



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
DOCTORADO EN CIENCIAS BIOMÉDICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

EVOLUCIÓN DEL NICHO ECOLÓGICO Y MORFOLOGÍA EN PINOS PIÑONEROS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE
DOCTORA EN CIENCIAS
PRESENTA
ALEJANDRA ORTIZ MEDRANO

TUTOR: DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
MARK OLSON
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

Ciudad Universitaria, CDMX, marzo de 2017



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.

RESUMEN

Las especies habitan y sobreviven en espacios donde, además de existir, evolucionan. Estos espacios presentan condiciones ambientales que determinan tanto a los nichos climáticos de las especies como patrones evolutivos relacionados con las adaptaciones de éstas. Si se hace una comparación entre especies, puede esperarse una asociación entre caracteres fenotípicos filogenéticamente independientes y la evolución del nicho ecológico. Este trabajo explora cómo los fenotipos pueden ser un espejo de los patrones de evolución del nicho, al reflejar las adaptaciones a las condiciones ambientales en que las especies habitan. A través de modelación de nichos ecológicos realizados con Maxent a partir de la distribución conocida de las 11 especies de pinos piñoneros, y de la comparación de estos modelos con hipótesis nulas sobre su entorno disponible a través del software ENMtools, se muestra el patrón de evolución de nicho de las especies de *Pinus* subsección *Cembroides*. A través de un análisis filogenético de cuadrados mínimos parciales de dos bloques sugerimos adaptaciones morfológicas del cono y las ascículas en estas mismas especies. Finalmente, se puso a prueba si la evolución del nicho está asociada a la divergencia morfológica a través de una prueba de Mantel. Los resultados muestran que la divergencia de nicho es el patrón general en este clado de pinos y que está correlacionado positivamente con las adaptaciones propuestas, en particular la reducción de ascículas y su tamaño con ambientes áridos y aumento de temperatura.

ABSTRACT

Species live and survive in places where, besides existing, they evolve. These places offer environmental conditions that determine both species' climatic niches as evolutionary patterns related to adaptations. At comparing between species it can be expected an association between phylogenetically independent phenotypic characters and ecological niche evolution. This work explores how phenotypes can mirror patterns of niche evolution, by reflecting adaptations to the environmental conditions in which species thrive. Through ecological niche modeling with Maxent and the known distribution of the 11 species of pinyon pines, and through comparing these models with null hypotheses made with ENMtools, this work shows the niche evolution pattern of the species of *Pinus* subsection *Cembroides*. With a phylogenetic two block partial least square analysis we suggest morphological adaptations of the cone and needles in these species. Finally, with a Mantel test we tested if niche evolution is associated with morphological divergence. Results show that niche divergence is the general pattern in this pine clade and this is positively correlated with the suggested adaptations, particularly with needle number and size reduction in dry and hot weathers.

Todo lo acepta el hombre, menos que es un asombro, un monstruo que lanza preguntas
sin respuesta.

- José Lezama Lima

We were so turned on by your lack of conclusions.

- David Bowie

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis existe gracias a muchos tipos de apoyo. Quiero agradecer particularmente a mi tutor, Daniel Piñero, pues en los muchos años que me formé a su lado me enseñó lo que significa ser una persona integral dentro de la ciencia: la curiosidad, el rigor, las preguntas, las metodologías, pero también las prioridades, las consideraciones y los cuidados que se deben tener en este camino. Creo que es raro que existan científicos tan notables en todos estos aspectos como él.

Agradezco muchísimo también a mis amigas y amigos, así como a las personas con quienes compartí una casa durante estos años de doctorado. Mariana, Alma, Córdoba, Memo, Fave e Iván fueron especialmente importantes.

Obviamente a mi mamá.

También agradezco a quienes compartieron techo ecólogo, conversaciones ñoñas y no tan ñolas, y buzones de quejas y sugerencias: Ale Lobo, Ale M, Ana W, Rodo, Laura, Iván, Bianca, Mariana H, Mariana B, Erick, Brian, Emiliano.

Muchas gracias al Centro de Investigaciones Medianamente Serias, a quien además le deseo larga y próspera vida.

Los comentarios de los revisores y revisora fueron muy útiles y les agradezco el tiempo y paciencia que me brindaron.

Este trabajo fue posible gracias a la beca para estudiantes de doctorado otorgada por el CONACYT, y por los fondos para la investigación otorgados por CONACYT-SEMARNAT (CO1-0201/A1), y al cobijo de la UNAM.

Dedico este trabajo a las personas de quienes más he aprendido en estos años de formación académica en la ciencia: las y los estudiantes que me dieron el privilegio de compartirles algo.

Índice

Introducción	8
El nicho ecológico y los modelos de nicho.....	8
Hacer modelos de nicho: la teoría.....	11
La evolución del nicho ecológico.....	17
El método comparativo y el estudio de la adaptación.....	19
La conservación del nicho ecológico y el método comparativo.....	24
Los pinos piñoneros.....	26
Hipótesis y objetivos	29
Morphological and niche divergence of pinyon pines	30
Conclusiones generales	51
Referencias	61
Apéndices	79

Introducción

El nicho ecológico y los modelos de nicho

En los últimos años el uso de modelos de nicho ha crecido de manera acelerada. Estos métodos, como su nombre lo indica, descansan sobre el concepto de nicho, pero, a pesar de que su nombre lo indique, no necesariamente están modelando al nicho, o al menos no únicamente. Es necesaria una definición explícita de nicho en cualquier trabajo que ocupe modelos de nicho, ya que de ésta dependerá gran parte de la interpretación de los resultados.

En 1957, al finalizar el simposio "Populations Studies: Animal Ecology and Demography" en Cold Spring Harbor, George Evelyn Hutchinson dio una definición de nicho que se convertiría en una de las más citadas: "Considerando dos variables ambientales independientes x_1 y x_2 que pueden ser medidas a lo largo de coordenadas rectangulares ordinarias. Dejemos que los valores límites que permitirían a la especie S_1 sobrevivir y reproducirse sean respectivamente x'_1, x''_1 para x_1 y x'_2, x''_2 para x_2 . Por lo tanto se define un área, donde cada punto corresponde a un posible estado ambiental que permite a esta especie existir indefinidamente (...). Podemos ahora introducir otra variable x_3 y obtener un volumen, y después otras variables x_4, \dots, x_n hasta que todos los factores ecológicos relativos a S_1 hayan sido considerados. De esta forma un hipervolumen n -dimensional es definido (...). Para cualquier especie S_1 , este hipervolumen N_1 será llamado el nicho fundamental de S_1 (...)."

En otras palabras, el nicho hutchinsoniano nos permite representar en un espacio abstracto los ambientes potenciales en los que un organismo puede vivir. Los ejes de este espacio abstracto corresponden a factores ambientales que afectan el desempeño del organismo. Por lo tanto, el nicho es un mapa de la dinámica poblacional en este espacio (Holt, 2009).

¿Cómo definir este espacio a través de sus ejes, es decir de las variables? Para Hutchinson (1978), las variables pueden ser recursos o condiciones. A las primeras les llamó variables bionómicas y son aquellas que pueden ser consumidas. A las segundas les

llamó escenopoéticas, y son las condiciones ambientales que no se agotan por el uso de los individuos, como la temperatura y precipitación.

A partir de esto, Soberón (2007) propone, para efectos utilitarios, separar la clasificación y definición de nichos en dos clases principales: nichos grinelianos y nichos eltonianos. Los nichos grinelianos se definirían por sus variables escenopoéticas, que fundamentalmente no interactúan con las densidades de población ni otras dinámicas poblacionales, es decir, no son afectadas por el hecho de que muchos individuos las estén consumiendo. Los nichos grinelianos se definen por las condiciones ambientales en escalas gruesas. Su nombre es tomado de J. Grinnell (1917), quien fue el primer ecólogo en dar una definición de nicho. Para Grinnell el nicho de una especie se compone de los requerimientos que ésta tiene para habitar en un espacio. Esta definición, por tanto, pone al nicho ecológico muy cerca de lo que la palabra nicho significa literalmente fuera de la ecología: un espacio definido para ser ocupado, en este caso por una especie. Es importante señalar que para Grinnell, si bien las condiciones ambientales determinan el nicho, las adaptaciones de la especie a estas mismas condiciones son compañeras inseparables del propio nicho.

Los nichos eltonianos, llamados así por la descripción dada por Charles Sutherland Elton, se definen a partir de las interacciones bióticas y las dinámicas de consumo de recursos, es decir, las variables bionómicas de Hutchinson. La escala a la que se pueden medir estos nichos es mucho más pequeña que los nichos grinelianos. Los datos a partir de los cuales parten los nichos grinelianos se han hecho masivos en las últimas décadas, así como los métodos para modelar estos nichos, cuyo uso “literalmente ha explotado en años recientes” (Lobo et al., 2010, aunque realmente el uso no puede explotar literalmente, sino figurativamente).

Los métodos que se usan para modelar nichos tienen diferentes nombres, que también hablan de la definición, si bien no siempre explícita, de lo que están modelando. Modelos de distribución de especies, modelación de hábitat y modelos de nicho ecológico son tres de los nombres más comunes. En los tres casos, el propósito es similar: “identificar áreas adecuadas para la sobrevivencia de poblaciones de una especie a través

de la identificación de sus requerimientos ambientales” (Soberón y Nakamura, 2009). En todos estos modelos, también, la metodología es más o menos similar: a partir de presencias observadas se encuentran las condiciones ambientales donde vive una especie, y se buscan otras áreas en donde estas condiciones existan (Elith et al 2006).

En general, los resultados de estos modelos se presentan con mapas, en los cuales se ven manchas que representan aquello que se modeló. La palabra clave aquí es “representación”: los mapas, si bien útiles y vistosos, no son sino una abstracción de lo que hemos observado sobre los patrones espaciales y temporales de la distribución de los organismos (Soberón, 2007). En esto descansa una de las razones por las cuales es importante la definición de lo que se modela, ¿Qué nos dicen realmente estos patrones espaciales y temporales? ¿De qué nos hablan las distribuciones de organismos, y qué se puede hacer con eso?

Existen sutilezas en la decisión de nombrar a lo que se está modelando como “hábitat”, “distribución” y “nicho”. Para Kearney (2006), las aproximaciones en las que se correlacionan factores abióticos con la presencia de una especie son modelos de hábitat; los modelos de nicho, para él, tendrían que tomar en cuenta explícitamente la adecuación de las poblaciones en esos hábitats. Sin embargo, ya sea que se tome o no se tome en cuenta la adecuación, todos estos tipos de modelos tienen como teoría subyacente la del nicho ecológico. Como Peterson y Soberón (2012) apuntan, “modelar los procesos que producen y moldean las áreas de distribución, transferir los factores causales en tiempo o en espacio, o interpretar biológicamente el patrón obtenido, requieren obviamente de algunas hipótesis sobre la ecología de las especies, lo cual es claramente una investigación relacionada con el nicho”. Es por este motivo que hemos decidido, en este trabajo, nombrar a los modelos como de nicho ecológico.

Las hipótesis del presente trabajo descansan completamente en aspectos de la teoría del nicho ecológico. Los análisis, resultados e interpretaciones están también directamente relacionadas con el nicho de las especies más allá de su distribución geográfica.

Finalmente, llamarlo modelo de distribución de especies o modelo de nicho no habría cambiado ni los resultados ni las conclusiones de este trabajo. Sin embargo, es importante tener claros los conceptos y lo que significan en una narrativa coherente. Y para esta narrativa donde se cuenta la historia de la relación entre la ecología y la morfología de un grupo de especies que tienen una historia en común, el término modelado de nicho ecológico es el que permite una mejor caminata.

Aclarando esto, es también importante reconocer que los datos de la distribución reciente de las especies fue una parte crucial de los datos; la distribución de las especies es algo que observamos y podemos medir. Su relación con el nicho ecológico en el contexto del modelado de nichos se explica en la siguiente sección.

Hacer modelos de nicho: la teoría

Los individuos de una especie existen en espacios geográficos, espacios que pueden ser apuntados en un mapa. Un espacio geográfico es eso: la distribución de una especie plasmada en un mapa (Pearson 2010). Pero las especies también ocurren en otro tipo de espacios que se relacionan con los espacios geográficos y podría decirse que incluso los determinan. Estos espacios son los ecológicos.

Si tomamos la definición de Hutchinson (1957) sobre de nicho fundamental¹, en la que éste es un hipervolumen de n dimensiones en el cual una especie puede sobrevivir y mantenerse o perdurar, entonces cada punto de este espacio o volumen multidimensional corresponde a un determinado ambiente con características particulares en el que las especies pueden existir según sus adaptaciones actuales. Si especificamos los ejes de este hipervolumen, entonces podemos definir el espacio ecológico.

El espacio ecológico es conceptual, y se determina por las variables ambientales a las cuales una especie responde (Pearson 2010). Así como en el espacio geográfico, las

¹ Hutchinson (1957) también se refirió al nicho realizado, que es la porción del nicho fundamental que se encuentra efectivamente habitada por la especie, resultado de factores limitantes en el hábitat, como por ejemplo la presencia de depredadores o factores históricos que impidieron a la especie colonizar ciertas áreas. En este trabajo se hará referencia al nicho fundamental.

especies también existen en espacios ecológicos: son las condiciones ambientales en las cuales habitan. Y gracias a que estas condiciones ambientales ocurren en lugares del planeta que pueden ser mapeados, el espacio ecológico también puede ser proyectado en un mapa.

El modelado de nicho transita de espacios geográficos a espacios ecológicos (Pearson 2010). Las distribuciones geográficas de las especies de manera muy evidente ocurren en espacios geográficos y en ambientes particulares. Son estos ambientes particulares de los que podemos extraer dimensiones ambientales para definir arbitrariamente el hipervolumen ecológico. Es así como el espacio geográfico nos puede informar del espacio ecológico y con esa información, construirlo. Pero también se puede transitar en el camino de reversa, de espacios ecológicos a espacios geográficos.

El espacio ecológico puede entonces servir como referencia para la descripción ambiental de aquellos lugares donde la especie *podría* existir. Estos lugares ocurren en espacios geográficos. Son puntos o áreas específicas que cumplen con las características definidas por el espacio ecológico. Si se buscan estos puntos en un mapa, se obtiene un modelo de nicho ecológico, o, para algunos, modelo de distribución potencial de una especie (Figura 1).

□

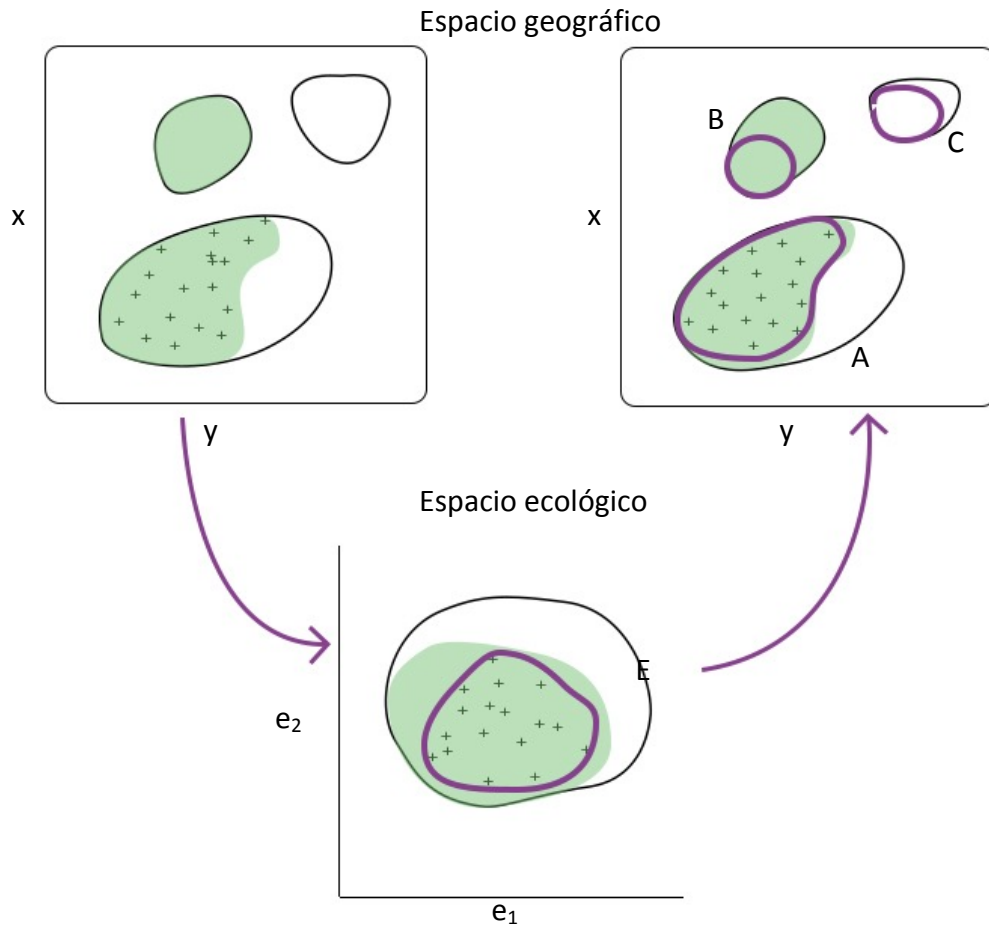


Figura 1. Transición de espacios geográficos a espacios ecológicos y viceversa. Los espacios geográficos pueden definirse por medio de las localidades espaciales o coordenadas geográficas, en este caso x y y . Las cruces representan los puntos geográficos donde se ha encontrado a la especie, y en verde se representa la distribución de ésta. Cabe resaltar que hay áreas en donde habita la especie pero no se ha encontrado (área verde sin cruces, la totalidad de las áreas verdes corresponde al nicho realizado), y áreas en donde las condiciones son favorables para la especie pero no habita ahí por diversas razones (áreas blancas, nicho fundamental). El espacio ecológico se visualiza también como coordenadas (en este caso hipotético únicamente hay dos, e_1 y e_2 , pero puede haber tantas como se midan de la naturaleza), donde cada una es una variable ambiental. Al pasar del primer cuadro de espacio geográfico a espacio ecológico, aparece rodeado en morado en el espacio ecológico, el modelo de nicho que se ha predicho como habitable para la especie. El modelo de nicho puede ser menor que el nicho realizado (en verde), y que el nicho fundamental (E, en blanco). Al pasar este modelo de nuevo a un espacio geográfico, el modelo de nicho (en morado) puede predecir áreas geográficas donde habita la especie pero aún no se encuentra (B), o áreas del nicho del nicho fundamental que no están ocupadas por la especie (C). Figura modificada de Pearson (2010).

A grandes rasgos, la relación entre espacios ecológicos y geográficos es lo que sustenta a los algoritmos para modelar nichos ecológicos. Estos métodos utilizan como punto de partida capas ambientales y localidades geográficas o georreferencias.

Si dividimos un área del planeta en una cuadrícula imaginaria y a cada cuadro le medimos una característica ambiental, por ejemplo la temperatura promedio anual, lo que tenemos como resultado es una capa ambiental (de la temperatura). Si después sabemos que una especie ha sido observada en una determinada locación, podemos hacer una relación entre esa localidad y la condición ambiental según el cuadro de la cuadrícula donde esté. Al tener varias capas ambientales y varias localidades de una especie, los métodos de modelación de nicho ecológico correlacionan estos datos y así generan un modelo de nicho de la especie, el cual suponemos informa sobre las condiciones ambientales en las que la especie actualmente sobrevive. Posteriormente, con este modelo del nicho, se pueden buscar otras áreas geográficas que cumplan con las condiciones del modelo (Figura 2).

□

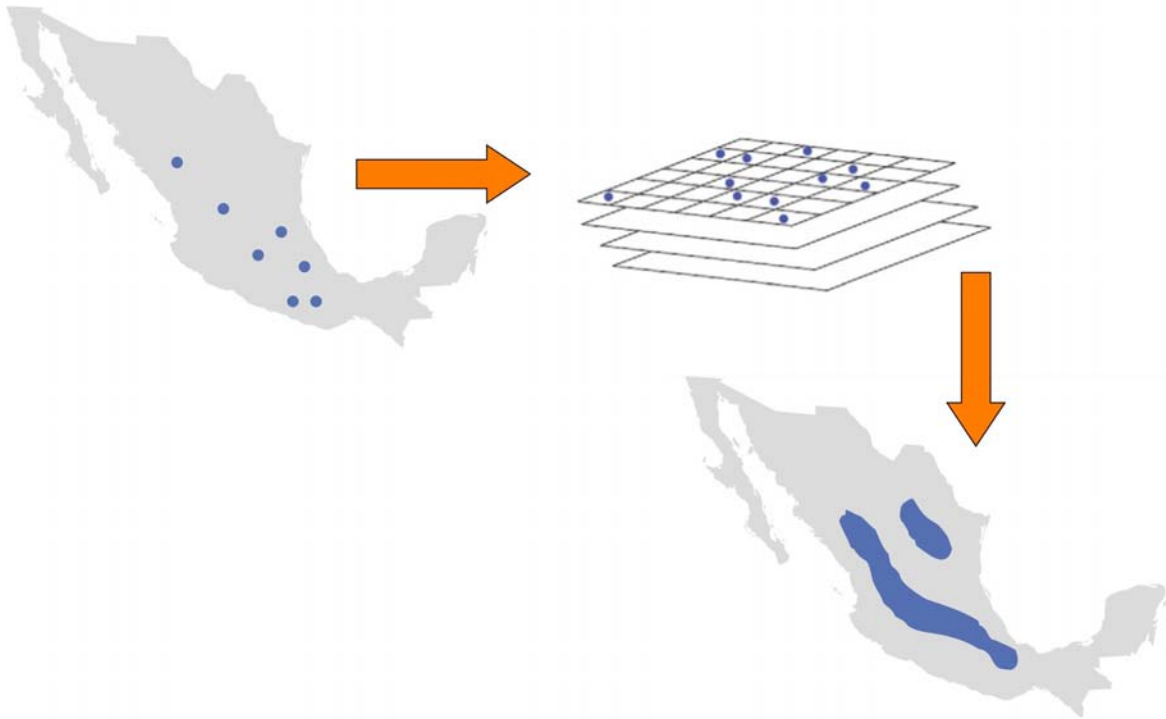


Figura 2. De georreferencias a áreas. Los puntos en el mapa representan localidades en donde se ha encontrado a una determinada especie. Un algoritmo para modelar nichos extrae información de capas ambientales a partir de cada localidad. Con esa información se construye un modelo sobre en qué regiones existen las condiciones ambientales adecuadas para que esta especie sobreviva, y proyecta esta información en un mapa, dando como resultado un modelo de nicho, de distribución de especies, o como se le haya decidido nombrar.

Como en todo modelo, la reducción de la realidad es necesaria, deseable e inevitable. Las capas ambientales o dimensiones del hipervolumen que definen al nicho son sólo un porcentaje (desconocido) del “verdadero” nicho ecológico de la especie. Con estos métodos siempre se podrán construir nichos de las mismas especies con más o menos datos. ¿Cuál es el bueno? Por ejemplo, existe debate sobre una diversidad de variables que se utilizan para hacer un modelo: ¿cuál es un número (y calidad) deseable tanto de localidades como de capas ambientales para construir estos modelos? (Soley-

Guardia et al 2015; Aiello-Lammens et al 2015; Prosdij et al 2015). Otra interminable discusión es cual algoritmo es más eficaz (Elith et al 2006). Otras dudas relevantes son cuál es la extensión geográfica adecuada del modelo (Anderson y Raza 2010), y qué métodos de verificación se pueden usar (Radosavljevc y Anderson 2014).

La evaluación de un modelo tiene también que ver con la conceptualización de lo que se quiere modelar. Dependiendo de lo que se elija como variables, los modelos pueden ser más complejos (mayor número de variables, mayor extensión geográfica, etc.). La complejidad en variables tiende a llevar a un sobreajuste del resultado, es decir, a que los algoritmos tengan tanta información tan específica, que finalmente dan como resultado algo muy cercano a las mismas localidades que sirvieron como datos iniciales (Aguirre-Gutierrez et al 2013, Radosavljevic y Anderson 2014). Si el objetivo era modelar la distribución actual de una especie, entonces este sobreajuste puede verse como favorable; pero si lo que se busca modelar o entender su nicho ecológico o la distribución potencial u otros aspectos de su ecología, probablemente se esté buscando algo distinto (Raxworthy et al 2007, Gurgel-Gonçalvez et al 2012, Mendoza-González et al 2013).

El problema con el modelado de nicho es que, a diferencia del modelado de la distribución de una especie, no tenemos algo tangible contra lo que podamos comparar al modelo. En principio, podría ser posible obtener los nichos fisiológicos de las especies a través de experimentos ecofisiológicos con temperatura, pH, humedad, etc. (por ejemplo, Rebollar et al 2012). Sin embargo, para muchas especies estos experimentos pueden resultar difíciles o muy costosos. Para estas especies, las evaluaciones de las predicciones pueden sólo ser cualitativas, basadas en lo que se considere un modelo realista de acuerdo a lo que se conoce sobre la historia natural y los patrones de vegetación y clima (Anderson y Raza 2010). Considero que los métodos y criterios para construir y evaluar modelos de nicho deben contextualizarse a los usos que se les dará a estos modelos. Es decir, qué patrones o procesos queremos elucidar. Uno de estos procesos es su propia evolución.

La evolución del nicho ecológico

Los modelos de nicho ecológico son usados para muy diversos objetivos: ayudar a encontrar o definir nuevas especies, poblaciones o linajes (Raxworthy et al 2007, Rissler y Apodaca 2007, Wegier et al 2011), predecir invasiones (Peterson 2003), o modelar distribuciones presentes o de otros tiempos (Hijmans y Graham 2006, Nogués-Bravo 2009, Alba-Sánchez et al 2010).

Uno de los usos más interesantes es el de encontrar patrones que relacionan la distribución de las especies con sus procesos evolutivos y que a su vez participaron en procesos de divergencia entre linajes. Es decir, para estudiar la evolución del nicho ecológico.

En general se ha abordado a la evolución del nicho ecológico partiendo de dos procesos generales: la conservación y la divergencia. La conservación del nicho es la tendencia de rasgos ecológicos a mantenerse estables en el tiempo (Wiens et al, 2010). Generalmente se considera que la conservación del nicho puede observarse cuando dos especies cercanamente emparentadas son ecológicamente más similares que lo que se esperaría simplemente por su relación filogenética; La divergencia de nicho sería entonces el proceso contrario, en el que las especies divergen más de lo esperable en características ecológicas (Losos 2008).

Como Wiens y Graham (2005) mencionan, saber si los nichos están o no conservados no es particularmente interesante ni útil. Estas personas sugieren entonces estudiar los patrones que la conservación de nicho pudo o no haber creado. De hecho, muchos de los usos citados sobre los modelos de nicho ecológico tienen como supuesto (si bien no siempre explícito) la conservación del nicho. Los nichos conservados pueden ser un factor importante para limitar la expansión geográfica, lo que a su vez puede tener diversas consecuencias. Una de éstas es la divergencia de linajes.

Esta es una idea que ya llevaba varios años en la mente y artículos de quienes trabajaban con modelos de nicho. En 1999, Peterson y colaboradores publicaron un artículo que puede considerarse seminal en este aspecto: “La conservación de nichos ecológicos en el tiempo evolutivo”. En éste predicen la distribución de especies de

mariposas, aves y mamíferos a partir de datos de la distribución de sus especies hermanas, todas atravesadas por el Istmo de Tehuantepec. Concluyen que la especiación ocurre en dimensiones geográficas y no ecológicas, y que las divergencias ecológicas se acumulan después.

Unos años después, Kozak y Wiens (2006) hicieron explícita la relación entre nichos ecológicos, aislamiento geográfico y especiación alopátrica. En ese trabajo se demostró que en varios taxones hermanos de salamandras alpinas de Los Apalaches, los nichos de estos taxones son muy similares, pero no así las condiciones climáticas que separan las distribuciones de cada uno. La alopatría está por lo tanto dada por la intolerancia de los taxones a las condiciones climáticas de las tierras bajas. Esto sugiere que la conservación del nicho, y no su divergencia, promueve la especiación alopátrica, ya que el hecho de que las especies hayan conservado sus nichos ecológicos es el factor que impide el flujo génico entre sus poblaciones, debido a que los individuos son incapaces de sobrevivir en las áreas intermedias entre las poblaciones. En contrapunto con que nuevas formas y linajes surgen de procesos divergentes, la idea de la conservación del nicho ecológico y su relación con la especiación nos dice que la divergencia de linajes puede darse, o al menos mantenerse, por un proceso que implica el no-cambio, al menos de algunas características. La evolución, manteniéndose aparentemente estática (en este caso, en relación a los nichos ecológicos), puede generar nuevas formas.

Sin embargo, a pesar de la evidencia que existe sobre la conservación de nichos entre taxones cercanamente emparentados (Peterson et al 1999, Kozak y Wiens 2006, Angulo et al. 2012, Loera et al. 2012), las condiciones para que los nichos diverjan ocurren comúnmente: suficiente diversidad fenotípica y ambiental. El nicho juega un papel doble en esto, ya que define el contexto ambiental en el que la evolución adaptativa ocurre, pero al mismo tiempo es una característica que puede evolucionar (Holt 2009).

En este trabajo se parte de la idea de que existen dos patrones de evolución de nicho, el de conservación y el de divergencia, pero no para relacionarlos con la distribución geográfica actual de las especies o con su especiación, sino con su

distribución en el espacio ecológico y por lo tanto con las adaptaciones morfológicas de las especies a ese mismo espacio.

Si los nichos están definidos por las condiciones ambientales en las que habitan las especies, y los nichos pueden estar sujetos a procesos evolutivos de divergencia y conservación, entonces las características morfológicas de esas especies responderían adaptativamente a las mismas condiciones ambientales con que se definieron los nichos. Para estudiar el cambio adaptativo en la morfología existen varios métodos, pero en esta tesis utilizamos el método comparativo.

El método comparativo y el estudio de la adaptación

En la introducción al libro *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application* in Evolutionary Biology (Garamszegi, ed. 2014), Emmanuel Paradis (2014) utiliza como epígrafe una pertinente cita de Wikipedia: *“A comparison of apples and oranges occurs when two items or groups of items are compared that cannot be practically compared. ... However, apples are actually more closely related to pears (both are Rosaceae) than to oranges.”*

El artículo citado de Wikipedia, *“Apples and oranges”*, versa sobre la expresión popular en el idioma inglés de “comparar naranjas con manzanas”, es decir, comparar dos cosas que son evidentemente distintas, y que por lo tanto su comparación es inútil, engañosa, o incluso imposible. Esta misma expresión, con las mismas frutas, existe en otros idiomas como el francés, pero hay otros donde las naranjas se sustituyen por peras, como en México: “comparar peras con manzanas”. Sin embargo, como bien apunta Wikipedia y como Paradis enfatiza en el epígrafe, las peras en realidad están evolutivamente más cercanas con las manzanas que las naranjas. Por lo tanto, el dicho en español y el dicho en inglés guardan una sutil diferencia que puede ser explicada con el método comparativo filogenético, y que pienso que Paradis seguramente apreciaría de conocer el dicho en español.

Al comparar peras con manzanas, o manzanas con naranjas, o cualquier comparación que involucre especies hay que tomar en cuenta que las especies son

producto de la evolución. Esto quiere decir que vienen de un proceso de descendencia con modificación a partir de un ancestro común. Este hecho implica que los linajes compartirán rasgos únicamente por estar emparentados; mientras más cercana sea su divergencia habrá más similitud en sus morfologías, fisiologías, ecologías, historias de vida y cualquier otro rasgo fenotípico (Harvey y Pagel 1991, Blomberg y Garland 2003, Paradis 2014). Por lo tanto, al comparar objetos o grupos de objetos que comparten un origen común es necesario tomar en cuenta este origen. En el caso de objetos biológicos, este origen común se representa con una filogenia.

El método comparativo filogenético incluye una serie de metodologías que estadísticamente toman en cuenta este efecto de la filogenia por el cual no es lo mismo comparar peras con manzanas que naranjas con manzanas. Para el estudio de la adaptación esto es crucial.

La no independencia estadística de los datos filogenéticos

Al buscar adaptaciones, queremos encontrar correlaciones entre rasgos fenotípicos y ambientes. Si varios linajes han convergido en soluciones similares, entonces es probable que estemos frente a un rasgo adaptativo. Sin embargo, las especies pueden ser similares debido a que comparten una historia evolutiva común y no porque representan orígenes independientes de sus rasgos (Cooper, Jetz y Freckleton 2010). Ésta es la lógica detrás del método comparativo filogenético, y la razón por la cual se utilice para el estudio de la adaptación.

Estadísticamente, el que los puntos a comparar (especies o linajes) tengan un origen común viola el supuesto de independencia de los datos, lo cual puede resultar en correlaciones falsas entre éstos y errores tipo I (Figura 3).

□

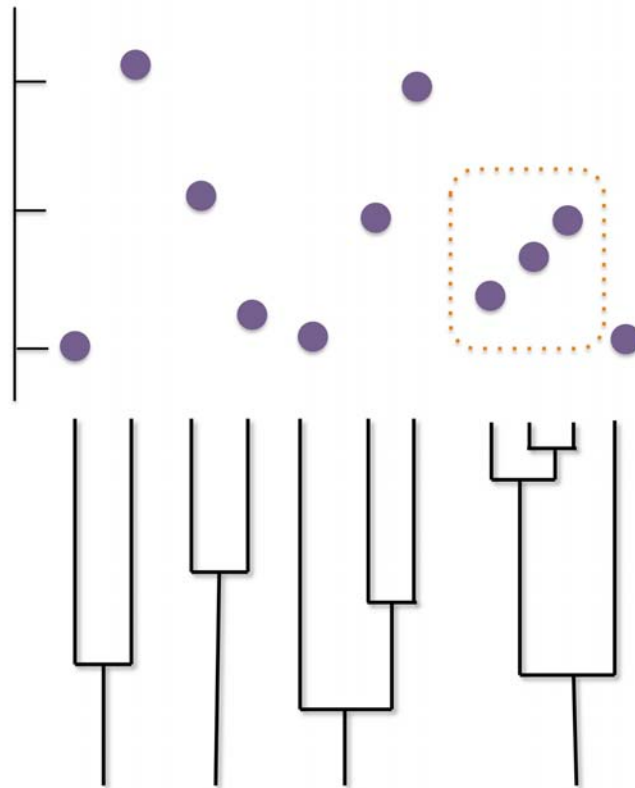


Figura 3. Las especies cercanamente emparentadas tienden a tener valores de rasgos similares. Si se toman los datos sin tomar en cuenta la filogenia, es probable que aparezcan correlaciones entre rasgos y parentescos en un clado. Dentro de la línea punteada pareciera existir este tipo de correlación entre el rasgo X y el parentesco en tres linajes. Sin embargo, al examinar la filogenia de los tres linajes, se hace evidente que la correlación antes encontrada es un falso positivo, ya que el valor del rasgo X responde a la divergencia que existe entre las tres especies, es decir, no es independiente de esta historia evolutiva. Por lo tanto, se viola el principio estadístico de independencia entre los datos y la correlación se pierde.

Felsenstein (1985) desarrolló un método estadístico para tomar en cuenta el efecto de la filogenia y evitar la seudorreplicación al comparar rasgos entre especies. Le llamó a este método “contrastos independientes” (Felsenstein 1985), y a partir de entonces comenzaron a surgir otros métodos comparativos filogenéticos con el mismo objetivo de remover efectos de la filogenia.

Felsenstein señala el problema de no tomar en cuenta la filogenia a través de una serie de ejemplos hipotéticos. En lo que él plantea como “el peor escenario”, muestra una filogenia de 40 especies, pero que pertenecen a únicamente dos grupos de parientes cercanos, cuyos valores de dos rasgos parecen tener correlación. Pero si los puntos de la regresión se identifican dependiendo a qué grupo corresponden, la correlación dentro de cada grupo desaparece (Figura 4). A pesar de que las medias de cada grupo son distintas, dado que únicamente son dos grupos, la regresión entre ambos no puede ser significativa (Felsenstein 1985).

□

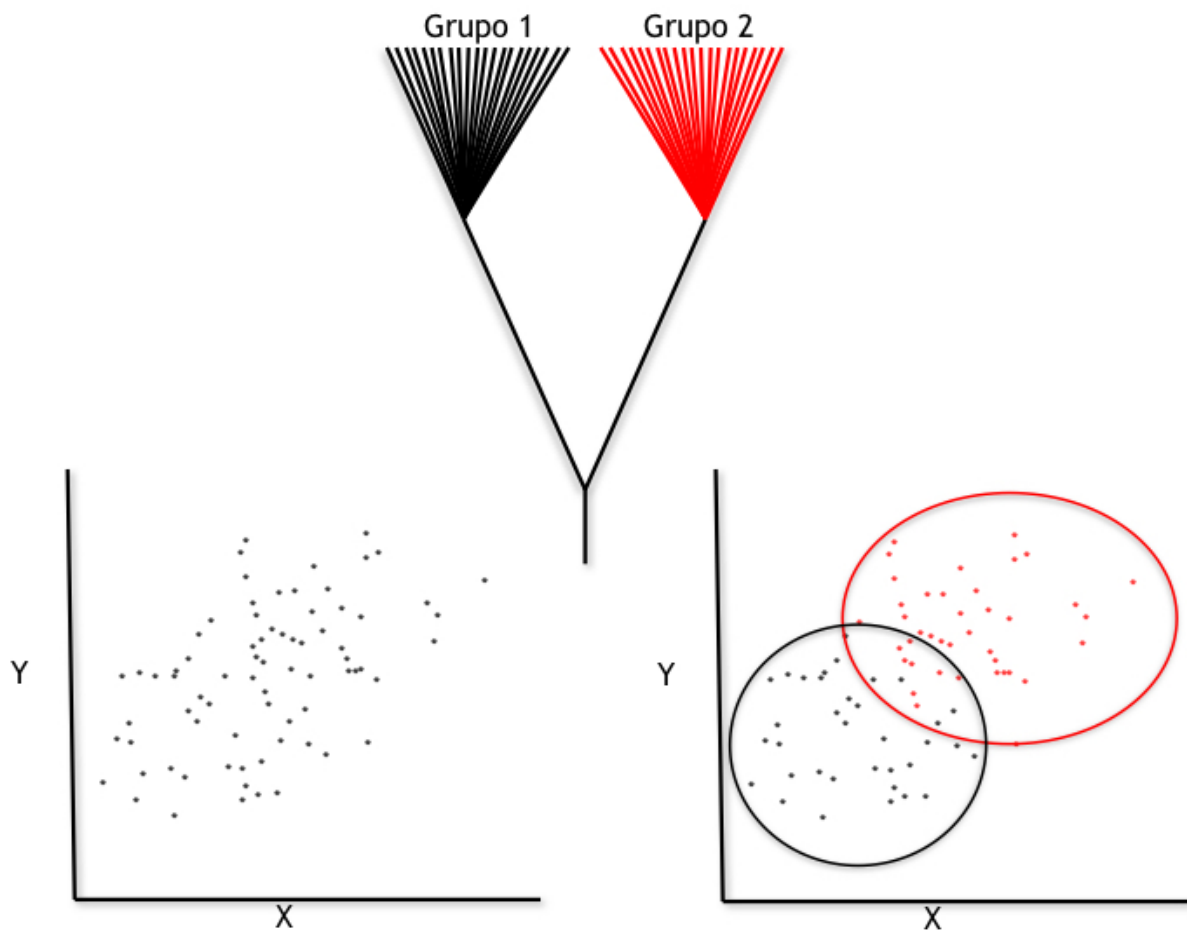


Figura 4. A) Filogenia hipotética de 40 especies pertenecientes a dos grupos muy cercanos. B) Correlación de dos rasgos de estas especies, sin tomar en cuenta su filogenia. Parece haber una correlación positiva. C) Al identificar con diferentes colores a los dos grupos filogenéticos, dentro de cada grupo la correlación desaparece. Modificada de Felsenstein (1985).

Si pensamos que los asteriscos rojos de la Figura 4 representan a la familia Rutaceae, a la que pertenecen las naranjas, y los asteriscos negros a la familia Rosaceae, a la que pertenecen las manzanas y las peras, se hace filogenéticamente evidente por qué el dicho en inglés “*to compare oranges and apples*” no es exactamente equivalente al dicho en español “comparar peras con manzanas”. O al menos no lo sería para Felsenstein, ni para alguien que conoce del problema de la historia filogenética en las comparaciones. La solución propuesta por Felsenstein fueron los contrastes independientes.

Contrastes independientes

El hecho de que las especies desciendan de ancestros en común hace que las especies evolutivamente cercanas tiendan a ser similares ecológica y fenotípicamente, y por lo tanto que no sean independientes ni evolutiva ni estadísticamente. Sin embargo, las diferencias *o contrastes* entre las especies sí lo son, ya que todo lo que ha sucedido a partir del ancestro común más cercano entre dos especies es independiente a otros eventos de la filogenia. Esta diferencia, además, puede cuantificarse como todo lo que constituye las diferencias entre las especies que comparten ese ancestro. Por lo tanto, comparar estas diferencias resuelve el problema de la dependencia estadística y evolutiva. Sin embargo, no conocemos los valores de los nodos en las filogenias. Para asignarles valor, Felsenstein utilizó el modelo de movimiento browniano.

El modelo de movimiento browniano originalmente describe el movimiento al azar de partículas en un gas o líquido. Este movimiento no tiene una dirección particular, y por lo tanto la varianza del movimiento de las partículas es proporcional al tiempo. Al aplicar esto en una filogenia, el tiempo es el tiempo de divergencia (o el largo de las ramas), la varianza de los rasgos es proporcional al tiempo o a estar largo de ramas, y los rasgos divergen a partir de un valor en cada nodo con movimiento browniano, al azar.

Bajo este modelo, hay cambios al azar en cada variable que no dependen del estado previo o de la evolución de la variable. Los valores de nodos ancestrales se calculan con los valores de las especies terminales, ajustando por el largo de las ramas, ya que entre más tiempo hay pasado, se esperan más cambios.

Los contrastes independientes transforman un juego de datos de un grupo de especies o linajes en un juego de datos independientes estadísticamente; este nuevo juego de datos son los contrastes independientes, y son valores que reflejan las divergencias en los valores de los caracteres en cada nodo de una filogenia.

Lambda de Pagel

La lambda de Pagel (Pagel 1999) es una medida cuantitativa del hecho de que las especies filogenéticamente emparentadas tienden a parecerse más. Es un parámetro que escala las correlaciones entre especies en relación a la correlación que se esperaría bajo evolución con movimiento browniano. Va de 0 a 1, siendo 0 que no existe correlación entre especies, y 1 que la correlación entre ellas es igual a lo esperado por movimiento browniano. Por lo tanto, se usa comúnmente la lambda de Pagel como una medida de la señal filogenética, en el sentido de que esta correlación refleja la historia compartida entre especies, de seguir un movimiento browniano. De seguir completamente movimiento browniano, entonces los rasgos están totalmente dependientes de la filogenia.

Pero más allá de únicamente lograr que la estadística cumpla con sus supuestos para diagnosticar adaptaciones, los métodos comparativos filogenéticos dan una perspectiva histórica y evolutiva al estudio de la diversidad de la vida en la Tierra. Bajo esta perspectiva, muchas preguntas pueden ser propuestas y varias respuestas sugeridas en relación a dónde, cuándo y cómo han cambiado los rasgos a lo largo de una escala de tiempo evolutiva (Paradis 2014), es decir, los mecanismos del origen de la biodiversidad dentro del marco que les corresponde, el evolutivo.

La conservación del nicho ecológico y el método comparativo

Como ya mencioné, una de las definiciones más básicas de la conservación del nicho ecológico es la dada por Harvey y Pagel (1991), donde este fenómeno es la tendencia de las especies a retener caracteres ancestrales, por lo que bajo esta definición, no habría diferencia con lo que consideramos señal filogenética. Sin embargo, no para todos los

autores y autoras esta definición es suficiente o precisa. Por ejemplo, Losos (2008) señala que la conservación de nicho debe definirse si las especies son más similares que lo esperado basado en sus relaciones filogenéticas, por lo que la conservación bajo este punto de vista sería un caso extremo de señal filogenética, y tendría procesos particulares a prevenir la divergencia (por ejemplo selección natural, poca diversidad genética, etc). Todavía no existe un consenso sobre estas posturas, pero me parece que lo general en la literatura es utilizar métodos que equiparan a la conservación de nicho con la señal filogenética para rasgos ecológicos del nicho, es decir, el grado de similitud que existe entre los ambientes que ocupan especies emparentadas.

Dado que la conservación del nicho involucra el contexto ecológico en donde ocurre la selección natural, el proceso y sus resultados pueden ser estudiados con métodos comparativos, es decir, en contexto filogenéticos examinando las similitudes o diferencias ecológicas. ¿Cómo utilizar los métodos comparativos para esto? Tal vez primero haya que tener las hipótesis sobre la conservación del nicho claras y algunos de los métodos que existen para probarlas. En este sentido, el trabajo de Warren et al (2008) y Warren et al (2010) revisa de manera bastante completa estos aspectos.

Para ellos, existe una tendencia a que la hipótesis sobre la conservación del nicho sus consecuencias sean ad hoc o conceptualmente ambiguas. Como ejemplo contrastan los trabajos de Peterson et al (1999) y de Graham et al (2004). La hipótesis de Peterson et al (1999) está basada en la “similitud de nichos”, donde la pregunta es si los modelos de nicho ecológico de especies hermanas se predicen mutuamente mejor que lo esperado bajo la hipótesis nula de que cada uno no contiene nada de información sobre la distribución del otro. Por el otro lado, para Graham et al (2004) la hipótesis está en si los nichos de especies relacionadas son indistinguibles. Como Warren et al (2008) señalan, “si vemos a la conservación de nicho como un continuo (que va de nichos que son idénticos a nichos que son más similares que lo esperado al azar), la prueba de Graham de ‘equivalencia de nicho’ está en el extremo opuesto del espectro de la prueba de Peterson de ‘similitud de nicho’”. Esto permite que cualquier resultado que caiga dentro de este

rango sea considerado conservación del nicho, lo cual resalta la necesidad de que existan hipótesis claras al probar este fenómeno.

La propuesta de Warren et al (2008, 2010) son un juego de pruebas de hipótesis acompañadas de un software para probarlas. Una de las ventajas que ofrece esta metodología son las métricas que cuantifican el solapamiento entre modelos de nicho. Si esto se acopla con patrones de divergencia filogenética o árboles filogenéticos entonces la información que estas métricas y pruebas de hipótesis pueden dar se expande de la comparación entre dos modelos de nicho, a probar hipótesis sobre evolución de nicho entre especies.

Los pinos piñoneros

México es el país con más diversidad de pinos del mundo. Del total de especies reconocidas de pinos, aproximadamente el 50% habitan en el país: existen 111 especies a nivel mundial, y de 47 a 51 en México, dependiendo del autor (Richardson et al 1998; Perry 1991, Perry et al 2000). Esto los hace el género más numeroso de coníferas y los árboles con mayor distribución del hemisferio norte (Price et al 1998). Esto es además muy interesante dado que los pinos no se originaron aquí, sino en Asia, y migraron hacia México y Centroamérica desde Estados Unidos a través de los sistemas montañosos mexicanos, particularmente por la Sierra Madre Occidental y Sierra Madre Oriental (Perry, 1991).

En el territorio que ahora es México, el género *Pinus* se encontró con una orografía compleja que promueve heterogeneidad ambiental. Estos dos elementos, la heterogeneidad y la orografía, son factores que se piensa fomentaron la radiación de pinos en México y América Central. Particularmente, durante el Eoceno tardío hubo una gran actividad volcánica, lo que provocó la elevación de nuevas cadenas montañosas en estas regiones. Algunas de estas áreas coincidieron con lo que anteriormente fueron refugios del Paleogeno. La combinación de refugios y cadenas montañosas fue lo que dio lugar a los centros de radiación de pinos (Millar 1993).

La subsección *Cembroides* se considera un claro ejemplo de cómo la formación de cadenas montañosas -- en este caso las Sierras Madre -- acompañaron a la radiación extensiva y especiación del grupo (Millar 1993). Esta zona se caracteriza por tener altas montañas rodeadas de zonas más bajas con climas desérticos o semidesérticos, lo que se cree ha fomentado la adaptación a condiciones áridas. En el caso de *Cembroides*, sus refugios del Eoceno se concentraron en lo que ahora es México, y posteriormente, durante el Terciario temprano comenzaron desde ahí su radiación (Axelrod 1986, Millar 1993).

La complejidad orográfica de México resulta a veces en otro tipo de complejidades, como la taxonómica. Lanner et al (1998) expresan así los problemas taxonómicos de la subsección *Cembroides*: "...nuevos descubrimientos y un concepto de especie irregular y en evolución han incrementado periódicamente tanto el número de especies reconocidas y taxones subespecíficos, como el nivel de controversia que les rodea. La desarmonía biosistemática y caos nomenclatural continúan engullendo a estos, los menos atractivos de los pinos." De las muchas interpretaciones que podría despertar este párrafo, la que importa en este momento es que las especies reconocidas de la subsección *Cembroides* varían mucho dependiendo del autor.

Considerando las discrepancias entre taxonomías, basadas principalmente en diferencias menores y variables como el tamaño de las acículas, canales resiníferos, orden de los estomas y concentración de monoterpenos (Gernandt et al 2001), y que para los análisis de este trabajo una herramienta esencial era una filogenia robusta, se utilizaron las 11 especies que emplearon Parks et al (2012) para reconstruir las relaciones filogenéticas entre estos árboles basándose en sus cloroplastos completos.

Este "caos nomenclatural" habla también de que estos pinos comparten varias características, muchas de las cuales están relacionadas con los hábitats particulares en que se distribuyen. Algo que distingue a los pinos piñoneros son los hábitats áridos y semiáridos en que habitan. El suroeste de Estados Unidos y noroeste de México son una de las áreas más secas en las que se encuentran pinos en el mundo (Richardson et al 1998). Las áreas en las que típicamente viven los piñoneros tienen una precipitación anual

de entre 300 y 600mm, haciendo de éste el único lugar del mundo en donde habitan pinos en tales condiciones de sequía (Richardson et al 1998). Es esta condición de aridez de los ambientes donde viven lo que se ha propuesto como factor promotor de algunas de sus adaptaciones.

Las posibles adaptaciones de los piñoneros

Los ambientes semiáridos en que se distribuyen los pinos piñoneros han sido hipotetizados como motores de algunas de sus características morfológicas. La falta de humedad es una de las principales causas potenciales en la reducción del número de acículas por fascículo que presentan algunas especies, así como en su corta longitud (Malusa 1992, Poulos y Berlyn 2007). En semillas y conos también se ha identificado que la reducción de sus dimensiones podría ser una adaptación al estrés hídrico (Malusa 1992, Richardson et al 1998). La lógica detrás de esto es que entre menos superficie tenga una estructura, tendrá también menor transpiración, lo cual resulta ventajoso en ambientes secos.

Los pinos piñoneros reciben su nombre a partir de sus semillas comestibles, los piñones. Estas semillas son muy atractivas para roedores, aves y humanos, y no es casualidad. A diferencia de otros pinos, las semillas de los *Cembroides* no tienen alas, por lo que su dispersión depende principalmente de animales. Las semillas, así como cualquier otra estructura reproductiva, son foco de la selección natural y por lo tanto consideradas adaptaciones. Algunos autores han señalado que piñones con cubiertas más gruesas atraerían a córvidos, mientras que semillas con cubiertas más finas serían atractivas para los roedores (Malusa 1992, Van der Wall 1997, Chambers et al 1999).

Hipótesis

Dado que existen rasgos morfológicos sujetos a selección natural, y por lo tanto a condiciones ambientales que también determinan los nichos ecológicos de las especies, la evolución del nicho ecológico estará ligada a la evolución morfológica, en particular se espera que condiciones ambientales como la precipitación y humedad covaríen con las dimensiones de conos, ascículas y semillas.

Objetivos

- Describir el patrón de evolución de nicho de *Pinus* subsección *Cembroides*.
- Sugerir adaptaciones morfológicas en este grupo.
- Encontrar la relación entre el patrón de evolución de nicho y las adaptaciones morfológicas.

Artículo publicado en *Ecology and evolution*, versión modificada con permiso de la revista.

Ortiz-Medrano, A., Scantlebury, D. P., Vázquez-Lobo, A., Mastretta-Yanes, A., & Piñero, D. (2016). Morphological and niche divergence of pinyon pines. *Ecology and evolution*, 6(9), 2886-2896.

Morphological and niche divergence of pinyon pines

Introduction

Phenotypic features of organisms that enable them to survive in diverse environments have long fascinated evolutionary biologists, who have sought to identify characters shaped by natural selection that increase the individual fitness in specific environments. These adaptations, being the result of selective pressures over phenotypes, often come in the form of morphological changes that reflect the habitat or environment in which species thrive. Hence, the ecological niche, understood as environmental variables and conditions that define ecological properties of species (Grinnellian niche sensu Soberón, 2007; Peterson, 2011) should reflect the evolutionary pattern seen in the adaptations that have resulted from these same variables. As a consequence, when comparing across species, we can expect to find an association between phylogenetically independent phenotype characters and ecological niche evolution.

There are two main hypotheses regarding evolutionary processes associated to the ecological niche: niche conservatism and niche divergence (Peterson, 2011). The first proposes that niche conservatism happens when two species retain ancestral ecological characteristics, promoting their geographic divergence, which in turn could induce phylogenetic diversification (Wiens & Graham, 2005). Under this scenario, speciation can happen when allopatric lineages with conserved niches are unable to tolerate climatic conditions between their ranges (Kozak & Wiens 2006). The second states that lineages occupying different environmental conditions will adapt each one to its environment leading to different adaptations and phylogenetic divergence.

Because of the role of environment on shaping species traits through adaptation, niche conservatism and niche divergence should be closely tied to morphological divergence. To date, few studies have evaluated how organismal phenotypes might mirror patterns of niche evolution, as would be expected if these phenotypes were reflecting adaptations (Cicero & Koo, 2012; Fontanella et al., 2012; Forrestel et al., 2015). Doing so would contribute to the understanding of the origin and maintenance of phenotypic diversity observed in nature, particularly on the importance of natural selection as a driving force both for niche evolution and morphological adaptations.

Here, we first describe the niche evolution pattern within the North American pinyon pines lineage (*Pinus* subsection *Cembroides*). Then, based on a comparative method approach, we suggest morphological adaptations possibly related to niche divergence, and finally we test for niche and morphological correlation. We demonstrate that niche divergence is the general pattern of the clade, and it is positively correlated with character adaptation.

We use pinyon pines as our study system for four main reasons. First, they are a diverse (11 species, 10% of the *Pinus* species, Price et al., 1998) monophyletic group whose recent divergence (9.5-16 Mya; Gernandt et al., 2008) is likely associated to the establishment of arid and semiarid environments of North America during Late Miocene and Pliocene (Wilson & Pitts, 2010). Second, their distributions are mainly at the boundaries of arid regions, and commonly their populations are scarce, isolated and often restricted to a very specific habitats (Perry et al., 2000). Third, when compared with other pine groups, pinyon pines display an outstanding morphological diversity, suggesting that adaptation could play an important role in the diversification of this group, and indeed some morphological adaptations have been suggested based on observations and correlations with humidity clines, but no work has been done using comparative phylogenetic methods (Malusa 1992, Poulos and Berlyn 2006, Cole et al 2008). Fourth, these species occur in the Mexican highlands, a biodiversity hotspot hypothesised to promote divergence due to its high habitat heterogeneity (Halffter, 1987; McCormack et al., 2008; Morrone, 2010; Ruiz-Sanchez & Specht, 2013). Therefore, the pinyon pines are a

compelling system to explore the role of adaptation within the framework of phylogenetic relationships and to test hypotheses of morphological and niche evolution.

Methods

Phylogenetic analyses and model fitting

We built a phylogeny of subsection *Cembroides* using nearly complete chloroplast genomes sequences (ca. 116,848 bp, Parks et al., 2012) with 11 pinyon pine species, with *Pinus nelsonii* and *Pinus ayacahuite* plastomes as outgroups. To do so we aligned their sequences with MAFFT v. 6 (Kato et al., 2002) with the default settings and we conducted four independent searches in RaxML v8 (Stamatakis, 2014) with the quick maximum likelihood algorithm. We obtained the same topology for the four best trees, so we used the tree with the highest likelihood to serve as the starting tree for Bayesian searches. This tree was transformed to be ultrametric using the function *chronopl* of *ape* with $\lambda = 1$ (Paradis et al., 2004), and rescaled to a length of 100 with the function *rescaleTree* of the *geiger* package (Harmon et al., 2008) of the R statistical software v 3.1.2. (R Development Core Team, 2011). Bayesian searches were carried out in BEAST v 1.7 (Drummond et al., 2012) with 20 million of MCMC generations, sampling every 10000 generations. We assumed a GTR model of evolution following a gamma distribution and a lognormal relaxed clock for these searches.

We tested stability of topologies and parameters with Tracer 1.5 (Drummond et al., 2012) and AWTY (Wilgenbusch et al., 2004). These analyses revealed that the first million MCMC generations could be discarded as pre-burn in values, and that all searches converged on a similar set of topologies and parameter estimates. Finally, we computed the maximum clade credibility tree with node heights set to the mean of the posterior distribution as a summary of topological uncertainty.

Characterization of ecological data

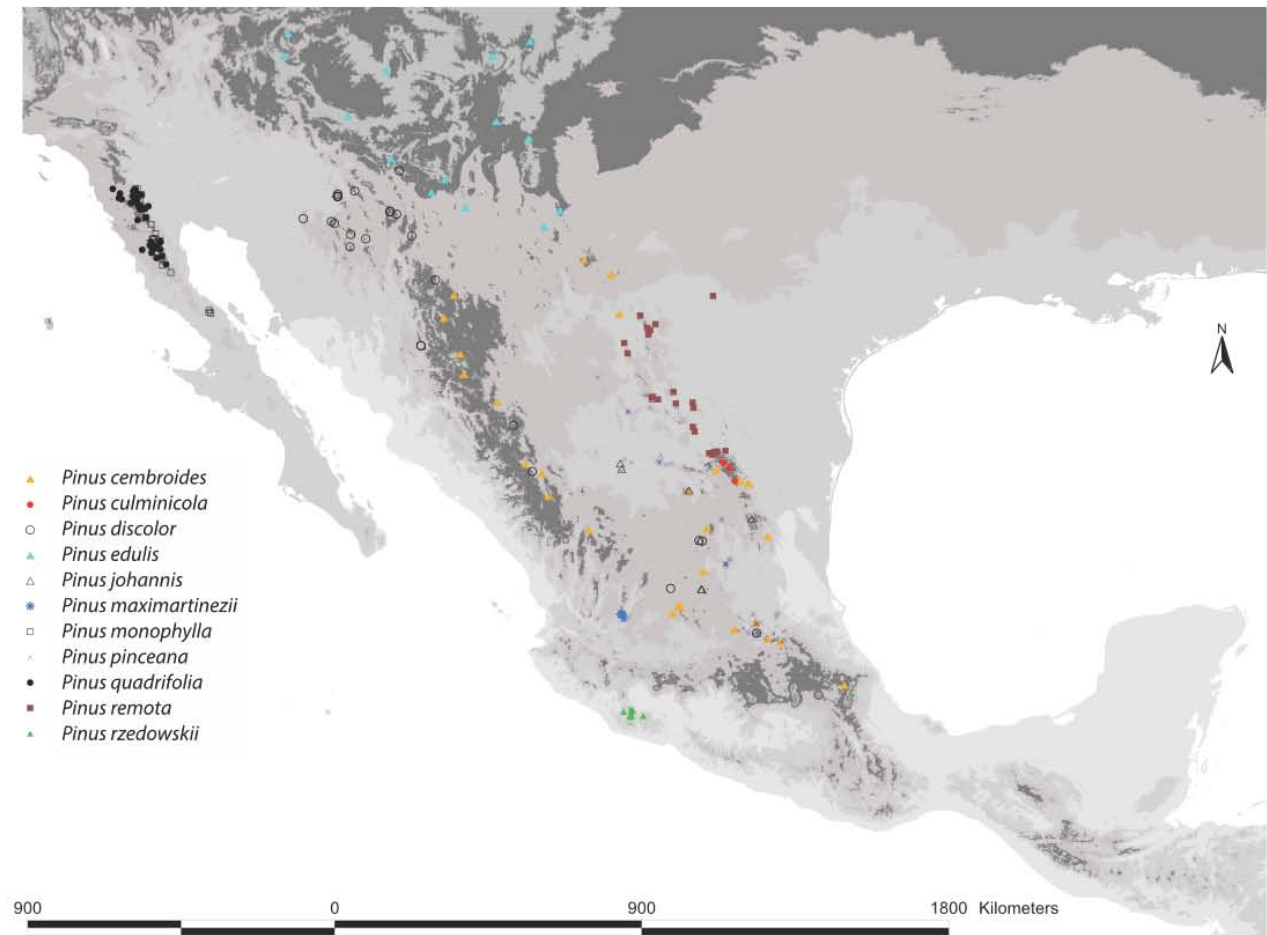
We searched for localities of the 11 pinyon pines species recorded in the literature (Cuenca, 2001; Flores-Rentería et al., 2013), the Red Mundial de Información sobre

Biodiversidad (INEGI-CONABIO-INE, 2008) and personal field collections by Patricia Delgado. We restricted the database to records with coordinates reporting seconds and certainty in the species identification, either by genetic confirmation from previous analyses (Cuenca et al., 2003; Flores-Rentería et al., 2013) or by recent expert identification by David Gernandt.

A total of 261 localities were used ranging from 3 localities (*P. culminicola*) to 57 localities (*P. pinceana*), representative of the known localities of the species (see Fig. 1 and SI1). Environmental information for each record was extracted from 19 bioclimatic layers with a 30 arcsecond resolution (Bioclim; Hijmans et al., 2005). To avoid redundancy in environmental information, we performed pairwise correlations among all variables. Then, from groups or pairs highly correlated ($r^2 > 0.75$) we chose the variables that best explain the distribution of pines, based on previous ecophysiological and distribution studies (Poulos & Berlyn, 2007; Poulos et al., 2007; Poulos, 2009).

We restricted our analyses to ten variables: maximum temperature of the warmest month, temperature seasonality, mean temperature of the driest quarter, mean temperature of the coldest quarter, annual precipitation, precipitation of the driest month, precipitation seasonality, precipitation of the driest quarter, precipitation of the warmest quarter, and mean diurnal range.

Figure 1. Geographic localities used.



Morphological data

We analysed ten morphological characters: shell thickness, shell length, shell width, needle length, needle width, number of needles per fascicle, tree height, cone scale thickness, cone width, and cone length. Most of these characters have been previously discussed to potentially present climate-related adaptations in some pinyon pine species (Malusa, 1992). Most measurements came from a variety of sources (Malusa, 1992; Nobis et al., 2012; Flores-Rentería et al., 2013), and the rest from our own efforts on *P. rzedowskii* cone and seed measurements.

Phylogenetic model fitting

Phylogenetic comparative methods hinge on the assumption that covariances between species are phylogenetically non-independent (Felsenstein, 1985). However, these methods are not appropriate when the observed character data do not show phylogenetic dependence (Losos, 2008; Revell, 2010). Thus, we evaluated the fit of our data to nine models of character evolution prior to performing comparative methods: eight models incorporate some degree of phylogenetic dependence and in one character data is phylogenetically independent and drawn from a random distribution (i. e., “white noise” model). We performed model fitting with the *fitContinuous* function from the *geiger* package (Harmon et al., 2008) in R v 3.1.2.

We used the maximum likelihood estimate of Pagel's lambda (Pagel, 1999) to transform the variance-covariance matrix. Lambda estimates were small for all trees (< 0.01, data not shown). We performed lambda estimation and model fitting on the MCC tree as well as 99 random trees from the posterior distribution to account for phylogenetic uncertainty.

Pattern of ecological niche evolution

We compared species ecological niche models (ENM) to distinguish between niche conservatism and niche divergence between species. Niche models were constructed using Maxent v. 3.3.3e with default parameters (Phillips et al., 2010), using the ten

bioclimatic variables mentioned above. We used the Background Test of ENMTools v 1.3 with 100 replicates (Warren et al., 2010) to compare niches between species. This approach tests whether two niches are more different or similar than expected by chance, given the available environment for both species. This available environment is called “background”, and the result of the test is very sensitive to the choice of background (Warren et al., 2010).

We defined the background according to the ecoregions described for Mexico in *Ecorregiones Terrestres de México* (INEGI-CONABIO-INE, 2008). For each species, we chose as background the regions in which there were at least one occurrence point. For *P. edulis*, which mainly occurs outside of Mexico, we constructed a buffer of 100 km surrounding each locality point and used this as background. We used Warren’s *I* (Warren et al., 2010) as metric for niche divergence, in order to use Hellinger distances as a proxy for niche divergence in the Mantel test detailed below.

Morphological adaptations

To test if pine morphology covaries with climate as expected from our hypotheses about niche evolution, we used two-block partial least squares (2B-PLS), a type of Eigen analysis that is useful for exploring patterns of covariation between two sets of variables (Rohlf & Corti, 2000). 2B-PLS takes two sets of observations (in our case, the mean of ten bioclimatic variables and ten morphological variables), and constructs linear combinations of variables within each matrix such that new variables account for as much of the original covariance between the original variables as possible (Rohlf & Corti, 2000). This analysis preserves the geometry of the original data, enabling examination of multi-dimensional patterns. We used the *Rv* coefficient (Robert & Escoufier, 1976) to summarize the amount of covariance in each dataset that is accounted for by the other dataset.

We performed the 2B-PLS analysis on the correlation matrix from the environmental and morphological datasets. We assessed significance of all 2B-PLS summary statistics via permutation of the rows of either dataset; significant observed

values are in the 95 percentile of simulated values. We performed all 2B-PLS analyses in R with our own code (SI 2).

Niche evolution and morphological adaptations

We tested if niche divergence between species is associated with morphological divergence using a Mantel test with 999 permutations using the *ade4* package (Chessel et al., 2004) of R. As a measure of niche distance, and to be able to compare the results of niche evolution with morphological divergence, we used Hellinger distances between niche models as proposed by Warren et al. (2010). We used Hellinger's distance and not the *I* statistic because Mantel tests operate on distances whereas the *I* statistic is a summary of how close two niche models are to the maximum possible Hellinger distance. The two statistics are directly related ($I = 1 - (H^2)/2$) but they deal with different aspects of divergence. Hellinger distances address the absolute differences between probability distributions, whereas the *I* statistic addresses the distance that two distributions are from the maximum possible divergence. Since outputs from our niche model analyses are logistic suitability scores, we first standardized scores for each species to sum to 1, and then computed the Hellinger distance.

To estimate morphological distances we used standard Euclidean distances between species in morphospace using our own R code (SI 3).

Results

Phylogenetic analysis and model fitting

The topology of the tree is shown in Figure 2. All nodes are supported by a posterior probability of at least 0.70, and most (7 out of 11) are at least 0.95. The topology recovered is consistent with previous phylogenetic inferences (Gernandt et al. 2008), but may have problems due to introgression as has been described for other pine complexes (e.g. Delgado et al. 2007), although this last issue has been minimized in phylogenomics studies through the sampling of individuals from allopatric populations (Gernandt et al. 2003). Considering that introgression is a common process between closely related

species in *Pinus* (e. g., Delgado et al. 2007, Liston et al. 2007, Hernández-León et al. 2013), further work focused on phylogenetic inferences for this group should consider inclusion of nuclear and/or mitochondrial markers.

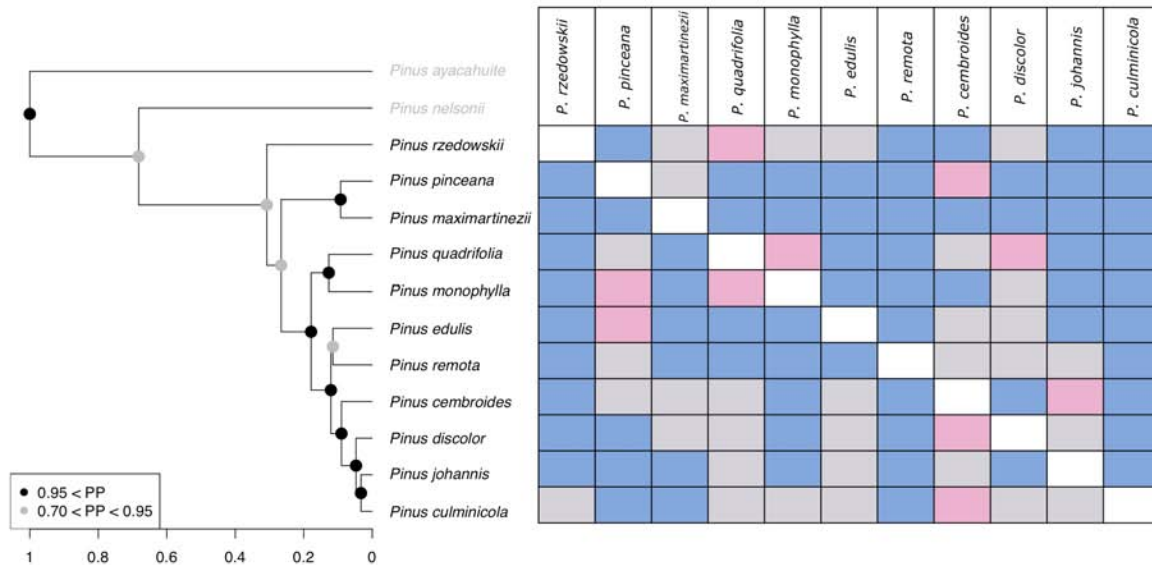


Figure 2. Maximum clade credibility tree and niche evolution pattern. Niche divergence dominates the niche evolution pattern of the clade. Circles on the nodes of the tree indicate posterior probability support values. Blue cells indicate divergence, pink conservatism, and grey non significant.

Most of the posterior trees for both datasets favoured the white noise or non-phylogenetic model, where there is no covariance structure among species (Butler & King, 2004; data not shown). Since these results do not show evidence for phylogenetic dependence in our data, we tested for adaptation without assuming the influence of phylogeny on covariance patterns among pine species.

Pattern of ecological niche evolution

All niche models showed area under the curve (AUC) values higher than 0.9. For the Background Test that measures paired niche similarity, in most cases at least one of the

reciprocal comparisons was significant. Overall, our results indicate a pattern of niche divergence in the pinyon pines (Fig. 2). However, paired comparisons between *P. quadrifolia* – *P. cembroides*, *P. edulis* – *P. cembroides*, *P. edulis* – *P. discolor* resulted non significant in both directions. In some cases, reciprocal comparisons showed significant but opposite results (i.e., niche divergence in one way, niche conservatism in the other, Table 1), suggesting that conserved niches are nested within the divergent ones, i.e., the niche of the species that shows divergence has all the conditions observed in the conserved one, but not the other way around. Only one pair shows conservatism in both ways, *P. monophylla* – *P. quadrifolia* (Fig. 2).

Table 1. Number of conserved, divergent and non-significant paired comparison per species.

Species	Conserved	Divergent	NS
<i>P. culminicola</i>	1	13	6
<i>P. johannis</i>	1	13	6
<i>P. discolor</i>	2	9	9
<i>P. cembroides</i>	4	8	8
<i>P. remota</i>	0	16	4
<i>P. edulis</i>	1	12	7
<i>P. monophylla</i>	3	14	3
<i>P. quadrifolia</i>	4	10	6
<i>P. maximartinezii</i>	0	16	4
<i>P. pinceana</i>	3	13	4
<i>P. rzedowskii</i>	1	14	5

Morphological adaptations and niche divergence

The 2B-PLS analysis revealed a strong association between morphology and climate, which is consistent with our hypothesis regarding adaptation (Fig. 3). Overall, 64.07% of the

covariance in morphology is explained by climate conditions ($Rv = 0.6407$, $P = 0.009$). The first latent dimension summarizes 84.02% of the total observed covariance ($P < 0.001$), and the correlation between latent variables along this axis was strong and robust to permutation tests ($r = 0.925$, $P = 0.0193$, Table 2). Given that *P. maximartinezii* and *P. rzedowskii* seemed to be driving the results (Fig. 3), we conducted a second 2B-PLS analysis removing these species. In this analysis, 42.45% of the covariance in morphology is explained by climatic conditions ($Rv = 0.4245$, $P = 0.03$), and the first two latent dimensions summarized 91.83% of the total observed covariance ($P < 0.0001$).

Table 2. Covariation between morphological and bioclimatic matrices.

Matrix	Variable	Dimensions	
		1	2
F ₁	Precipitation seasonality	0.4634	-0.1116
	Precipitation of warmest quarter	0.4274	0.2310
	Annual precipitation	0.4226	0.3331
	Mean temperature of coldest quarter	0.3522	-0.0788
	Temperature seasonality	-0.3259	-0.2192
	Mean temperature of driest quarter	0.3055	-0.3355
	Precipitation of driest quarter	-0.2625	0.3002
	Precipitation of driest month	-0.1752	0.3013
	Mean diurnal range	-0.0239	-0.4573
	Max temperature of warmest month	0.0160	-0.5162
F ₂	Shell thickness	0.4340	0.2651
	Cone length	0.4189	-0.2250

	Cone width	0.3880	-0.3718
	Shell width	0.3534	0.4030
	Tree height	0.3226	0.0726
	Shell length	0.3102	-0.1981
	Cone scale thickness	0.2975	-0.4377
	Needles	0.2569	0.5842
	Needle width	-0.0733	0.0014
	Needle length	0.0220	-0.0318
Singular value		4.2608	1.5296
Proportion total covariance explained		0.8403	0.1083
Correlation		0.9206	0.7705

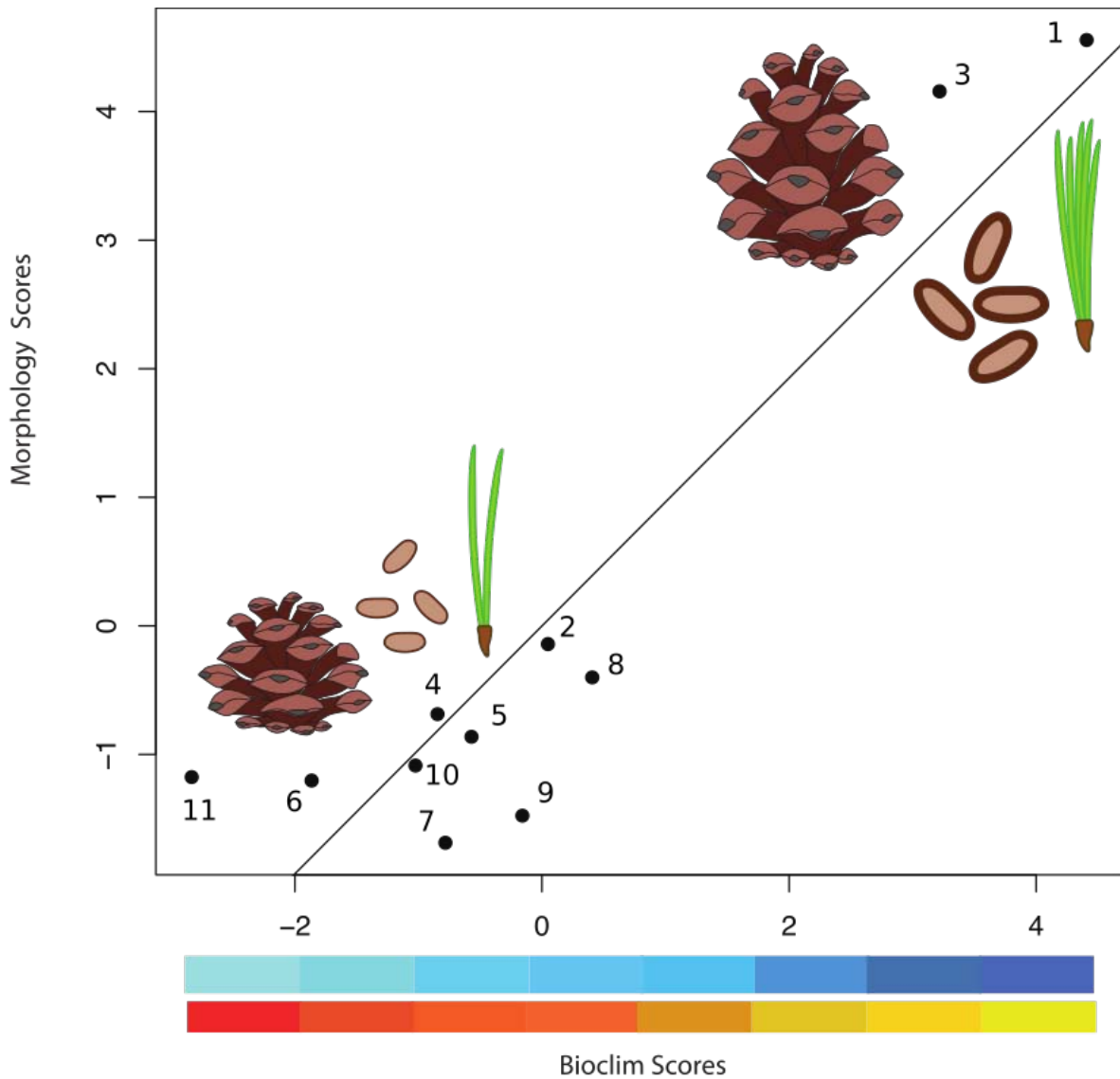


Figure 3. Covariation between morphological and bioclimatic matrices suggest adaptation. A colder and wetter environment covaries with an increase in needle number and cone and seed dimensions. Numbers indicate 1 *P. rzedowskii*, 2 *P. pinceana*, 3 *P. maximartinezii*, 4 *P. quadrifolia*, 5 *P. monophylla*, 6 *P. edulis*, 7 *P. remota*, 8 *P. cembroides*, 9 *P. discolor*, 10 *P. johannis*, 11 *P. culminicola*.

Finally, niche and morphological divergence were positively correlated (Mantel test $r^2 = 0.6$, $P = 0.001$, Fig 4).

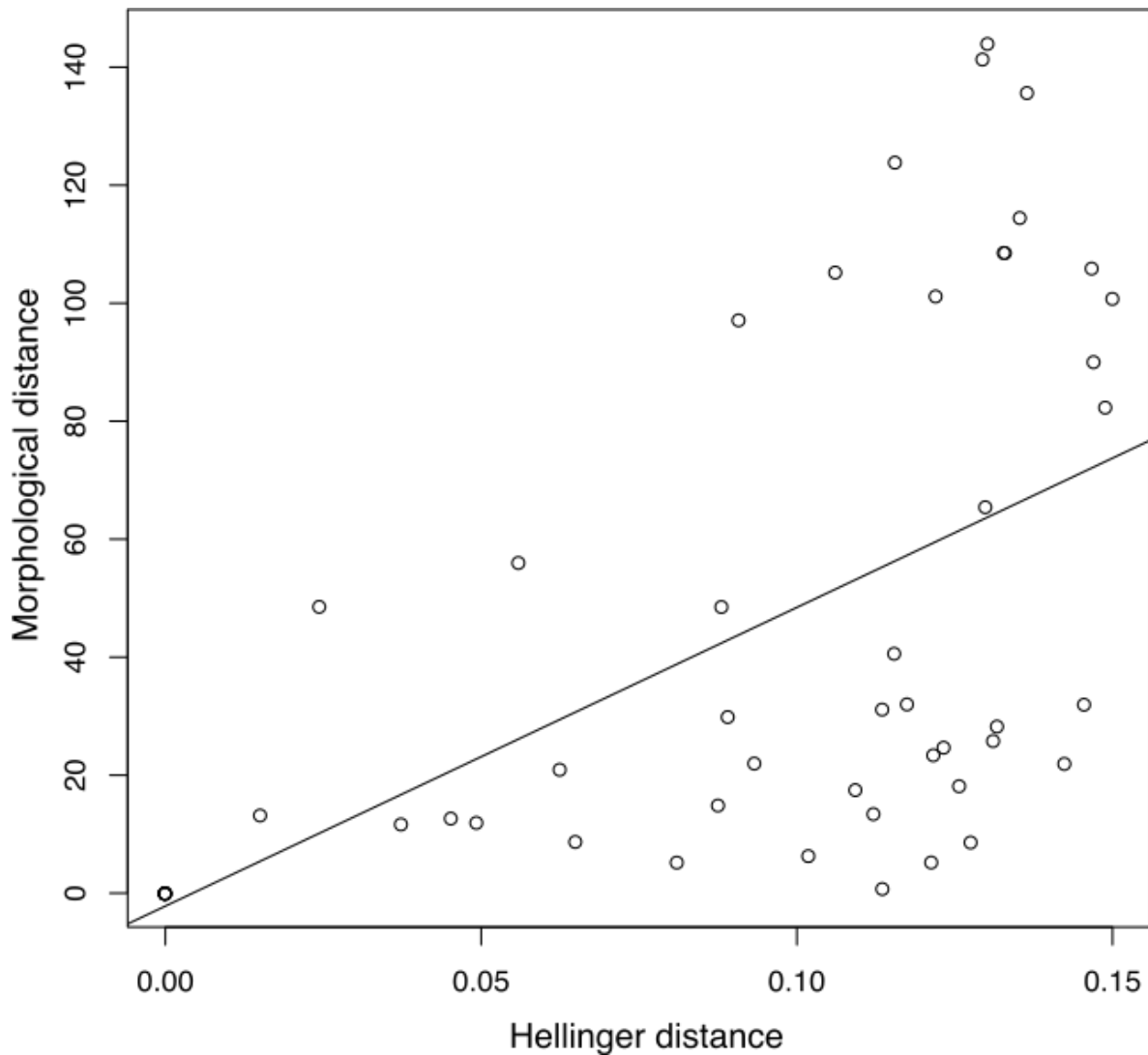


Figure 4. Mantel test between Hellinger (log) and morphological distances shows a positive correlation.

Discussion

Phylogenetic analysis and model fitting

For ecological and morphological datasets, the majority of posterior trees favoured the white noise model. We interpret that these results indicate that our data are not displaying evidence of phylogenetic dependence, so we tested for adaptation without assuming the influence of phylogeny on covariance patterns among pine species (Butler & King, 2004).

Pattern of ecological niche evolution

Overall, our results indicate a pattern of niche divergence in the pinyon pines. Although in some cases the paired niche similarity test found significant results for both niche divergence and niche conservatism, most of the comparisons (70 out of 110, Fig. 2, Table 1) support the notion that niche divergence is a general trend for this clade. Niche divergence patterns have been detected in other groups (beetles, Sánchez-Fernández et al., 2011; rodents, Kalkvik et al., 2012; snakes, Wooten & Gibbs, 2012), and although niche conservatism seems to be the norm in recently-diverged lineages, this conservatism breaks down with time (Peterson, 2011).

Pinyon pines, although of recent divergence within the conifers (between 9.5 and 16 million of years of divergence, Gernandt et al., 2011) are considered separate species (Gernandt et al., 2003; Gernandt et al., 2011; Flores-Rentería et al., 2013), so niche divergence could be a consequence of speciation. Nevertheless, as in any niche modeling research, the pattern could be the result of the methodological artifacts discussed below.

The divergence pattern detected could be a methodological artifact arising mostly as a result of the environmental data set used, because as a rule of thumb, the more environmental dimensions, the more likely a divergence pattern will arise, given that there are more variables in which species can diverge. As Wiens and Graham (2005) put it “species will always inhabit environments that bear some similarity to those of their close relatives (i.e., few tropical rainforest species have a sister species in undersea vents). Thus, to some extent, niches will always be conserved. Yet, few sister species may share identical niches; so niches may never be perfectly conserved either”. Therefore whether or not niches are conserved depends on how much similarity is worthy of being considered conservatism. We cannot dismiss that some degree of methodological artifact is biasing our results. However, to account for this, we reduced our environmental variables to avoid correlation and to keep the more relevant ones based on ecophysiological and distribution studies (Poulos and Berlyn, 2007).

Another common source of artifacts are the methods used to measure the niche conservatism (Peterson, 2011). The Background Test we used here was developed explicitly to be a counterweight of very astringent tests for niche conservatism, such as the Identity test (Warren et al., 2010). Such tests could produce false positives, since are prone to interpret their results as niche divergence, given that the hypothesis to reject is that the niches are identical, which is rarely the case, so the hypothesis of niche identity is seldom rejected. The Background Test, on the other hand, has a very clear working hypothesis that is less likely to bias results towards niche divergence, because niches can be conserved but not identical (Warren et al., 2010; Peterson, 2011). This, along with our environmental variable reduction, reduces the methodological artifact chances of the results.

Morphological adaptations

The 2B-PLS analysis revealed a strong association between morphology and climate. Furthermore, climate accounted for 64.07% of the covariance in morphological variables when including all species, and 42.45% when excluding *P. maximartinezii* and *P. rzedowskii*. Given that the first latent dimension summarizes a high fraction of the total observed covariance (84.02% for all species, and 91.83% when excluding *P. maximartinezii* and *P. rzedowskii*), we restrict our discussion below to this first dimension.

The first dimension has an environmental gradient of seasonal and increasing moisture, along with a declining and stable temperature over the year. Morphologically, this dimension shows an increase in seed shell or coat and cone dimensions, tree height, and a decreasing needle number per fascicle (Fig. 3). A cold and moist gradient defines subsection *Cembroides* distribution, with humidity being a primary factor determining it. In regions where these trees thrive, elevation is associated to higher humidity and lower temperatures. There are also differences in seasonality between lower and higher elevations: lower altitudes tend to have hot and dry climate most year round, while the higher ones are more variable, given that their summers are wet and their winters have

intermittent freezing peaks (Poulos & Berlyn, 2007). In our results, this seasonality in precipitation and temperature shows the same trend, and it is in line with some previous ideas regarding morphological adaptations in pinyon pines (Malusa, 1992; Richardson *et al.*, 1998).

Among the morphological differences studied here, needle number, cone and seed dimensions have been previously identified as potential adaptations: a decrease in needle number and cone and seed dimension is related to water stress (Malusa, 1992; Richardson *et al.*, 1998, Cole *et al.* 2008) because in arid conditions, less transpiration surface gives an advantage as an adaptation to drought. Similarly, although dispersal may be playing a role in seed and cone dimensions as adaptations (thicker seed shells attracting strong billed corvids, while thinner seed shells appear to attract rodents, Malusa, 1992; Vander Wall, 1997; Chambers *et al.*, 1999), the covariation of these structures with colder and wetter climates in our results seems to be related to another factor, possibly nutrient availability or other environmental resource (Richardson *et al.*, 1998), which could also explain the tree height increase as a strong variable in the covariation pattern.

Interestingly, when *P. maximartinezii* and *P. rzedoskii* are removed from the analysis, covariance between morphology and climate declines (from 64.07% to 42.45%). These two species represent, along with *P. pinceana*, the earliest diverging lineages in the phylogeny and inhabit the wettest locations of the entire subsection. It has been suggested that the evolution of the pinyon pines has been driven by droughts and intense solar radiation that have selected short and rigid needles, as well as a reduction on needles per fascicle. This suggests that the ancestral characters are probably the ones related to wet and cold environments, and thus explaining why *P. rzedowskii*, *P. pinceana* and *P. maximartinezii* are the most divergent species in the morphology and climate covariance (Fig. 3); we believe that the rest of the subsection has diverged from the wet and cold ancestral conditions, and have had less time to diverge between them.

The niche evolution pattern (Fig. 2) shows a somewhat similar pattern. Niche divergence is the most common result in all species, but there are a few cases of niche conservatism, especially among *P. cembroides*, *P. johannis* and *P. discolor*. These three

species are sympatric in at least some part of their ranges, and there has been considerable debate over their phylogenetic relations and even their identities as species, subspecies or varieties (Perry 1991, Farjon and Styles 1997, Price et al 1998); along with *P. culminicola*, they are considered a complex group with little morphological and genetic divergence (Flores-Rentería et al 2013). Our results show that between some pairs of these species there has been niche conservatism, which can be expected given their close phylogenetic relations and shared geographic ranges.

Pinus rzedowskii and *P. maximartinezii*, considered relictual species of the subsection (Gernandt et al 2001), showed more niche divergence than the rest of the species (Fig. 2). These two species also appear as more divergent than the others in the morphology and climate covariation (Fig 3). Taken together, our results show that niche divergence is associated with morphological divergence, and that this is stronger in older clades. *Pinus pinceana* is an exception. This species is also considered relictual (Gernandt et al 2001), but showed niche conservatism with some species and further in morphology and climate from *P. maximartinezii* and *P. rzedowskii* (Fig. 3). *P. pinceana* has the largest genetic diversity in the clade, and its broad but localized geographic range has led to believe that it had a larger past distribution occupying diverse climates (Figueroa-Corona 2014). We believe that *P. pinceana* ancestor, with large genetic, morphological and ecological diversity, was able to colonize drier regions.

Morphological divergence has accompanied niche divergence of pinyon pines

Niche divergence and morphological divergence were positively correlated. This study is one of the few attempts to test a direct correlation between morphological change resulting from adaptation and niche divergence (but see Pérez, 2009), and confirms our hypothesis that adaptations have accompanied niche shifts in pinyon pines. Several studies have found an association between niche and morphology, mostly within species. For example, Fontanella et al. (2012) and Cicero and Koo (2012) found a correspondence between morphological and ecological niche model divergence between subspecies. In a similar way, Ribeiro et al. (2014) concluded that niches are a diversifying force in

morphological features. However, those studies based their conclusions on coincident patterns of niche and morphology independent tests, not in a direct correlation of both features. Pérez (2009) attempt is more similar to ours, as they also used a group of species to directly test the effect of different niches on morphological adaptations, but using discrete habitat categories as a niche measure.

As in most approaches to test morphological adaptations, phenotypic plasticity could be biasing our results. In *Pinus* subsection *Cembroides* there are no common garden or genetic test to confirm plasticity, although some observations have been made in this regard. *P. cembroides* displays a large variation in morphology, particularly on needle morphology and fascicles per needle (Richardson et al 1998). This character shows plasticity in other species (Cole et al 2008), sometimes even in the same tree, which is important because the variation in needles per fascicle has been associated with different precipitation regimes and it is clearly associated with climate (Malusa 1992, Poulos and Berlyn 2007, Cole et al 2008).

Pinus maximartinezii and *P. rzedowskii* show practically no variation in needles per fascicle. In the species where this character is variable, there is a clear association of its variability with climate, especially with precipitation regimes, as our own results suggest (Cole et al., 2008), and apparently this variation is larger in the most derived species. This may have been important (or continuing to be) in processes where adaptation plays an important role in speciation (i.e., ecological speciation, Rundle and Nosil 2005). Under ecological speciation scenarios, colonization to fluctuant climates promotes the evolution of plasticity and therefore local adaptations (Lande, 2009, Thibert-Plante and Hendry, 2010).

Our results show that seasonal precipitation is an important covariate of morphology (Table 2), and could have been one of the main drivers of adaptation from the ancestral type (the common ancestor of *P. rzedowskii* and *P. maximartinezii*) to the most derived ones (the most recent divergences).

The scope of our study is not probing ecological speciation, but the fact that niche and morphological divergence have covariated together under a phenotypic plasticity scenario points towards this possibility. To confirm this, more research on reproductive isolation and the genetics of adaptation in this study system would be necessary.

Our results show that in the subsection *Cembroides*, natural selection has been a diversifying force for both niche and morphology, and that niche divergence and not conservatism has accompanied morphological change. The relatively recent diversification (Late Miocene; Gernandt et al., 2008) and adaptation of the subsection *Cembroides* could be a result of the complex orography and environmental heterogeneity of Mexico.

Mexico possess large high-altitude plateaus connecting the main mountain systems, for instance the Northern and the Central plateaus of the Chihuahuan Desert divide the Sierra Madre Occidental and the Sierra Madre Oriental (Mastretta-Yanes et al., 2015). During Late Miocene and Pliocene, episodic climatic fluctuations occurred (Metcalf et al., 2000; Zachos et al., 2001), leading to scenarios of altitudinal migration where species distribution ranges expanded or contracted as result of climate fluctuations, in many cases leading to species having a fragmented distribution across the Mexican highlands (Mastretta-Yanes et al., 2015). This history of expansions and contractions seems to explain the distribution of genetic variation of tropical and subtropical conifer species (Jaramillo-Correa et al., 2008; Moreno-Letelier & Piñero, 2009; Gugger et al., 2011; Mastretta-Yanes et al., 2012), and it is under this scenario that diversification by adaptation and niche divergence could be particularly prone to occur, because these isolated populations would also be subjected to differences in local environmental conditions. In this sense, our study supports the idea that the high habitat heterogeneity of the Mexican highlands promoted niche divergence of pinyon pines, thus contributing to the high species richness of conifers for this region.

Using ENM to test for morphology-niche evolutionary associations

Using ENM to test for morphology-niche evolutionary associations as done here has several advantages. First, using bioclimatic data and ENMs broadens the possible niches to

be compared, without requiring specific categories of habitat. Second, given the current and pervasive rise of ENMs use in ecological and evolutionary studies, its direct correlation with morphology could be useful to evaluate other features related to niche evolution. Lastly, here we have found that ENM can be used not only to compare divergence between species, but also to test if morphological changes have been related to niche divergence.

We used this approach to test for niche and morphological divergence of a clade of pines from the Mexican highlands, but this should be useful for other biodiversity hot spots of the world, for instance for other tropical mountain regions of high heterogeneity.

Acknowledgements

We would like to thank Patricia Delgado, David Gernandt, Luis Verde, Guillermo Castillo, Laura Figueroa-Corona and CIMS. This work is part of the Ph.D. degree fulfilment of AOM at the Doctorado en Ciencias Biomédicas from the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Scholarship to AOM was kindly provided by CONACYT. Funding was obtained from CONACYT-SEMARNAT (CO1-0201/A1) and UNAM grants to DP. AOM and DPS benefited from the Comparative Methods and Macroevolution in R workshop funded by the National Science Foundation.

Conclusiones generales

Sobre la conservación del nicho y el método comparativo

De acuerdo a los resultados de la presente tesis, el patrón encontrado para los pinos piñoneros es el de divergencia nicho. De manera paralela, se utilizó el método comparativo para poner a prueba hipótesis sobre adaptación morfológica, para después relacionar ambos patrones. En este sentido, no hubo un acoplamiento del método comparativo con los modelos de nicho climático. Sería interesante explorar metodologías que incorporaran el método comparativo con los modelos de nicho climático, tomando en cuenta varias variables en la construcción de los nichos y no una por una; existen algunos ejemplos con ventajas y limitaciones, que pueden revisarse en Cooper et al 2010.

Divergencia de nicho, ¿un patrón común?

Los resultados del presente trabajo indican un patrón general de divergencia en los pinos piñoneros (Tabla 1), patrón que se ha encontrado en otros grupos (escarabajos, Sánchez-Fernández *et al.*, 2011; roedores, Kalkvik *et al.*, 2012; serpientes, Wooten y Gibbs, 2012). Un punto importante para determinar qué tan común es un patrón de divergencia o conservación de nicho es el cómo se mide o evalúa esta divergencia o conservación, y la manera en que esto puede impactar en los resultados. En la Tabla A se enlistan algunos casos en los que se pone en evidencia cómo las metodologías así como datos pueden llevar a resultados no concluyentes o ambiguos.

La escala y número de variables son uno de los factores que pueden sesgar los resultados. Mientras más variables o dimensiones ambientales se utilicen, será más probable que se encuentre un patrón de divergencia, dado que hay más variables en las cuales las especies pueden divergir. Desde Darwin (1859) sabemos que las especies relacionadas evolutivamente tienden a habitar áreas cercanas, por lo que dependiendo de qué tan amplia sea nuestra escala podríamos siempre encontrar similitudes filogenéticas y por lo tanto algún grado de conservación de características ecológicas: si el ambiente lo medimos en escalas gruesas como la clasificación de los biomas, es muy probable que la mayoría de las especies que viven en la tundra muestren más conservación de nicho que

con las especies que viven en el bosque tropical. “En cierto grado, los nichos siempre estarán conservados. Sin embargo, algunas especies hermanas compartirán nichos idénticos; así que los nichos nunca estarán conservados del todo tampoco” apuntan Wiens y Graham (2005) sobre este tema. La cuestión es entonces cuánta similitud consideramos conservación y cuánta estamos dispuestos y dispuestas a considerar como divergencia, y para esto no existe un consenso en el umbral que separaría a un patrón de otro.

La propuesta de Warren et al (2010) trata de atender esta cuestión. Las pruebas de hipótesis propuestas por este grupo de investigadores se dirigen a tomar en cuenta los resultados que pueden caer en un rango que va desde considerar nichos como conservados a aquellos que son totalmente idénticos (y aceptar como divergentes a los que no), hasta el otro extremo que considera nichos conservados a modelos que no son más diferentes que lo esperado al azar. Si bien estas pruebas no establecen un umbral como tal, sí dan una pauta inicial que permite tener hipótesis claras con métodos específicos para probarlas, que considero contribuyen a reducir la incertidumbre que en ocasiones parece existir al analizar la gran cantidad de estudios sobre la evolución del nicho ecológico.

Organismo	Resultado	Método	Comentarios	Fuente
<i>Triatoma spp</i>	Conservación	Background test de ENMtools		Ibarra-Cerdeña et al 2014
25 especies de <i>Pedicularis</i>	Conservación	Comparación de preferencias de suelo y altitud en clados entre taxa árticos y no árticos.	La escala de este trabajo es muy distinta a la del resto de esta tabla. Mientras más amplias sean las categorías, es más probable encontrar conservación de nicho (Wiens y Graham, 2005).	Tkach et al 2014
<i>Eschscholzia californica</i>	Conservación	Índice D de Schoener de traslape entre distribución nativa y distribución invadida.		Peña-Gómez et al 2014
<i>Ephedra coryi</i> – <i>E. antisiphilitica</i> , <i>E. aspera</i> – <i>E. cutleri</i> , <i>E. torreyana</i> – <i>E. Viridis</i> <i>E. californica</i> – <i>E. trifurca</i>	Conservación y divergencia	Background e identity test de ENMtools		Loera et al 2012

Complejo de especies de <i>Tarentola mauritanica</i>	Divergencia al utilizar ENMtools. Resultados mixtos al utilizar método univariado.	Background y equivalency test de ENMtools Gráfica de densidad de nicho univariada.		Rato et al 2015
<i>Lacerta trilineata</i>	Divergencia	Background y equivalency test		Ahmadzadeh et al 2013
<i>Larrea tridentata</i> (diferentes citotipos)	Conservación	Identity y background test de ENMtools	Muestra resultados contrarios entre pruebas; con la prueba de identidad encuentra divergencia, y con la prueba de background encuentra conservación. El análisis de esto se interpreta como conservación.	Laport et al 2013
<i>Podarcis muralis</i> (diversos linajes)	Conservación	Equivalency test y background test de ENMtools		Schulte et al 2012
<i>Didelphis spp</i>	No concluyente	Identity test y background test de ENMtools Análisis de componentes principales	Resultados no concluyentes que no descartan la similitud, aunque en su discusión lo toman como patrón de conservación.	Tocchio et al 2015

<i>Peromyscus maniculatus</i> (6 linajes) y <i>P. polionotus</i>	Divergencia y conservación dependiendo del par de linajes comparado.	Equivalency test de ENMtools. Comparaciones visuales de traslape de proyecciones gráficas de los modelos de nicho.	Las divergencias se encuentran utilizando el equivalency test de ENMtools, el cual es propenso a encontrar este resultado. La conservación la encuentran con las comparaciones visuales.	Kalkvik et al 2012
<i>Calopteryx splendens</i> y <i>C. virgo</i>	Conservación	Identity test y background test de ENMtools. Background test de McCromack et al (2010).		Wellenreuther et al 2012
<i>Lepus castroviejoii</i> y <i>Lepus corsicanus</i>	Similitud de nicho, pero en general los modelos no fueron aptos para distinguirse del azar.	Basado en discriminación y calibración a través de áreas bajo la curva (AUC) de los modelos.		Acevedo et al 2014
<i>Hemidactylus turcicus</i>	Diferentes grados de conservación de nicho dependiendo de las variables.	Prueba de background de ENMtools con modelos de nicho construidos a partir de juegos distintos de variables.	El grado de conservación varía dependiendo del juego de variables, lo que se atribuye a selección de hábitat pero también a efectos del entorno que se utilizó para las pruebas.	Rödder y Lötters 2009

<i>Ursus americanus</i> y Sasquatch	Nichos idénticos	Identity test de ENMtools	No se hizo para probar conservación, sino para probar que los avistamientos del Sasquatch podrían ser en realidad de <i>Ursus americanus</i> . Sin embargo me parece que es un excelente ejemplo de cuándo la prueba de identidad puede ser utilizada.	Lozier et al 2009
<i>Dasypus novemcinctus</i>	Conservación	Background test de McCormack et al (2010).		Arteaga et al 2011

Tabla A. Algunos estudios de evolución de nicho.

Sobre la importancia de evaluar estos patrones

¿Cuál es entonces el objetivo de evaluar o precisar la conservación o divergencia de nicho, si pareciera que ambos resultados son posibles con métodos válidos?

Creo que la respuesta a esta pregunta inicia por considerar si la conservación de nicho como un proceso (Losos 2008) o como un patrón (Wiens y Graham 2005). La descendencia con modificación y la divergencia de linajes llevan a que inevitablemente existan patrones de conservación de nicho; sin embargo, este patrón no es particularmente útil ya que es inherente al proceso evolutivo. Existen otros factores que llevan a patrones más marcados de conservación de nicho, y es en éste sentido que considerarlo un patrón y no un proceso puede ser especialmente útil, a pesar de la aparente ambigüedad para detectarlo.

Entre las causas pueden estar la fisiología, el desarrollo, la diversidad genética, extinción, dispersión, competencia y depredación, coevolución con otras especies, coadaptación de rasgos. Los métodos para detectar conservación o divergencia de nicho pueden dar pauta para la elaboración de hipótesis explícitas sobre las causas que han dado ese patrón, por lo que es una pregunta y concepto científicamente útiles. Es en este sentido que el reconocimiento del patrón de evolución de nicho puede ser útil para poner a prueba hipótesis ecológicas y evolutivas; en particular considero que la divergencia de nicho (sus causas, tasas, etc.) puede ser especialmente importante para analizar cómo son iniciadas y promovidas las radiaciones adaptativas.

Radiaciones adaptativas y evolución del nicho

Algunos autores han considerado que la diversificación de los pinos piñoneros asociada a las adaptaciones de las ascúculas a climas áridos podría ser una radiación adaptativa (Richardson et al 1998). En sentido amplio, el resultado de encontrar un patrón general de divergencia de nicho en este grupo correspondería al de una radiación adaptativa, donde se liberan constricciones que promoverían la conservación del nicho, permitiendo la adaptación a diferentes condiciones en algunos de los rasgos; sin embargo, esto debe tomarse con cautela. Tanto el grado en el que la liberación de constricciones evolutivas lleva a radiaciones adaptativas, como la relación de éstas con la divergencia de nicho son

áreas de estudio que necesitan mucho más investigación. En esta tesis no se pretendió responder ninguna de estas dos cuestiones, sino únicamente presentar el patrón de evolución de nicho en *Pinus* subsección *Cembroides*. Otros análisis futuros podrían explorar estas preguntas así como las causas del patrón encontrado.

Según (Gavrilets y Vose 2005), la radiación adaptativa y la conservación de nicho son dos extremos de un mismo espectro, ya que “describen patrones (y los procesos que le subyacen) de divergencia rápida y de evolución convergente versus divergencia lenta y conservación filogenética, respectivamente”. La divergencia tanto de caracteres como especies es un tema que ha estado presente desde el origen de la biología evolutiva, como también lo ha estado el de la conservación; para Darwin (1859) ya era evidente que la razón principal de la similitud ecológica es la ancestría en común. ¿Cómo pudiera la conservación ayudar a entender la divergencia?

Los mismos factores que están detrás de la conservación del nicho lo están también de las radiaciones adaptativas, pero actuando de manera contraria (Ackerly 2009). En las radiaciones adaptativas, nuevos hábitats y con esto nuevas oportunidades ecológicas son ocupados por especies cercanas filogenéticamente que divergen de manera rápida, generalmente acompañadas de una “innovación clave” en el fenotipo; en la conservación de nicho, las especies también ocupan nuevos hábitats y oportunidades ecológicas pero a través de adaptaciones previas a condiciones similares, por lo que la divergencia fenotípica se minimiza y retienen características ecológicas entre especies cercanamente emparentadas (Ackerly 2009).

Voltear a ver los patrones de divergencia o de conservación de nicho pueden ayudar a comprender mejor las radiaciones adaptativas. Ambos procesos tienen detrás mecanismos ecológicos donde opera la selección natural, por lo que ambos pueden ser estudiados a partir de las similitudes ecológicas en contextos filogenéticos. Es decir, que conocer las fuerzas y patrones de la evolución del nicho puede dar luz sobre las radiaciones adaptativas. Durante el curso de estas últimas, la evolución del nicho y sus componentes puede ayudar a entender la coexistencia de especies relacionadas (Ackerly et al 2006).

Para los pinos piñoneros y a la luz de los resultados de este trabajo surge la duda de si podría ser una radiación adaptativa. Si bien existe una correlación entre ambientes y fenotipos, me parece que en estos últimos no existe la suficiente divergencia como para considerar que se están explotando hábitats tan diversos como los considerados en radiaciones adaptativas clásicas (Gavrilets y Losos 2009). Además, una de las características determinantes de las radiaciones adaptativas es la correspondencia en tiempo de la especiación y la divergencia fenotípica y ecológica (Schluter 2000), para lo cual serían necesarios otros estudios filogenéticos en los pinos piñoneros.

Posibles adaptaciones en piñoneros

Las adaptaciones morfológicas han acompañado a la divergencia de nicho en los pinos piñoneros. Este estudio prueba la relación directa y positiva que existe entre el cambio morfológico resultado de la adaptación, y la divergencia en nichos ecológicos entre especies.

Según los resultados obtenidos en este trabajo, existe una fuerte asociación entre la divergencia morfológica y las condiciones ambientales donde viven las especies de piñoneros. Esta asociación indica que en ambientes donde se incrementa la temperatura o disminuye la humedad, incrementa la cubierta de la semilla, las dimensiones del cono, la altura del árbol y disminuye el número de acículas por fascículo. Como varios autores han señalado anteriormente, la reducción de acículas por fascículo es una de las características morfológicas que se han identificado como posible adaptación a ambientes secos en los piñoneros (Malusa, 1992, Richardson et al 1998). El aumento en las dimensiones del cono y la semilla y la altura del árbol relacionado con estos mismos ambientes está probablemente ligado a factores ambientales que no investigué en este trabajo. Serán necesarios otros estudios para indagar más sobre esta correlación.

Las especies de linajes con divergencias más ancestrales son también las especies que habitan áreas con condiciones ambientales más húmedas de la subsección. Estas mismas especies, *P. maximartinezii* y *P. rzedowskii*, reducen la covarianza entre la

morfología y el clima, lo cual sugiere que los caracteres ancestrales del grupo están relacionados con ambientes húmedos y fríos, a partir de los cuales el resto de las especies han divergido. Coincidiendo con lo encontrado respecto a la divergencia ambiental que muestran *P. maximartinezii* y *P. rzedoskii*, estas especies presentan también una divergencia de nicho más generalizada que el resto.

Sobre la relación entre el nicho y la distribución de las especies, sería pertinente también evaluar también cuál es el papel de las coadaptaciones en la distribución de las especies, la diversificación, y por lo tanto en los análisis de nichos climáticos y su evolución. La coevolución es uno de los principales procesos organizadores de la biodiversidad, donde una de las hipótesis dice que la adaptación local, mediada por la coevolución, puede llevar a especiación, en cuyo caso sería un caso especial de especiación ecológica (Thomson 1999, 2016). La coevolución local como fuerza evolutiva puede ser una fuerza poderosa y más rápida que la adaptación a ambientes físicos (Thomson 2016), como lo que se estudió en esta tesis. Gracias a que las interacciones entre especies son distintas en diferentes lugares, y a que las especies continuamente cambian sus distribuciones geográficas, las soluciones coevolutivas que aparecen brindan muchas oportunidades para la divergencia. A la luz de estas hipótesis, ¿qué pasaría con los análisis de nicho climático y su evolución?

Las interacciones ecológicas pueden ser responsables de definir la distribución de las especies. En el caso de los pinos, por ejemplo, la relación mutualista que tienen con las micorrizas, así como la interacción con roedores y córvidos, son interacciones que intervienen en la supervivencia de los pinos piñoneros. Distinguir el efecto de estas interacciones del de las adaptaciones que sugiero en este trabajo está fuera de los alcances de la tesis, pero en un futuro sería interesante analizar cómo distinguir metodológicamente qué rasgos son puramente adaptaciones al medio, como qué otros son una combinación del medio y las interacciones bióticas, y la fuerza de estas últimas en la determinación de la distribución y nicho de las especies.

Referencias

Acevedo, P., Melo-Ferreira, J., Real, R. and Alves, P.C., 2014. Evidence for niche similarities in the allopatric sister species *Lepus castroviejo* and *Lepus corsicanus*. *Journal of biogeography*, 41(5), pp.977-986.

Ackerly, D., 2009. Conservatism and diversification of plant functional traits: evolutionary rates versus phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), pp.19699-19706.

Ackerly, D.D., Schilck, D.W. and Webb, C.O., 2006. Niche evolution and adaptive radiation: testing the order of trait divergence. *Ecology*, 87(sp7).

Ahmadzadeh, F., Flecks, M., Carretero, M.A., Böhme, W., Ilgaz, C., Engler, J.O., James Harris, D., Üzümlü, N. and Rödder, D., 2013. Rapid lizard radiation lacking niche conservatism: ecological diversification within a complex landscape. *Journal of Biogeography*, 40(9), pp.1807-1818.

Aiello-Lammens, M.E., Boria, R.A., Radosavljevic, A., Vilela, B. y Anderson, R.P., 2015. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38(5), pp.541-545.

Aguirre-Gutiérrez, J., Carvalheiro, L.G., Polce, C., van Loon, E.E., Raes, N., Reemer, M. and Biesmeijer, J.C., 2013. Fit-for-purpose: species distribution model performance depends on evaluation criteria—Dutch hoverflies as a case study. *PloS one*, 8(5), p.e63708.

Alba-Sánchez, F., López-Sáez, J.A., Pando, B.B.D., Linares, J.C., Nieto-Lugilde, D. and López-Merino, L., 2010. Past and present potential distribution of the Iberian *Abies*

species: a phytogeographic approach using fossil pollen data and species distribution models. *Diversity and Distributions*, 16(2), pp.214-228.

Anderson, R.P. y Raza, A., 2010. The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, **37**(7), pp.1378-1393.

Angulo, D.F., Ruiz-Sanchez, E. y Sosa, V., 2012. Niche conservatism in the Mesoamerican seasonal tropical dry forest orchid *Barkeria* (Orchidaceae). *Evolutionary Ecology*, **26**(4), pp.991-1010.

Arteaga, M.C., McCormack, J.E., Eguiarte, L.E. and Medellín, R.A., 2011. Genetic admixture in multidimensional environmental space: asymmetrical niche similarity promotes gene flow in armadillos (*Dasyus novemcinctus*). *Evolution*, 65(9), pp.2470-2480.

Axelrod, D.I., 1986. Cenozoic history of some western American pines. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, pp.565-641.

Blomberg, S.P., Garland Jr, T. and Ives, A.R., 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4), pp.717-745.

Butler, M.A. & King, A.A. 2004. Phylogenetic comparative analysis: a modeling approach for adaptive evolution. *The American Naturalist* **164**: 683-695.

Chambers, J.C., Vander Wall, S.B. & Schupp, E.W. 1999. Seed and seedling ecology of pinon and juniper species in the pygmy woodlands of western North America. *The Botanical Review* **65**: 1-38.

Chessel, D., Dufour, A.B. & Thioulouse, J. 2004. The ade4 package-I-One-table methods. *R news* **4**: 5-10.

Cicero, C. & Koo, M.S. 2012. The role of niche divergence and phenotypic adaptation in promoting lineage diversification in the Sage Sparrow (*Artemisospiza belli*, Aves: Emberizidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **107**: 332-354.

Cole, K.L., Fisher, J., Arundel, S.T., Cannella, J. and Swift, S., 2008. Geographical and climatic limits of needle types of one-and two-needled pinyon pines. *Journal of Biogeography*, 35(2), pp.257-269.

Cooper, N., Jetz, W. y Freckleton, R.P., 2010. Phylogenetic comparative approaches for studying niche conservatism. *Journal of evolutionary biology*, **23**(12), pp.2529-2539.

Cuenca, A. 2001. Variación y estructura genética de una especie de pino endémica de México (*Pinus nelsonii* Shaw.). *Bachelor in Science Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.*

Cuenca, A., Escalante, A.E. & 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.

Darwin, C., 1968. *On the origin of species by means of natural selection*. 1859. London: Murray Google Scholar.

Delgado, P., Salas-Lizana, R., Vázquez-Lobo, A., Wegier, A., Anzidei, M., Alvarez-Buylla, E.R., Vendramin, G.G. and Piñero, D., 2007. Introgressive hybridization in *Pinus montezumae* Lamb and *Pinus pseudostrobus* Lindl. (Pinaceae): morphological and molecular (cpSSR) evidence. *International Journal of Plant Sciences* **168**: 861-875.

Drummond, A.J., Suchard, M.A., Xie, D. & Rambaut, A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular biology and evolution* **29**: 1969-1973.

Elith, J. et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29**: 129–151

Farjon, A. 1996. Biodiversity of *Pinus* (Pinaceae) in Mexico: speciation and palaeo-endemism. *Botanical Journal of the Linnean Society* **121**: 365-384.

Farjon, A. and Styles, B.T., 1997. *Flora Neotropica. Pinus (Pinaceae)*. New York Botanical Garden.

Figueroa-Corona, L.A., 2014. *Genética de la conservación en pinos piñoneros de las subsecciones Cembroides y Nelsoniae de México*. Undergraduate dissertation. Facultad de Ciencias: Universidad Nacional Autónoma de México.

Felsenstein, J., 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, pp.1-15.

Flores-Rentería, L., Molina-Freaner, F., Whipple, A.V., Gehring, C.A. & Domínguez, C.A. 2013. Sexual stability in the nearly dioecious *Pinus johannis* (Pinaceae). *American journal of botany* **100**: 602-612.

Fontanella, F.M., Feltrin, N., Avila, L.J., Sites, J.W. & Morando, M. 2012. Early stages of divergence: phylogeography, climate modeling, and morphological differentiation in the South American lizard *Liolaemus petrophilus* (Squamata: Liolaemidae). *Ecology and evolution* **2**: 792-808.

Forrestel, E.J., Ackerly, D.D. & Emery, N.C. 2015. The joint evolution of traits and habitat: ontogenetic shifts in leaf morphology and wetland specialization in *Lasthenia*. *New Phytologist*.

Garamszegi, L.Z., 2014. *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology. Concepts and Practice*. London, UK: Springer.

Gavrilets, S. and Vose, A., 2005. Dynamic patterns of adaptive radiation. *Proceedings of the National academy of Sciences of the United States of America*, 102(50), pp.18040-18045.

Gavrilets, S. and Losos, J.B., 2009. Adaptive radiation: contrasting theory with data. *Science*, 323(5915), pp.732-737.

Gernandt, D.S., Liston, A. and Piñero, D., 2001. Variation in the nrDNA ITS of *Pinus* subsection *Cembroides*: implications for molecular systematic studies of pine species complexes. *Molecular phylogenetics and evolution*, 21(3), pp.449-467.

Gernandt, D.S., Liston, A. & Piñero, D. 2003. Phylogenetics of *Pinus* subsections *Cembroides* and *Nelsoniae* inferred from cpDNA sequences. *Systematic Botany* **28**: 657-673.

Gernandt, D.S., Magallón, S., López, G.G., Flores, O.Z., Willyard, A. & Liston, A. 2008. Use of Simultaneous Analyses to Guide Fossil-Based Calibrations of Pinaceae Phylogeny. *International Journal of Plant Sciences* **169**: 1086-1099.

Gernandt, D.S., Willyard, A., Syring, J.V. & Liston, A. 2011. The conifers (Pinophyta). *Genetics, Genomics and Breeding of Conifers*: 1.

Gugger, P.F., González-Rodríguez, A., Rodríguez-Correa, H., Sugita, S. & Cavender-Bares, J. 2011. Southward Pleistocene migration of Douglas-fir into Mexico: phylogeography, ecological niche modeling, and conservation of 'rear edge' populations. *New Phytologist* **189**: 1185-1199.

Gurgel-Gonçalves, R., Galvao, C., Costa, J. and Peterson, A.T., 2012. Geographic distribution of Chagas disease vectors in Brazil based on ecological niche modeling. *Journal of tropical medicine*, 2012.

Graham, C.H., Ron, S.R., Santos, J.C., Schneider, C.J. and Moritz, C., 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, 58(8), pp.1781-1793.

Grinnell, J., 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), pp.427-433.

Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual review of entomology* **32**: 95-114.

Harmon, L.J., Weir, J.T., Brock, C.D., Glor, R.E. & Challenger, W. 2008. GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics* **24**: 129-131.

Harvey, P.H. and Pagel, M.D., 1991. *The comparative method in evolutionary biology* (Vol. 239). Oxford: Oxford university press.

Hernández-León, S., Gernandt, D.S., Perez de la Rosa, J.A. and Jardón-Barbolla, L., 2013. Phylogenetic relationships and species delimitation in *Pinus* section *Trifoliae* inferred from plastid DNA. *PLoS one* **8**: 1-14

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. *International journal of climatology* **25**: 1965-1978.

Hijmans, R.J. and Graham, C.H., 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global change biology*, 12(12), pp.2272-2281.

Holt, R.D., 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**(Supplement 2), 19659-19665.

Hutchinson, E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* . **22**: 415-427

Hutchinson, G.E. (1978). *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press, New Haven.

Ibarra-Cerdeña, C.N., Zaldívar-Riverón, A., Peterson, A.T., Sánchez-Cordero, V. and Ramsey, J.M., 2014. Phylogeny and niche conservatism in North and Central

American triatomine bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), vectors of Chagas' disease. *PLoS Negl Trop Dis*, 8(10), p.e3266.

INEGI-CONABIO-INE. 2008. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto Nacional de Ecología Ecorregiones Terrestres de México. Escala 1:1000000, ed[^].

Jaramillo-Correa, J.P., Aguirre-Planter, E., Khasa, D.P., Eguiarte, L.E., PiNero, D., Furnier, G.R. & 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.

Kalkvik, H.M., Stout, I.J., Doonan, T.J. & Parkinson, C.L. 2012. Investigating niche and lineage diversification in widely distributed taxa: phylogeography and ecological niche modeling of the *Peromyscus maniculatus* species group. *Ecography* **35**: 54-64.

Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K.i. & Miyata, T. 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic acids research* **30**: 3059-3066.

Kearney, M., 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling?. *Oikos*, 115(1), pp.186-191.

Kozak, K. H. and J. J. Wiens. 2006. Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution* **60**(12): 2604-2621.

Lanner, R.M., Van Devender, T.R. and Richardson, D.M., 1998. The recent history of

pinyon pines in the American Southwest. *Ecology and biogeography of Pinus*, pp.171-180.

Laport, R.G., Hatem, L., Minckley, R.L. and Ramsey, J., 2013. Ecological niche modeling implicates climatic adaptation, competitive exclusion, and niche conservatism among *Larrea tridentata* cytotypes in North American deserts 1, 2. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 140(3), pp.349-363.

Liston, A., Parker-Defeniks, M., Syring, J.V., Willyard, A. and Cronn, R., 2007. Interspecific phylogenetic analysis enhances intraspecific phylogeographical inference: a case study in *Pinus lambertiana*. *Molecular Ecology* **16**: 3926-3937.

Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A. y Hortal, J., 2010. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography*, **33**(1), pp.103-114.

Loera, I., Sosa, V. y Ickert-Bond, S.M., 2012. Diversification in North American arid lands: Niche conservatism, divergence and expansion of habitat explain speciation in the genus *Ephedra*. *Molecular phylogenetics and evolution*, **65**(2), pp.437-450.

Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology letters* **11**: 995-1003.

Lozier, J.D., Aniello, P. and Hickerson, M.J., 2009. Predicting the distribution of Sasquatch in western North America: anything goes with ecological niche modelling. *Journal of Biogeography*, 36(9), pp.1623-1627.

Malusa, J. 1992. Phylogeny and biogeography of the pinyon pines (*Pinus* subsect. *Cembroides*). *Systematic Botany*: 42-66.

Mastretta-Yanes, A., Wegier, A., Vázquez-Lobo, A. & Piñero, D. 2012. Distinctiveness, rarity and conservation in a subtropical highland conifer. *Conservation Genetics* **13**: 211-222.

Mastretta-Yanes, A., Moreno-Letelier, A., Piñero, D., Jorgensen, T.H. & Emerson, B.C. 2015. Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography*.

McCormack, J.E., Peterson, A.T., Bonaccorso, E. & Smith, T.B. 2008. Speciation in the highlands of Mexico: genetic and phenotypic divergence in the Mexican jay (*Aphelocoma ultramarina*). *Molecular Ecology* **17**: 2505-2521.

McCormack, J.E., Zellmer, A.J. and Knowles, L.L., 2010. Does niche divergence accompany allopatric divergence in *Aphelocoma* jays as predicted under ecological speciation?: insights from tests with niche models. *Evolution*, 64(5), pp.1231-1244.

Mendoza-González, G., Martínez, M.L., Rojas-Soto, O.R., Vázquez, G. and Gallego-Fernández, J.B., 2013. Ecological niche modeling of coastal dune plants and future potential distribution in response to climate change and sea level rise. *Global Change Biology*, 19(8), pp.2524-2535.

Metcalfe, S.E., O'Hara, S.L., Caballero, M. & Davies, S.J. 2000. Records of Late Pleistocene–Holocene climatic change in Mexico—a review. *Quaternary Science Reviews* **19**: 699-721.

Millar, C.I., 1993. *Impact of the Eocene on the evolution of Pinus L.* Annals of the Missouri Botanical Garden, pp.471-498.

Moreno-Letelier, A. & Piñero, D. 2009. Phylogeographic structure of *Pinus strobiformis* Engelm. across the Chihuahuan Desert filter-barrier. *Journal of Biogeography* **36**: 121-131.

Morrone, J.J. 2010. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography* **33**: 355-361.

Nobis, M.P., Traiser, C. & Roth-Nebelsick, A. 2012. Latitudinal variation in morphological traits of the genus *Pinus* and its relation to environmental and phylogenetic signals. *Plant Ecology & Diversity* **5**: 1-11.

Nogués-Bravo, D., 2009. Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography*, 18(5), pp.521-531.

Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* **401**: 877-884.

Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* **20**: 289-290.

Paradis, E. 2014. An introduction to the phylogenetic comparative method. En: L. Garamszegi, ed., *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application*, 1st ed. London: Springer, pp.3-18.

Parks, M., Cronn, R. & Liston, A. 2012. Separating the wheat from the chaff:

mitigating the effects of noise in a plastome phylogenomic data set from *Pinus* L. (Pinaceae). *BMC Evolutionary Biology* **12**: 100.

Pearson, R.G., 2010. Species' distribution modeling for conservation educators and practitioners. *Lessons in conservation*, **3**, pp.54-89.

Pérez, F.L. 2009. Phytogeomorphic influence of stone covers and boulders on plant distribution and slope processes in high-mountain areas. *Geography Compass* **3**: 1774-1803.

Perry Jr., J. P. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Portland: Timber Press.

Perry Jr, J.P., Graham, A. & Richardson, D.M. 2000. The history of pines in Mexico and Central America. *Ecology and biogeography of Pinus*: 137.

Peterson, A.T., Soberón, J. y Sánchez-Cordero, V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, **285**(5431), pp.1265-1267.

Peterson, A.T., 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The quarterly review of biology*, **78**(4), pp.419-433.

Peterson, A.T. 2011. Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography* **38**: 817-827.

Peterson, A.T. y Soberón, J., 2012. Integrating fundamental concepts of ecology, biogeography, and sampling into effective ecological niche modeling and species distribution modeling. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, **146**(4), pp.789-796.

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

Peña-Gómez, F.T., Guerrero, P.C., Bizama, G., Duarte, M. and Bustamante, R.O., 2014. Climatic niche conservatism and biogeographical non-equilibrium in *Eschscholzia californica* (Papaveraceae), an invasive plant in the Chilean Mediterranean region. *PloS one*, 9(8), p.e105025.

Phillips, S.J., Dudík, M. & Schapire, R.E. 2010. Maxent software for species habitat modeling, version 3.3. 1.

Poulos, H.M. 2009. A Review of the evidence for Pine-Oak Niche Differentiation in the American Southwest. *Journal of Sustainable Forestry* **28**: 92-107.

Poulos, H.M. & Berlyn, G.P. 2007. Variability in needle morphology and water status of *Pinus cembroides* across an elevational gradient in the Davis Mountains of west Texas, USA *The Journal of the Torrey Botanical Society* **134**: 281-288.

Poulos, H.M., Goodale, U.M. & Berlyn, G.P. 2007. Drought response of two Mexican oak species, *Quercus laceyi* and *Q. sideroxyla* (Fagaceae), in relation to elevational position. *American Journal of Botany* **94**: 809-818.

Price, R.A., Liston, A. & Strauss, S.H. (eds) 1998. *Phylogeny and systematics of Pinus* (Ecology and biogeography of Pinus, : Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Proosdij, A.S., Sosef, M.S., Wieringa, J.J. y Raes, N., 2015. Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography*.

R Development Core Team. 2011. R: a language and environment for statistical computing. 2.15.2 edn. R Foundation for Statistical Software, ed[^]. Viena, Austria.

Radosavljevic, A. y Anderson, R.P., 2014. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of biogeography*, **41**(4), pp.629-643.

Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M. and Townsend Peterson, A., 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of biogeography*, **34**(1), pp.102-117.

Rato, C., Harris, D.J., Perera, A., Carvalho, S.B., Carretero, M.A. and Rödder, D., 2015. A combination of divergence and conservatism in the niche evolution of the Moorish gecko, *Tarentola mauritanica* (Gekkota: Phyllodactylidae). *PloS one*, **10**(5), p.e0127980.

Rebollar, E.A., Avitia, M., Eguiarte, L.E., González-González, A., Mora, L., Bonilla-Rosso, G. and Souza, V., 2012. Water–sediment niche differentiation in ancient marine lineages of *Exiguobacterium* endemic to the Cuatro Ciénegas Basin. *Environmental Microbiology*, **14**(9), pp.2323-2333.

Revell, L.J. 2010. Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Methods in Ecology and Evolution* **1**: 319-329.

Ribeiro, Â.M., Lloyd, P., Dean, W.R.J., Brown, M. & Bowie, R.C.K. 2014. The Ecological and Geographic Context of Morphological and Genetic Divergence in an Understorey-Dwelling Bird. *PloS one* **9**: e85903.

Richardson, D.M., Rundel, P.W. & Richardson, D.M. 1998. Ecology and biogeography of Pinus: an introduction. *Ecology and biogeography of Pinus*: 3-46.

Rissler, L.J. and Apodaca, J.J., 2007. Adding more ecology into species delimitation: ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the black salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Systematic Biology*, 56(6), pp.924-942.

Robert, P. & Escoufier, Y. 1976. A unifying tool for linear multivariate statistical methods: the RV-coefficient. *Applied statistics*: 257-265.

Rödger, D. and Lötters, S., 2009. Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristics of the native and invasive ranges of the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Global Ecology and Biogeography*, 18(6), pp.674-687.

Rohlf, F.J. & Corti, M. 2000. Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic Biology* **49**: 740-753.

Ruiz-Sanchez, E. & Specht, C.D. 2013. Influence of the geological history of the Trans-Mexican Volcanic Belt on the diversification of *Nolina parviflora* (Asparagaceae: Nolinoideae). *Journal of Biogeography* **40**: 1336-1347.

Sánchez-Fernández, D., Lobo, J.M. & Hernández-Manrique, O.L. 2011. Species distribution models that do not incorporate global data misrepresent potential

distributions: a case study using Iberian diving beetles. *Diversity and Distributions* **17**: 163-171.

Schulte, U., Hochkirch, A., Lötters, S., Rödder, D., Schweiger, S., Weimann, T. and Veith, M., 2012. Cryptic niche conservatism among evolutionary lineages of an invasive lizard. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2), pp.198-211.

Schluter, D., 2000. *The ecology of adaptive radiation*. OUP Oxford.

Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology letters* **10**: 1115-1123.

Soberón, J. y Nakamura, M., 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**(Supplement 2), pp.19644-19650.

Soley-Guardia, M., Radosavljevic, A., Rivera, J.L. y Anderson, R.P., 2014. The effect of spatially marginal localities in modelling species niches and distributions. *Journal of biogeography*, **41**(7), pp.1390-1401.

Stamatakis, A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* **30**: 1312-1313.

Thompson, J.N., 2009. The coevolving web of life (American society of naturalists presidential address). *The American Naturalist*, 173(2), pp.125-140.

Thompson, J.N., 2016. Coevolution, local adaptation and ecological speciation. *Molecular Ecology*, 25(22), pp.5608-5610.

Tkach, N., Ree, R.H., Kuss, P., Röser, M. and Hoffmann, M.H., 2014. High mountain origin, phylogenetics, evolution, and niche conservatism of arctic lineages in the hemiparasitic genus *Pedicularis* (Orobanchaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 76, pp.75-92.

Tocchio, L.J., Gurgel-Gonçalves, R., Escobar, L.E. and Peterson, A.T., 2015. Niche similarities among white-eared opossums (Mammalia, Didelphidae): Is ecological niche modelling relevant to setting species limits?. *Zoologica Scripta*, 44(1), pp.1-10.

Van der Wall, S.B. 1997. Dispersal of singleleaf pinon pine (*Pinus monophylla*) by seed-caching rodents. *Journal of Mammalogy* **78**: 181-191.

Warren, D.L., Glor, R.E. and Turelli, M., 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62(11), pp.2868-2883.

Warren, D.L., Glor, R.E. & Turelli, M. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* **33**: 607-611.

Wegier, A., Piñeyro-Nelson, A., Alarcón, J., Galvez-Mariscal, A., Alvarez-Buylla, E.R. and Piñero, D., 2011. Recent long-distance transgene flow into wild populations conforms to historical patterns of gene flow in cotton (*Gossypium hirsutum*) at its centre of origin. *Molecular Ecology*, 20(19), pp.4182-4194.

Wellenreuther, M., Larson, K.W. and Svensson, E.I., 2012. Climatic niche divergence or conservatism? Environmental niches and range limits in ecologically similar damselflies. *Ecology*, 93(6), pp.1353-1366.

Wiens, J.J. & Graham, C.H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*: 519-539.

Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.A., Harrison, S.P. and Hawkins, B.A., 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology letters*, 13(10), pp.1310-1324.

Wilgenbusch, J.C., Warren, D.L. & Swofford, D.L. 2004. AWTY: a system for graphical exploration of MCMC convergence in Bayesian phylogenetic inference, ed.

Wilson, J.S. & Pitts, J.P. 2010. Illuminating the lack of consensus among descriptions of earth history data in the North American deserts: a resource for biologists. *Progress in Physical Geography* **34**: 419-441.

Wooten, J.A. & Gibbs, H.L. 2012. Niche divergence and lineage diversification among closely related *Sistrurus rattlesnakes*. *Journal of evolutionary biology* **25**: 317-328.

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. & Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* **292**: 686-693.

Apéndices

Apéndice 1: Listado de localidades de pinos piñoneros

Species	longitude	latitudo
<i>cembroides</i>	-107.9108333	29.17638889
<i>cembroides</i>	-105.3405556	25.05944444
<i>cembroides</i>	-100.0944444	24.86666667
<i>cembroides</i>	-101.4669444	24.61666667
<i>cembroides</i>	-99.68333333	21.11666667
<i>cembroides</i>	-107.3833333	27.68333333
<i>cembroides</i>	-100.7333333	25.16666667
<i>cembroides</i>	-107.65	29.76666667
<i>cembroides</i>	-105.7666667	25.31666667
<i>cembroides</i>	-97.35833333	19.49027778
<i>cembroides</i>	-99.02944444	20.62638889
<i>cembroides</i>	-99.38055556	20.70333333
<i>cembroides</i>	-100.25	20.95
<i>cembroides</i>	-107.4833333	28.21666667
<i>cembroides</i>	-99.38027778	23.40527778
<i>cembroides</i>	-101.0833333	22.48333333
<i>cembroides</i>	-104.0933333	23.57666667
<i>cembroides</i>	-100.9886111	23.61166667
<i>cembroides</i>	-105.1661111	24.46944444
<i>cembroides</i>	-99.86666667	24.8
<i>cembroides</i>	-103.2833333	29.26666667
<i>cembroides</i>	-103.5	30.31666667
<i>cembroides</i>	-104.2166667	30.7
<i>cembroides</i>	-101.887652	21.379752
<i>cembroides</i>	-101.6751	21.550384
<i>cembroides</i>	-101.734187	21.572474

<i>cembroides</i>	-101.6885	21.58537
<i>cembroides</i>	-106.5166667	26.95
<i>orizabensis</i>	-97.23333333	18.45
<i>orizabensis</i>	-97.7	19.05
<i>orizabensis</i>	-97.38333333	19.61666667
<i>lagunae</i>	-109.9833333	23.55
<i>johannis</i>	-101.1125	22.02
<i>johannis</i>	-101.1284333	22.01933333
<i>johannis</i>	-101.4538889	24.61693889
<i>johannis</i>	-99.79833333	23.86888889
<i>johannis</i>	-103.225	25.18444444
<i>johannis</i>	-100.3227778	25.24805556
<i>johannis</i>	-102.4	27.05
<i>johannis</i>	-103.2648028	25.33100833
<i>johannis</i>	-101.1666667	23.3
<i>discolor</i>	-108.1333333	30.16666667
<i>discolor</i>	-109.9722667	31.2516
<i>discolor</i>	-108.51985	28.43985
<i>discolor</i>	-108.5144833	28.43618333
<i>discolor</i>	-109.1565667	31.9011
<i>discolor</i>	-110.3835667	31.04033333
<i>discolor</i>	-110.2639167	32.51531667
<i>discolor</i>	-110.7150556	32.36202778
<i>discolor</i>	-108.7583833	31.3226
<i>discolor</i>	-101.9333333	22.03333333
<i>discolor</i>	-110.7161111	32.36788889
<i>discolor</i>	-110.70225	32.376
<i>discolor</i>	-109.3400278	31.97044444
<i>discolor</i>	-109.3206944	31.96913889
<i>discolor</i>	-110.87825	31.71

<i>discolor</i>	-105.5833333	25.11666667
<i>discolor</i>	-106.0794444	26.33611111
<i>discolor</i>	-110.3657	31.3729
<i>discolor</i>	-110.795	31.6529
<i>discolor</i>	-111.6184	31.7875
<i>discolor</i>	-110.7054	32.4304
<i>discolor</i>	-99.66666667	20.85833333
<i>discolor</i>	-109.0833333	33.05
<i>discolor</i>	-101.1833333	23.3
<i>discolor</i>	-101.1	23.28333333
<i>culminicola</i>	-100.5472222	25.35555556
<i>culminicola</i>	-100.3833333	25.21666667
<i>culminicola</i>	-100.2366667	24.87055556
<i>maximartinezii</i>	-103.1666667	21.25
<i>maximartinezii</i>	-103.2	21.33333333
<i>maximartinezii</i>	-103.2438889	21.34916667
<i>maximartinezii</i>	-103.2197222	21.35666667
<i>maximartinezii</i>	-103.2333333	21.36666667
<i>pinceana</i>	-98.99040278	20.63194722
<i>pinceana</i>	-98.9	20.66666667
<i>pinceana</i>	-98.95	20.7
<i>pinceana</i>	-99.45	20.71666667
<i>pinceana</i>	-99.71833333	20.83333333
<i>pinceana</i>	-99.87108333	20.86068611
<i>pinceana</i>	-99.651014	20.898882
<i>pinceana</i>	-99.91666667	20.9
<i>pinceana</i>	-99.63333333	20.91666667
<i>pinceana</i>	-99.69666667	20.92666667
<i>pinceana</i>	-99.13333333	21.28333333
<i>pinceana</i>	-99.75666667	21.36833333

<i>pinceana</i>	-99.8	21.05
<i>pinceana</i>	-99.665	21.08333333
<i>pinceana</i>	-99.69166667	21.09666667
<i>pinceana</i>	-99.66666667	21.11666667
<i>pinceana</i>	-99.55	21.13333333
<i>pinceana</i>	-100.4725	22.61611111
<i>pinceana</i>	-100.43333333	22.66666667
<i>pinceana</i>	-100.5	22.66666667
<i>pinceana</i>	-100.4666667	22.68333333
<i>pinceana</i>	-100.5055556	22.68916667
<i>pinceana</i>	-100.4888889	22.70916667
<i>pinceana</i>	-100.33333333	22.81666667
<i>pinceana</i>	-100.4	22.81666667
<i>pinceana</i>	-100.5727778	23.85611111
<i>pinceana</i>	-100.5888889	23.87305556
<i>pinceana</i>	-101.55	24.58333333
<i>pinceana</i>	-101.4166667	24.63333333
<i>pinceana</i>	-101.55333333	24.63666667
<i>pinceana</i>	-101.0872	24.8478
<i>pinceana</i>	-101.4205556	25.16888889
<i>pinceana</i>	-101.768131	26.833388
<i>pinceana</i>	-101.5688889	25.25222222
<i>pinceana</i>	-102.0469444	25.28916667
<i>pinceana</i>	-101.00083333	25.29138889
<i>pinceana</i>	-100.9097222	25.31055556
<i>pinceana</i>	-102.2188889	25.33666667
<i>pinceana</i>	-101.8944444	25.34027778
<i>pinceana</i>	-102.98333333	25.35
<i>pinceana</i>	-102.2655556	25.37138889
<i>pinceana</i>	-102.2166667	25.38333333

<i>pinceana</i>	-102.1766972	25.4297
<i>pinceana</i>	-103.15	25.45
<i>pinceana</i>	-100.8361111	25.55916944
<i>pinceana</i>	-102.1988889	25.56333333
<i>pinceana</i>	-101.1191667	25.11972222
<i>pinceana</i>	-101.2938889	26.31527778
<i>pinceana</i>	-101.6075	26.49778056
<i>pinceana</i>	-102.0316667	26.67472222
<i>pinceana</i>	-103.0394556	26.68951667
<i>pinceana</i>	-103.07	26.68444444
<i>pinceana</i>	-103.0555556	26.725
<i>pinceana</i>	-102.4541667	26.79527778
<i>pinceana</i>	-102.2194444	26.98444444
<i>pinceana</i>	-103.85	27.6
<i>pinceana</i>	-102.8333333	27.66666667
<i>pinceana</i>	-102.55	27.16
<i>quadrifolia</i>	-115.2333333	30.58333333
<i>quadrifolia</i>	-115.4833333	30.75
<i>quadrifolia</i>	-115.35	30.8
<i>quadrifolia</i>	-115.6166667	30.88333333
<i>quadrifolia</i>	-115.8666667	30.96666667
<i>quadrifolia</i>	-115.6019722	30.96911111
<i>quadrifolia</i>	-115.3916667	30.98333333
<i>quadrifolia</i>	-115.45	31
<i>quadrifolia</i>	-115.4333333	31.01666667
<i>quadrifolia</i>	-115.3833333	31.16666667
<i>quadrifolia</i>	-115.6333333	31.18333333
<i>quadrifolia</i>	-115.3938333	31.20225
<i>quadrifolia</i>	-115.4666667	31.05
<i>quadrifolia</i>	-115.5	31.05

<i>quadrifolia</i>	-115.6	31.05
<i>quadrifolia</i>	-116	32.2
<i>quadrifolia</i>	-115.45	31.06666667
<i>quadrifolia</i>	-115.565132	31.069365
<i>quadrifolia</i>	-115.984582	31.74891
<i>quadrifolia</i>	-115.7666667	31.81666667
<i>quadrifolia</i>	-115.6666667	31.08333333
<i>quadrifolia</i>	-115.6333333	31.10833333
<i>quadrifolia</i>	-116.162726	32.196164
<i>quadrifolia</i>	-116.104014	32.504295
<i>quadrifolia</i>	-116.4	32.3
<i>quadrifolia</i>	-115.9166667	32.03361111
<i>quadrifolia</i>	-116.4833333	32.33333333
<i>quadrifolia</i>	-116.0666667	32.33333333
<i>quadrifolia</i>	-115.9833333	32.36666667
<i>quadrifolia</i>	-116.1166667	32.38333333
<i>quadrifolia</i>	-115.8833333	32.41666667
<i>quadrifolia</i>	-116.0333333	32.45
<i>quadrifolia</i>	-116.45	32.45
<i>quadrifolia</i>	-115.99735	32.453868
<i>quadrifolia</i>	-116.05	32.46666667
<i>quadrifolia</i>	-115.8	32.05
<i>quadrifolia</i>	-115.9	32.05
<i>quadrifolia</i>	-116.05	32.55277778
<i>quadrifolia</i>	-116.6402778	32.57222222
<i>quadrifolia</i>	-115.8666667	32.06666667
<i>quadrifolia</i>	-115.7	32.11666667
<i>quadrifolia</i>	-115.95	32.13333333
<i>remota</i>	-100.8366667	25.56166667
<i>remota</i>	-100.9166667	25.6

<i>remota</i>	-100.8038889	25.60138889
<i>remota</i>	-100.7933833	25.62796667
<i>remota</i>	-100.7158333	25.63166667
<i>remota</i>	-100.7080556	25.64916667
<i>remota</i>	-100.4833333	25.66666667
<i>remota</i>	-101.3	26.16944444
<i>remota</i>	-101.3483306	26.29611111
<i>remota</i>	-101.3297194	26.79638889
<i>remota</i>	-101.7925	26.91166667
<i>remota</i>	-101.3533333	26.93527778
<i>remota</i>	-102.2733333	27.02138889
<i>remota</i>	-101.8583333	27.21666667
<i>remota</i>	-102.4283333	27.065
<i>remota</i>	-102.4013889	27.0875
<i>remota</i>	-103.0663889	28.23694444
<i>remota</i>	-103.1572222	28.50805556
<i>remota</i>	-102.5166667	28.73333333
<i>remota</i>	-102.4722222	28.84027778
<i>remota</i>	-102.55	28.9
<i>remota</i>	-102.3355556	29.00333333
<i>remota</i>	-102.7348083	29.23227222
<i>remota</i>	-100.81575	29.74577778
<i>rzędowski</i>	-103.0016667	18.64972222
<i>rzędowski</i>	-102.9752778	18.66555556
<i>rzędowski</i>	-102.6583333	18.67666667
<i>rzędowski</i>	-102.9952778	18.67805556
<i>rzędowski</i>	-102.9719444	18.68166667
<i>rzędowski</i>	-102.98	18.68583333
<i>rzędowski</i>	-103.1666667	18.78333333
<i>rzędowski</i>	-102.9713889	18.79444444

<i>rzedowskii</i>	-102.9283333	18.81
<i>rzedowskii</i>	-102.95	18.83333333
<i>rzedowskii</i>	-102.9672222	18.83944444
<i>monophylla</i>	-114.0583333	29.29333333
<i>monophylla</i>	-115.6	31.25
<i>monophylla</i>	-114.1166667	29.31666667
<i>monophylla</i>	-114.1	29.36666667
<i>monophylla</i>	-115.1166667	30.36666667
<i>monophylla</i>	-116.0416667	32.56666667
<i>monophylla</i>	-115.3333333	30.55833333
<i>monophylla</i>	-115.35	30.8
<i>monophylla</i>	-115.3938333	31.20225
<i>monophylla</i>	-115.6	31.25
<i>monophylla</i>	-115.55	31.26666667
<i>monophylla</i>	-115.5166667	31.38333333
<i>monophylla</i>	-115.6333333	31.63333333
<i>monophylla</i>	-115.7666667	31.81666667
<i>monophylla</i>	-115.9166667	32.26666667
<i>monophylla</i>	-116	32.35
<i>monophylla</i>	-115.8833333	32.41666667
<i>monophylla</i>	-116.05	32.46666667
<i>monophylla</i>	-115.8	32.05
<i>monophylla</i>	-116.05	32.53333333
<i>monophylla</i>	-116.072074	32.518594
<i>monophylla</i>	-116	32.58333333
<i>monophylla</i>	-115.85	32.1
<i>monophylla</i>	-115.95	32.13333333
<i>edulis</i>	-112.1205556	36.055
<i>edulis</i>	-108.2394444	32.47611111
<i>edulis</i>	-109.7833333	41.01666667

<i>edulis</i>	-111.8333333	38.8666667
<i>edulis</i>	-112.15	37.55
<i>edulis</i>	-111.4166667	38.6666667
<i>edulis</i>	-110.6666667	40.0333333
<i>edulis</i>	-109.6666667	38.5166667
<i>edulis</i>	-109.2833333	38.5833333
<i>edulis</i>	-105.2666667	40.7833333
<i>edulis</i>	-108.7333333	39.15
<i>edulis</i>	-107.75	38.2
<i>edulis</i>	-107.5	38.4833333
<i>edulis</i>	-108.9333333	38
<i>edulis</i>	-104.7333333	37.95
<i>edulis</i>	-105.6333333	36.4666667
<i>edulis</i>	-107.35	32.0833333
<i>edulis</i>	-107.9	32.8166667
<i>edulis</i>	-106.6333333	36.0833333
<i>edulis</i>	-105.6833333	33.9
<i>edulis</i>	-106.5333333	34.35
<i>edulis</i>	-105.2666667	31.5666667
<i>edulis</i>	-104.85	32
<i>edulis</i>	-109.4166667	35.7
<i>edulis</i>	-110.45	34.5
<i>edulis</i>	-112.0166667	36.6666667
<i>edulis</i>	-109.3166667	33.3666667

Apéndice 2, código de R para cuadrados mínimos parciales no filogenéticos

```
#non-phylogenetic PPLS
## ppls.norm: perform non-phylogenetic partial least-squares analysis (PLS); outputs data listed by
  Rohlf.
## ppls.norm.sim: perform permutations to assess significance of PLS.

ppls.norm <- function(X,Y, mode){
  rows <- row.names(X)
  X <- X[rows,]
  Y <- Y[rows,]
  data <- as.matrix(cbind(X,Y))
  n <- nrow(data)
  m <- ncol(data)

  if(ncol(X)==1){
    xcol <- 1
    mX <- 1
  }
  else{
    mX <- ncol(X) # number of X variables
    xcol <- 1:mX
  }
  if(ncol(Y)==1){
    mY <- 1
    ycol <- mX + mY
  }
  else{
    mY <- ncol(Y) # number of Y variables
    ycol <- 1:mY + mX
  }
  xnames <- colnames(X)
  ynames <- colnames(Y)

  if(mode=="cor"){
    R.11 <- cor(X,X)
    R.12 <- cor(X,Y)
    R.21 <- cor(Y,X)
    R.22 <- cor(Y,Y)

    means <- apply(X, 2, mean)
    std <- sqrt(apply(X, 2, var))
    new <- X
    for(i in 1:ncol(new)){
      new[,i] <- (new[,i]-means[i])/std[i]
    }
    X <- new
  }
}
```



```

means <- apply(Y, 2, mean)
std <- sqrt(apply(Y, 2, var))
new <- Y
for(i in 1:ncol(new)){
  new[,i] <- (new[,i]-means[i])/std[i]
}
Y <- new
data <- cbind(X,Y)

}
else if(mode=="cov"){
  R.11 <- cov(X,X)
  R.12 <- cov(X,Y)
  R.21 <- cov(Y,X)
  R.22 <- cov(Y,Y)
}
V <- rbind(cbind(R.11, R.12), cbind(R.21, R.22))

Rv<-sum(diag(R.12**R.21))/sqrt(sum(diag(R.11**R.11))*sum(diag(R.22**R.22)))

SVD <- svd(R.12)
if(mX==1){
  F2 <- SVD$u
  F1 <- SVD$v
  rownames(F1) <- xnames
  rownames(F2) <- ynames
  colnames(F1) <- paste("dim.", 1:ncol(F1), sep="")
  colnames(F2) <- paste("dim.", 1:ncol(F2), sep="")
}
else{
  F1 <- SVD$u
  F2 <- SVD$v
  rownames(F1) <- xnames
  rownames(F2) <- ynames
  colnames(F1) <- paste("dim.", 1:ncol(F1), sep="")
  colnames(F2) <- paste("dim.", 1:ncol(F2), sep="")
}

F.block <- rbind(cbind(F1, matrix(0, nrow=nrow(F1), ncol=ncol(F2))), cbind(matrix(0,
nrow=nrow(F2), ncol=ncol(F1)), F2))

S <- diag(t(F.block) ** V ** F.block)
s <- matrix(0, length(S), length(S))
diag(s) <- S^-0.5

Rf1f2 <- s ** t(F.block) ** V ** F.block ** s

```

```

colnames(Rf1f2) <- rownames(Rf1f2) <- c(paste("F1.",colnames(F1),sep=""),
paste("F2.",colnames(F2), sep=""))

Rscores <- s %*% t(F.block) %*% V
rownames(Rscores) <- colnames(Rf1f2)

ndim <- nrow(Rf1f2)/2

cor.coefs <- diag(Rf1f2[1:ndim,((ndim+1):(ndim*2))])

dC <- matrix(0, nrow=ncol(F.block), ncol=ncol(F.block))
diag(dC) <- 1

cor.resid <- F.block %*% dC %*% Rf1f2 %*% dC %*% t(F.block)

X1 <- data[, xcol]
Y1 <- data[, ycol]
Xscores <- X1%*%F1
Yscores <- Y1%*%F2

singv <- SVD$d
overall.cov <- sum(singv*singv)/(mX*mY) # mX*mY is the max for correlations
total.cov <- (singv*singv)/sum(singv*singv)

return(list(F1=F1, F2=F2, singv=singv, overall.cov=overall.cov, total.cov=total.cov, Rv=Rv,
X.data=X1, Y.data=Y1, Xscores=Xscores, Yscores=Yscores, cor.resid=cor.resid, Rf1f2=Rf1f2,
Rscores=Rscores, cor.coefs=cor.coefs))
}

#####
ppls.sim.norm <- function(X, Y, nperm, mode){
rows <- rownames(X)
dX <- X[rows,]
dY <- Y[rows,]
rv.sim <- numeric(nperm)
cov.sim <- matrix(NA, nrow=nperm, ncol=min(ncol(X), ncol(Y)))
cor.coefs.sim <- matrix(NA, nrow=nperm, ncol=min(ncol(X), ncol(Y)))
singv.sim <- matrix(NA, nrow=nperm, ncol=min(ncol(X), ncol(Y)))
for(i in 1:nperm){
rand <- sample(1:nrow(X), nrow(X))
X <- dX[rand,]
rownames(X) <- rows
sim <- ppls.norm(X, Y, mode)
rv.sim[i] <- sim$Rv
cov.sim[i,] <- sim$total.cov
cor.coefs.sim[i,] <- sim$cor.coefs
singv.sim[i,] <- sim$singv
}
}

```

```
return(list(rv.sim=rv.sim,cov.sim=cov.sim, cor.coefs.sim=cor.coefs.sim, singv.sim=singv.sim))  
}
```

Apéndice 3, código de R para matrices de distancia

traitDistMatrix returns two matrices: 1) is a distance matrix for trait values and the other is the same matrix but scaled by branch lengths - this is similar to rate of trait change per unit branch lengths.

```
traitDistMatrix <- function(trait, phy, mode, p){
  d <- treedata(phy, trait, sort=T)
  phy <- d$phy
  trait <- d$data
  n <- nrow(trait)
  nc <- ncol(trait)
  dist.phy <- cophenetic(phy)
  if(nc==1){
    dist.morph <- matrix(NA, nrow=n, ncol=n)
    for(i in 1:n){
      for(j in 1:n){
        dist.morph[i,j] <- dist(trait[c(i,j)], method=mode, p=p)
      }
    }
  }
  else{
    dist.morph <- matrix(NA, nrow=n, ncol=n)
    for(i in 1:n){
      for(j in 1:n){
        dist.morph[i,j] <- dist(trait[c(i,j),])
      }
    }
  }
  dist.morph.phy <- dist.morph
  for(i in 1:n){
    for(j in 1:n){
      if(i==j){
        dist.morph.phy[i,j] <- 0
      }
      else{
        dist.morph.phy[i,j] <- dist.morph[i,j]/dist.phy[i,j]
      }
    }
  }
  dimnames(dist.morph) <- dimnames(dist.morph.phy) <- dimnames(dist.phy)
  return(list(dist.morph=dist.morph, dist.phy=dist.phy, dist.morph.phy=dist.morph.phy))
}
```

#####

#####

Hellinger returns Hellinger distances and inner terms for a pair of niche models. Assumes models have already been normalized to sum to 1. Stack is a raster stack object and i and j index the models for which to compute distances.

```

Hellinger <- function(stack,i,j){
  X <- stack[[i]]
  Y <- stack[[j]]
  ex <- extent(X)
  ey <- extent(Y)

  minx <- max(c(ey@xmin, ex@xmin))
  maxx <- min(c(ey@xmax, ex@xmax))
  miny <- max(c(ey@ymin, ex@ymin))
  maxy <- min(c(ey@ymax, ex@ymax))
  ext <- extent(c(minx,maxx,miny,maxy))
  X <- crop(X,ext)
  Y <- crop(Y, ext)

  x <- getValues(X)
  y <- getValues(Y)
  coords <- xyFromCell(X, 1:ncell(X))
  xy <- cbind(coords, x,y)
  nas <- which(is.na(xy[,3]))
  if(length(nas)>0){xy <- xy[-nas,]}
  nas <- which(is.na(xy[,4]))
  if(length(nas)>0){xy <- xy[-nas,]}
  x <- xy[,3]/sum(xy[,3])
  y <- xy[,4]/sum(xy[,4])
  inner <- sqrt(x)-sqrt(y)
  H <- sqrt(sum(inner^2))
  inner <- cbind(xy[,1:2], inner, inner^2)
  colnames(inner)[4] <- "inner^2"
  return(list(H=H, inner=inner))
}

##example usage
require(raster)
require(ape)
require(vegan)
require(geiger)

ALL <- stack("niche_model_files")
names(ALL) <- "species"

PHY <- read.tree("tree_file")
X <- read.csv("trait_file")

Hdist <- matrix(0, nrow=length(files), ncol=length(files))
rownames(Hdist) <- colnames(Hdist) <- species
for(i in 1:(nrow(Hdist)-1)){

```

```

for(j in (i+1):nrow(Hdist)){
  H <- Hellinger(ALL, i, j)
  Hdist[j,i] <- H$H
  Hdist[i,j] <- H$H
  #write.csv(H$inner, paste(dir, species[i], "_vs_", species[j], "_Hellinger_comparisons_", date,
  ".csv", sep=""))
  print(round(Hdist,4))
}
}

```

```

distances <- traitDistMatrix(X, PHY, mode="euclidean", p=2)
morphHellinger <- mantel(Hdist, distances$dist.morph, permutations=999)
mantelSumm <- cbind(morphHellinger$statistic, morphHellinger$signif)
colnames(mantelSumm) <- c("r", "Pvalue")

```