamente distribuida pueden variar y conformar diferentes unidades climáticas (nicho  $\alpha$ ).

Aunado a la divergencia ambiental entre sus poblaciones, cada entidad climática establece diferentes redes de interacción biótica a nivel genérico y específico. La divergencia ambiental y las diferencias en las interacciones bióticas pueden promover procesos de divergencia genética o morfológica en las poblaciones de especies con amplia distribución. La mayoría de éstas presentan una gran plasticidad fenotípica foliar, la cual puede estar asociada a las diferencias ambientales detectadas en las redes climáticas. Sin embargo, hasta ahora, no se ha podido corroborar esta suposición. Actualmente, se encuentra en proceso un estudio para probar las hipótesis de la variación foliar y su relación con los ensambles en dos especies de encinos rojos con amplia distribución: *Q. candicans* y *Q. crassifolia*. Hasta el momento se ha realizado un muestreo extenso en las áreas de distribución de ambas. Para *Q. candicans* desde Sinaloa e Hidalgo, en el Norte, hasta Guatemala, en el Sur; y para *Q. crassifolia*, de Chihuahua y San Luis Potosí, en el Norte, a Guatemala, en el Sur. Se han colectado muestras de 80 poblaciones para la primera especie y, 94 para la segunda (ver Figuras 1-2).

Se han hecho estudios preliminares de morfometría foliar con el fin de determinar patrones de variación de las especies a lo largo de su distribución. Los resultados muestran

morfotipos diferenciales entre las poblaciones que conforman diferentes ensambles  $\alpha$ , siendo particularmente interesante la marcada diferenciación entre las de *Q. crassifolia* del Noroeste con las del Centro y Sur de su distribución. En el caso de *Q. candicans*, la plasticidad fenotípica está fuertemente relacionada con las condiciones de humedad; éstos es, en poblaciones que corresponden a los ensambles semitemplados y húmedos (que caracterizan a los bosques mesófilos) se presentan hojas de mayor tamaño, ampliamente obovadas, con ápices recurrentes y con una gran cantidad de dientes aristados. Éstos análisis serán robustecidos con métodos geoestadísticos con base en los principios de interpolación de variables múltiples.

Por otra parte, las especies que constituyen un ensamble deberían de tener respuestas similares ante cambios ambientales o climáticos. Las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno han sido uno de los procesos modeladores de las poblaciones y de las áreas de distribución de las especies. El modelado de nicho ecológico permite hacer una proyección del nicho hacia diferentes escenarios climáticos pasados, como el Último Máximo Glacial (UMG) (Richards *et al.*, 2002; Jakob *et al.*, 2009), y delimitar las áreas de distribución actual. Por otra parte, es una herramienta que posibilita entender el efecto de las fluctuaciones climáticas en la dinámica de distribución de los encinos rojos (que está asociada a evidencias palinológicas y genéticas). Lo anterior ayuda a identificar procesos de expansión, contracción o dispersión en ensambles climáticos de especies. En éste estudio se observa que la mayoría de ellos, los cuales están localizados en los sistemas montanos de México, América Central y California, no tuvieron reducciones drásticas en sus áreas de distribución y en muchos casos se puede plantear que sufrieron expansiones poblacionales, como lo indican también datos palinológicos del UGM (Caballero *et al.*, 2010; Vázquez-

Selem y Heine, 2011). Aunque se debe destacar que existe discordancia entre los escenarios MIROC y CCSM. Éste último plantea que las tasas de precipitación aumentaron en el UMG; por lo tanto, las proyecciones nos hacen suponer que la expansión distribucional fue de gran magnitud. En todos los casos se consigue corroborar que no hubo migración latitudinal en las especies; por el contrario, en las presentes en el Este de Estados Unidos se identifica una fuerte migración latitudinal (en las que componen a los ensamblajes asociados a los bosques deciduos), aunque constituyen un amplio cinturón de vegetación en la Planicie Costera del Atlántico que coincide con reconstrucciones paleoambientales (ver Overpeck *et al.*, 1991, 1992; Prentice *et al.*, 1991; Webb III *et al.*, 1998). Por otra parte, nuestros datos parecen identificar una fuerte contracción poblacional de las especies que habitan los bosques mixtos localizados en la Planicie Costera del Atlántico. Análisis filogeográficos de éstas especies permitirían corroborar la presencia de refugios y rutas de colonización postglacial identificados para otros taxones (ver Soltis *et al.*, 2006).

La expansión y contracción recurrente de las áreas de distribución de las especies es un proceso que ha favorecido la diversidad genética así como los procesos de evolución reticular de las áreas. De modo que, especies cuyas áreas de distribución actual son amplias y que en el UMG fueron similares, o incluso mayores, tienen alta diversidad genética; tal como ocurre con *Q. castanea*, *Q. hypoleucoides*, *Q. scytophylla* y *Q. sideroxyla* (Peñaloza-Ramírez, 2011); *Q. magnoliifolia* y *Q. resinosa* (Albarrán-Lara, 2011), *Q. lobata* (Gugger *et al.*, 2013). La diversidad genética en *Q. affinis* y *Q. laurina* (González-Rodríguez *et al.*, 2004), aunque moderada, permite suponer que ambas especies no sufrieron reducciones drásticas en sus poblaciones. En algunos casos, se ha documentado que el contacto secundario y la hibridación aumentan los niveles de diversidad genética tanto en encinos como en otras especies de taxones templados (González-Rodríguez *et al.*, 2004; Tovar-

Sánchez y Oyama, 2004; Delgado *et al.*, 2007; Peñaloza-Ramírez *et al.*, 2010). El único caso reportado con bajos niveles de diversidad genética es *Q. rubra* (Magni *et al.*, 2005) en el Este de Estados Unidos, la cual en el UMG pudo tener una distribución relativamente grande y continua.

Aunado a ello, se identificó que las especies de amplia distribución presentan una correlación positiva entre la diferenciación genética de sus poblaciones ( $G_{ST}$ ) y el tamaño de las áreas de distribución y de amplitud climática; mientras que, para los índices de diversidad genética ( $H_S$ ) ésta correlación también fue positiva. A pesar del bajo poder estadístico de las correlaciones, los datos de diversidad genética encontrados para los encinos rojos robustece la hipótesis de que ésta aumenta cuando las áreas de distribución son más grandes y que tienen, además, intervalos amplios de tolerancia ambiental.

La diversidad genética está asociada a áreas de riqueza específica alta. Así lo sugiere la correlación positiva que existe entre la riqueza específica de áreas adyacentes a las poblaciones donde se ha medido. Torres-Miranda *et al.* (Capítulo III) encontraron una estrecha asociación entre las áreas de mayor riqueza específica y las áreas que han tenido procesos de evolución reticular en sus biotas. La riqueza genética parece estar concentrada en áreas que han sufrido procesos de reticularidad y que ésta ha sido importante, ya que promueven el contacto secundario entre las especies. Se ha reportado que la diversidad genética aumenta, aparentemente, en las denominadas zonas de contacto (González-Rodríguez *et al.*, 2004; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; Delgado *et al.*, 2007; Peñaloza-Ramírez *et al.*, 2010).

Sin embargo, la estructura que se ha encontrado en especies de amplia distribución no está asociada a los escenarios paleoambientales que se han propuesto para el UGM del Pleistoceno (capítulo V). La estructura poblacional sugiere una mayor relación con las

áreas identificadas, en nuestros análisis de redes, como entidades históricas (ver capítulos I, II y III). Éstas se localizan en secuencias litológicas asociadas con los principales eventos tectónicos ocurridos en América del Norte desde el Plioceno; por lo tanto, la posible estabilidad poblacional en las fluctuaciones del Pleistoceno no ha sido el factor más importante en la divergencia de las poblaciones. Magri *et al.* (2007) mencionan que la estructura genética de los taxones de *Q. suber* en Europa comenzó a definirse antes del periodo Terciario, por lo cual los grandes quiebres filogeográficos podrían tener un origen temporal más antiguo que lo registrado en los últimos periodos de glaciación del Pleistoceno.

Nuevos estudios deben ser realizados para aceptar o rechazar éstas hipótesis. Aldrich *et al.* (2003) y Magni *et al.* (2005) mencionan que existen procesos de hibridación recurrentes entre especies asociadas a bosques deciduos en el Este de Estados Unidos (*Q. coccinea*, *Q. ilicifolia*, *Q. imbricaria*, *Q. palustris*, *Q. shumardii* y *Q. velutina*). Posiblemente, el análisis detallado de otras especies arrojaría resultados similares a los obtenidos para *Q. rubra*. Aunque, las especies de los bosques mixtos (*Q. georgiana*, *Q. hemisphaerica*, *Q. incana*, *Q. laevis*, *Q. laurifolia*, *Q. pumila*) permitirían obtener información contrastante porque sus áreas de distribución se contrajeron drásticamente en el UGM y, por lo tanto, los resultados serían similares a los encontrados para los encinos europeos. En el caso de México, se debería de completar el análisis filogeográfico de las especies de amplia distribución como *Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. elliptica* y *Q. conspersa*; dado que, pueden brindar evidencias adicionales acerca de los patrones de diversidad y divergencia genética porque que sus historias de vida son contrastantes. Además, es necesario estudiar especies con distribuciones regionales para sustentar si la divergencia entre especies nos permite inferir patrones históricos de mayor resolución entre

los principales ensamblajes históricos. La determinación de los ensamblajes climáticos puede conducir a líneas de investigación adicionales para probar si existe relación entre los escenarios evolutivos de especies que los conforman. Por otra parte, el análisis de especies asociadas a diferentes ensamblajes climáticos o históricos serviría para entender de manera detallada la compleja dinámica evolutiva de la sección *Lobatae*. Por último, integrar éstas evidencias a los resultados obtenidos para otras biotas templadas, que definen algunos de los ensamblajes grinellianos con las especies de ésta sección, brindarían nuevas posibilidades para entender de manera incipiente la dinámica evolutiva de las biotas templadas en América del Norte.

En un intento para aceptar o rechazar las hipótesis propuestas en éste estudio, se han iniciado nuevos estudios filogeográficos que utilizan como modelos a *Q. candicans* y *Q. crassifolia*, se han colectaron 80 poblaciones de *Q. candicans* (Fig. 1) y 94 de *Q. crassifolia* (Fig. 2) en sus áreas de distribución. Un tercer estudio con *Q. elliptica* está por comenzar; ésta especie presenta variación foliar entre sus poblaciones más templadas y las más cálidas. Ésta especie se encuentra tanto en bosques mesófilos de montaña como en bosques con afinidades tropicales, que fueron definidos por Rzedowski (1978).

*Q. candicans* se encuentra, por lo general, en pequeños manchones de vegetación asociados a bosques o elementos mesófilos de montaña en sitios húmedos. Ésta es una especie fácilmente distinguible y no presenta problemas taxonómicos importantes para su reconocimiento. Los eventos de hibridación con otras especies son poco comunes en ella, aunque a lo largo del muestreo observamos que en la parte Sur de su distribución hay individuos que presentan formas intermedias con *Q. crassifolia*. Esto se observó en lugares donde existe simpatria geográfica y ambiental. En pocos sitios, *Q. candicans* presenta amplia distribución altitudinal: Palmito (Sinaloa), Nevado de Colima (Jalisco), Volcán de



Tequila (Jalisco), Solistihuacán (Chiapas); en éstos sitios se hizo un muestro considerando diferentes pisos altitudinales.

Por el contrario, *Q. crassifolia* se distribuye en bosques de pino y de pino-encino de gran extensión, por lo general, como parte del subdosel arbóreo y sólo en los extremos de su distribución conforma bosques de encino asociados a otras especies; se distribuye en los pisos altitudinales más elevados y en la literatura se ha documentado que puede hibridar con otras de la sección *Lobatae* (Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; Vázquez y Nixon, 2013). Esto fue corroborado en campo. En comparación con *Q. candicans* su tolerancia climática es más restringida, aunque hacia el Sur de su distribución los rangos climáticos se amplían. Se ha identificado una clara divergencia foliar entre las poblaciones del Norte y del Sur de su distribución.

En ambas especies se planea realizar un análisis en su estructura genética y filogeográfica. Se espera que al utilizar microsátélites de cloroplasto se corrobore que en *Q. candicans* la diversidad genética es baja y que la estructura entre sus poblaciones se encuentra bien definida; dado que son pequeñas y están fragmentadas. En el caso de *Q. crassifolia* estudios preliminares de morfometría indican que hay un fuerte cambio en la morfología foliar y esperamos ver éstas diferencias entre las poblaciones del Norte y del Sur con el uso microsátélites nucleares. Esperamos confirmar que en ésta especie las poblaciones estén menos estructuradas; dado que su tamaño poblacional es reducido, pero su diversidad genética sea alta ya que sus poblaciones podrían haberse mantenido relativamente grandes y estables a través del tiempo.

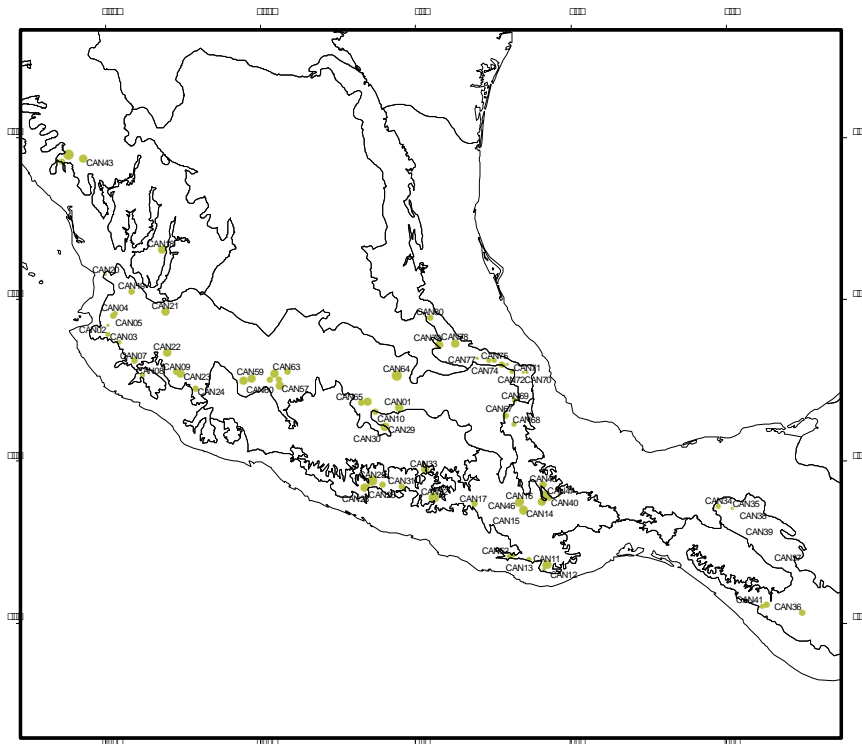


Figura 1. 80 sitios de colecta de *Q. candicans*.

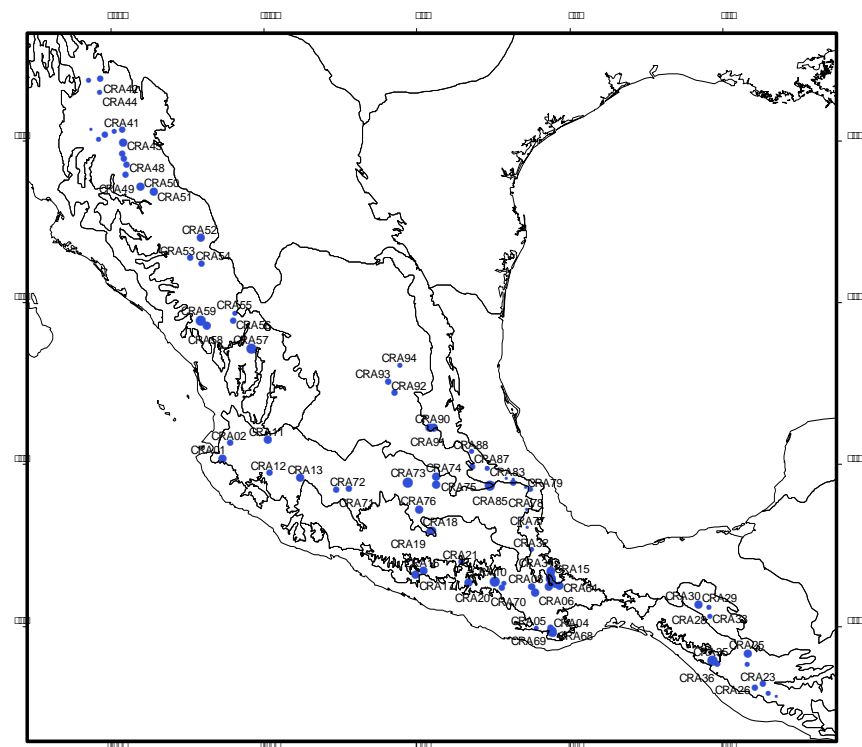


Figura 2. 94 sitios de colecta de *Q. crassifolia*.

## LITERATURA CITADA

- Aguirre-Planter E., Furnier GR, Eguiarte LE. 2000. Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany* **87**: 362-371.
- Albarrán-Lara, AL. 2011. *Estructura genética, filogeografía e identificación de zonas híbridadas en Quercus magnoliifolia y Q. resinosa (Fagaceae) en México*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- Aldrich PR, Parker GR, Michler CH, Romero-Severson J .2003. Whole-tree silvicultural identifications and the microsatellite genetic structure of a red oak species complex in an Indiana old-growth forest. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 2228–2237.
- Alvarez-Buylla ER, Garay AA. 1994. Population genetic structure of *Cecropia obtusifolia*, a tropical pioneer tree species. *Evolution* **48**: 437-453.
- Anducho-Reyes MA, Cognato AI, Hayes JL, Zúñiga G. 2008. Phylogeography of the bark beetle *Dendroctonus mexicanus* Hopkins (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Molecular and Phylogenetics Evolution* **49**: 930-940.
- Axelrod DL. 1983. Biogeography of oaks in the Arcto-Tertiary province. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **70**: 629-657.
- Avise JC. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* **36**: 3-15.
- Avise JC. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Caballero M, Lozano-García S, Vázquez-Selem L, Ortega B. 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de

- México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica de México* **62**: 359-377.
- Challenger A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México*. CONABIO - Instituto de Biología, UNAM - Agrupación Sierra Madre, A.C., México.
- Contreras-Medina R, Luna-Vega I, Morrone JJ. 2001. Biogeographic methods identify gymnosperm biodiversity hotspots. *Naturwissenschaften* **88**: 427-430.
- Croizat L. 1958. *Panbiogeography*. Publicado por el autor. Caracas, Venezuela.
- Croizat L. 1964. *Space, time, form: the biological synthesis*. Publicado por el autor. Caracas, Venezuela.
- Delgado P, Salas-Lizana R, Vázquez-Lobo A, Álvarez-Buylla ER, Vendramin GG, Piñero D. 2007. Introgressive hybridization in *Pinus montazumae* Lamb. and *P. pseudostrobus* Lindl. (Pinaceae): morphological and molecular (cpSSR) evidence. *International Journal of Plant Sciences* **168**: 861-875.
- dos Santos DA, Fernández HR, Cuezco MG, Domínguez E. 2008. Sympatry inference and network analysis in biogeography. *Systematic Biology* **57**: 432-448.
- dos Santos DA, Cuezco MG, Reynaga MC, Domínguez E. 2012. Towards a dynamic analysis of weighted networks in biogeography. *Systematic Biology* **61**: 240-252.
- Ebach MC, Humphries CJ. 2002. Cladistic biogeography and the art of discovery. *Journal of Biogeography* **20**: 427-444.
- Echeverry A, Morrone JJ. 2010. Parsimony analysis of endemism as a panbiogeographical tool: and analysis of Caribbean plant taxa. *Biological Journal of the Linnean Society* **101**: 961-976.

- Erwin TL. 1979. Thoughts on the evolutionary history of ground beetles: hypotheses generated from comparative faunal analyses of lowland forest sites in temperate and tropical regions. En: *Carabid beetles – their evolution, natural history, and classification* (TL Erwin, GE Ball y DR Whitehead, eds), pp. 539–592. W. Junk, The Hague.
- Erwin, T.L. 1981. Taxon pulses, vicariance, and dispersal: an evolutionary synthesis illustrated by carabid beetles. En: *Vicariance biogeography – a critique* (G Nelson, DE Rosen, eds), pp. 159–196. Columbia University Press, New York.
- Frankham R. Ballou JD, Briscoe DA. 2002. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Flores-Villela O, Goyenechea I. 2001. A comparison of hypotheses of historical biogeography for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. En: *Mesoamerican herpetology: systematics, zoogeography and conservation* (JD Johnson, RG Webb, O Flores-Villela, eds), pp. 171-181. The University of Texas at El Paso, El Paso.
- González R. 1993. La diversidad de los encinos mexicanos. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* **vol. esp. 44**: 125-142.
- González-Rodríguez, A. Bain, JF, Golden JL & Oyama, K. 2004. Chloroplast DNA variation in the *Quercus affinis* - *Q. laurina* complex in Mexico: geographical structure and associations with nuclear and morphological variation. *Molecular Ecology* **13**, 3467-3476.
- Green MD, Van Veller MGP, Brooks DR. 2002. Assessing modes in speciation: range asymmetry and biogeographical congruence. *Cladistics* **18**: 112-124.

- Gugger PF, Ikegami M, Sork VL. 2013. Influence of late Quaternary climate change on present patterns of genetic variation in valley oak, *Quercus lobata* Née. *Molecular Ecology* **22**, 3598-3612.
- Halas D, Zamparo D, Brooks DR. 2005. A historical biogeographical protocol for studying biotic diversification by taxon pulses. *Journal of Biogeography* **32**: 249-260.
- Heads M. 2004. What is a node? *Journal of Biogeography* **31**: 1883-1891.
- Hedrick, PW 2010. *Genetics of populations*. 4th edition. Jones & Bartlett publishers, USA.
- Hewitt G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**: 907-913.
- Jabot F, Bascompte J. 2012. Biotrophic interactions shape biodiversity in space. *PNAS* **109**: 4521-4526.
- Jaramillo-Correa JP, Beaulieu J, Ledig FT, Bousquet J. 2006. Decoupled mitochondrial and chloroplast DNA population structure reveals Holocene collapse and population isolation in a threatened Mexican-endemic conifer. *Molecular Ecology* **15**, 2787-2800.
- Jaramillo-Correa JP, Aguirre-Planter E, Khasa DP, Eguiarte L, Piñero D, Furnier GR, Bousquet J. 2008. Ancestry and divergence of subtropical montane forest isolates: molecular biogeography of the genus *Abies* (Pinaceae) in southern México and Guatemala. *Molecular Ecology* **17**, 2476-2490.
- Lexer C, Kremer A, Petit RJ. 2006. Shared alleles in sympatric oaks: recurrent gene flow is a more parsimonious explanation than ancestral polymorphism. *Molecular Ecology* **15**: 2007-2012.
- Lynch JD. 1989. The gauge of speciation: on the frequency and modes of speciation. In: *Speciation and its consequences* (D. Otte & J:A: Endler, eds), pp. 527-553. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

- Magni CR, Ducouso A, Caron H, Petit RJ, Kremer A. 2005. Chloroplast DNA variation of *Quercus rubra* L. in North America and comparison with other Fagaceae. *Molecular Ecology* **14**: 513-524.
- Magri D, Fineschi S, Bellarosa R, Bounamici A, Sebastiani F, Schirone B, Simeone MC, Vendramin GG. 2007. The distribution of *Quercus suber* chloroplast haplotypes matches the palaeogeographical history of the western Mediterranean. *Molecular Ecology* **16**, 5259-5266.
- Manos PS, Stanford AM. 2001. The historical biogeography of Fagaceae: tracking the Tertiary history of temperate and subtropical forests of the northern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences* **162 (suppl 6)**: 577-593.
- Manos PS, Doyle JJ, Nixon KC. 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **12**: 333-349.
- Manos PS, Zhou ZK, Cannon CH. 2001. Systematics of Fagaceae: phylogenetic tests of reproductive trait evolution. *International Journal of Plant Sciences* **162**: 1361-1379.
- Morrone JJ. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* **48**: 149-162.
- Muir G, Schötterer C. 2005. Evidence for shared ancestral polymorphism rather than recurrent gene flow at microsatellite loci differentiating two hybridizing oaks (*Quercus* spp.). *Molecular Ecology* **15**: 549-561.
- Newton AC, Allnutt TR, Dvorak WS, del Castillo RF, Ennos RA. 2002. Patterns of genetic variation in *Pinus chiapensis*, a threatened Mexican pine, detected by RAPD and mitochondrial DNA RFLP markers. *Heredity* **89**: 191-198.

- Nixon KC. 1993a. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annales des Sciences Forestieres* **50** (suppl 1): 25-34.
- Nixon KC. 1993b. The genus *Quercus* in Mexico. En: *Biological diversity of Mexico: origins and distribution* (TP Ramammoorthy, R Bye, A Lot and J Fa, eds), pp. 435-447. Oxford University Press, New York.
- Nixon KC. 2006. Global and Neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. En: *Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests. Ecological studies, vol 185* (M Kappelle, ed), pp 3-13. Springer, Berlin. Germany.
- Overpeck JT, Webb RS, Webb III T. 1992. Mapping eastern North American vegetation change of the past 18 ka: No-analogs and the future. *Geology* **20**: 1071-1074.
- Ornelas JF, Ruiz-Sánchez E, Sosa V. 2010. Phylogeography of *Podocarpus matudae* (Podocarpaceae): pre-Quaternary relicts in northern Mesoamerican cloud forest. *Journal of Biogeography* **37**: 2384-2396.
- Peñaloza-Ramírez JM. 2011. *Filogeografía e hibridación en cuatro especies del género Quercus (Fagaceae) en México*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- Peñaloza-Ramírez JM, González-Rodríguez A, Mendoza-Cuenca L, Caron H, Kremer A, Oyama K. 2010. Interspecific gene flow in a multispecies oak hybrid zone in the Sierra Tarahumara of Mexico. *Annals of Botany* **105**: 389-399.
- Prentice IC, Bartlein PJ, Webb III T. 1991. Vegetation and climate change in eastern North America since the Last Glacial Maximum. *Ecology* **72**: 2038-2056.
- Rosen DE. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology* **27**: 159-188.
- Rzedowski J. 1978. *La vegetación de México*. Limusa, México.



- Rzedowski J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* **15**: 47-64.
- Saeki I, Dick CW, Barnes BV, Murakami N. 2011. Comparative phylogeography of red maple (*Acer rubrum* L.) and silver maple (*Acer saccharinum* L.): impacts of habitat specialization, hybridization and glacial history. *Journal of Biogeography* **38**, 992-1005.
- Schaal BA, Hayworth DA, Olsen KM, Rauscher JT, Smith WA. 1998. Phylogeographic studies in plants: problems and prospects. *Molecular Ecology* **7**: 465-474.
- Slatkin M. 1985. Gene flow in natural populations. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics* **16**: 393-430.
- Soltis DE, Morris AB, McLachlan JS, Manos PS, Soltis PS. 2006. Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Molecular Ecology* **15**: 4261-4293.
- Stephens CR, Giménez-Heau J, González C, Ibarra-Cerdeña CN, Sánchez-Codero V, González-Salazar C. 2009. Using biotic interaction networks for prediction in biodiversity and emerging diseases. *PLOS one* **4**: 1-9.
- Toro MA, Caballero A. 2005. Characterization and conservation of genetic diversity in subdivided populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **360**: 1367-1680.
- Torres-Miranda A, Luna-Vega I, Oyama K. 2013a. New approaches to the biogeography and areas of endemism of red oaks (*Quercus* L., Section *Lobatae*). *Systematic Biology* **62**: 555-573.
- Torres-Miranda A, Luna-Vega I, Oyama K, Heads M. 2013b. Tectonic and climatic complexity, and evolution in American red oaks (*Quercus* section *Lobatae*,

- Fagaceae): a biogeographic study using network analysis. *Botanical Journal of the Linnean Society*, in press.
- Tovar-Sánchez E, Oyama K. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in Mexico: morphological and molecular evidence. *American Journal of Botany* **91**, 1352-1363.
- Valencia S. 2004. La diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Botánica* **75**: 33-53
- Van Veller, M.G.P. & Brooks, D.R. 2001. When simplicity is not parsimonious: a priori and a posteriori methods in historical biogeography. *Journal of Biogeography* **28**: 1-11.
- Vazquez ML, Nixon KC. 2013. Taxonomy of *Quercus crassifolia* (Fagaceae) and morphologically similar species in Mexico. *Brittonia* **65**: 208-227.
- Webb III T, Anderson KH, Bartlein PJ, Webb RS. 1998. Late Quaternary climate change in eastern North America: a comparison of pollen-derived estimates with climate model results. *Quaternary Science Reviews* **17**: 587-606.
- Zavala F. 1998. Observaciones sobre la distribución de encinos en México. *Polibotánica* **8**: 47-64.