



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

“ESTUDIOS SOBRE EL CONSERVADURISMO
DEL NICHU ECOLÓGICO EN ESPECIES
MEXICANAS DE *Dioscorea*
(DIOSCOREACEAE)”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

PRESENTA

SILVA-GALICIA ANA LAURA

DIRECTOR DE TESIS

DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS



Tlalnepantla, Estado de México

2011



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.

*Es maravilloso saber que
a pesar del caos, hay
ciertas cosas en esta vida
que tienen un tiempo y
espacio específicos*

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Oswaldo Téllez Valdés por todo el conocimiento, el apoyo, la comprensión, los consejos y principalmente por su amistad... (¡¡Al fin, no más dudas!!).

Al comité sinodal integrado por el Dr. Oswaldo Téllez Valdés, Dra. Tania Escalante Espinosa, Dra. Verónica Farías González, Dr. Enrique Martínez Meyer y Dra. Gloria Luz Portales Betancourt; por sus valiosos comentarios que enriquecieron este trabajo.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) con clave IN 225010 por la beca otorgada para la conclusión de estudios y la realización de la tesis.

A mí mamá, papá, hermanos y toda mi familia, especialmente a mi abuelita; pues a pesar de que han pasado poco más de cuatro años, gracias a su apoyo y aliento es que sigo acá. Gracias por confiar en mí.

A Raúl, por la comprensión, la gran paciencia y el cariño incondicional que me ha tenido. También agradezco enormemente a su familia, porque me han tratado como si fuera parte de ella.

A todos mis amigos: a los de aquí y los de allá... a los de hoy y a los de siempre. Los de la prepa, de la carrera y los integrantes del laboratorio de Recursos Naturales. Mil gracias por su apoyo, amistad, consejos y porque gran parte de lo que soy es por ustedes.

Y a todos por los que por razón de espacio no incluyo pero que aportaron a mi formación, como estudiante y como persona.

DEDICATORIAS

A mi familia, por su apoyo no solo durante la realización de esta tesis, sino a lo largo de toda la carrera, por ser mi soporte y mi fuerza, por siempre alentarme ya fuera con un consejo, un regaño o simplemente una broma. Especialmente a mi mamá, porque este trabajo es un esfuerzo tanto mío como de ella y porque es una mínima parte de la gran deuda que le tengo.

A Raúl, simplemente por ser como es, dándole un nuevo sentido a la frase *En las buenas y las malas*, por ayudarme a crecer como estudiante, compañera y como ser humano; por enseñarme tantas cosas y por darme el privilegio de mostrarle otras. Porque a pesar de haber visto mis peores momentos, decidió quedarse y acompañarme...e incluso sufrir conmigo. En fin, por todo lo que hemos pasado y por lo que vamos a pasar.

Para mis amigos de la prepa, por soportar a la que siempre se quejaba y a la que aún así querían... porque a pesar de la distancia, en esencia, seguimos siendo los mismos. A mis compañeros y amigos de la carrera, por aprender, disfrutar y vivir tantas cosas juntos, por dejarme aprender de ustedes y por principalmente por soportarme!! A mi equipo de siempre: quiénes éramos y quienes ahora somos, pues tuvimos que perdernos para volvernos a encontrar y a pesar de todo, aún seguimos aquí y porque luego de todo lo vivido nos hemos convertido en una familia. A todos los del laboratorio, pues me apoyaron muchísimo y en todos los aspectos, además de haberme brindado su amistad y su confianza.

ÍNDICE

1	INTRODUCCIÓN	1
1.1	Nicho ecológico y conservadurismo: conceptos y aplicaciones	1
1.2	Aproximaciones para el estudio del nicho ecológico	6
1.3	Breve historia, tendencias morfológicas y distribución de <i>Dioscorea</i> en México	8
2	ANTECEDENTES	11
3	OBJETIVOS.....	15
4	METODOLOGÍA.....	16
4.1	Selección de especies e integración de la base de datos.....	16
4.2	Perfil bioclimático	17
4.3	Ordenación del ambiente	19
4.4	Distribución potencial	19
4.5	Comparación de nichos.....	21
4.6	Análisis de los patrones de distribución geográfica.....	23
5	RESULTADOS	25
5.1	Base de datos	25
5.2	Perfiles bioclimáticos	25
5.3	Ordenación del ambiente.....	32
5.4	Distribución potencial	36
5.5	Comparación de nichos.....	40
5.6	Análisis de los patrones de distribución geográfica.....	43
6	DISCUSIÓN	47
7	CONCLUSIONES.....	58
8	PERSPECTIVAS.....	59
	Referencias	60

RESUMEN

El conservadurismo del nicho ecológico es definido como la tendencia de las especies a mantener las características ecológicas ancestrales, mientras algunos trabajos lo apoyan otras evidencias sustentan lo contrario. El presente trabajo tuvo como objetivo principal probar esta hipótesis con algunas especies de *Dioscorea* (Dioscoreaceae).

Se seleccionaron cinco especies mexicanas de la sección *Apodostemon* y se analizaron tanto sus perfiles climáticos como su distribución potencial. Para proveer un marco más amplio de comparación, los nichos de las especies mexicanas fueron contrastados con el de una especie de América del Sur que se desarrolla en ambientes similares a los que pudieron haber habitado especies ancestrales.

Los perfiles ambientales fueron comparados para buscar diferencias significativas entre especies. Se realizó también un análisis de componentes principales (PCA) para conocer los parámetros climáticos que más influyen en la distribución de las especies así como para saber la manera en que se ordena el ambiente en relación a la distribución de las especies. Se compararon los nichos climáticos obtenidos con base en la distribución potencial de cada especie para saber si éstos eran similares. Finalmente se analizaron los patrones de distribución geográfica con la finalidad de encontrar relaciones de las áreas donde se distribuyen algunas especies de esta sección.

Los perfiles ambientales así como su ordenación evidencian que algunas especies son estadísticamente distintas a sus congéneres en al menos un parámetro climático. Así mismo, la comparación de nichos muestra que ninguno es idéntico a otro. Los patrones de distribución geográfica sugieren que la distribución de los taxones corresponde a unidades geográficas con una historia geológica distinta.

Los resultados indican que evidentemente hay evolución en ciertos parámetros climáticos, en tanto que otros se encuentran relativamente conservados. Algunos autores sugieren que bajo ciertas escalas, el conservadurismo del nicho puede ser un patrón evidente, mientras que la evolución de los parámetros puede estar ocurriendo a otros niveles.

Palabras clave: *Dioscorea*, conservadurismo del nicho, evolución del nicho, parámetros climáticos, distribución geográfica

1 INTRODUCCIÓN

1.1 Nicho ecológico y conservadurismo: conceptos y aplicaciones

La noción de nicho ecológico es un concepto central en ecología (Wiens & Graham, 2005) y a lo largo del tiempo ha sido redefinido en diversas ocasiones, por lo que aún se considera un concepto ambiguo (Pianka, 1974). En un sentido más amplio, la ecología como ciencia puede considerarse el estudio de los nichos pues integra tanto la visión de la ecología de poblaciones, la de comunidades, la de ecosistemas e incluso la ecología evolutiva (Pianka, 1978 en Díaz, 2006).

El término fue introducido por Grinnell en diversos escritos publicados entre 1917 y 1928 (Pianka, 1974; Wiens & Graham, 2005) y se enfocaba en el papel funcional y la posición de un organismo en la comunidad, incluyendo además características del ambiente físico. Posteriormente, Elton, hacia los años 20 del siglo pasado, definió al nicho de un animal como “su lugar en el ambiente biótico, sus relaciones tróficas y sus enemigos” por lo que se infería que el nicho estaba delimitado por los hábitos alimentarios y la talla del individuo. Clarke, a mediados del siglo XX, fue el primero en diferenciar entre nicho funcional y nicho territorio (*place niche*), siendo el primero de ellos “llenado” por unas pocas especies en diferentes regiones geográficas; idea de la que posteriormente surgiría el concepto de equivalentes ecológicos (Pianka, 1974).

Sin embargo, una de las definiciones de mayor influencia y más aceptadas es la de Hutchinson, propuesta en 1957, y que describe al nicho como el *rango total de condiciones bajo las cuales el individuo (o la población) vive y se reemplaza a sí mismo*; lo enfatiza tanto como un lugar en el espacio (hábitat) como los diversos comportamientos desarrollados, introduciendo así las bases para el modelo del hipervolumen. Dicho modelo establece que el total de las características que influyen en el establecimiento y permanencia de un

individuo se agrupan en un conjunto de ejes conformando un espacio con un número n de dimensiones. Finalmente, Hutchinson también distingue entre el nicho fundamental o potencial y el realizado; el primero de ellos se refiere a todas aquellas condiciones potencialmente propicias para el individuo; sin embargo, debido a algunas relaciones como la competencia o la depredación, muchos de estos sitios no son ocupados, conformándose de esta manera el nicho realizado (Pianka, 1974).

Posterior a la definición propuesta por Hutchinson han surgido otras tantas, aun así, esta sigue siendo la más aceptada (Wiens & Graham, 2005). A pesar de ello, se le ha integrado la perspectiva de la movilidad de las poblaciones, como la dispersión o la migración (Soberón & Peterson, 2005).

Con un sentido más aplicado dentro de la ecología, la idea del nicho ha servido para intentar explicar porqué algunas especies tienen una distribución geográfica amplia mientras que otras tienen distribuciones geográficas más estrechas, relacionándolo en primera instancia con los factores ambientales, pues son estos los que determinan en gran medida la distribución geográfica, la abundancia y demás patrones de una población (Hadly *et al.*, 2009). Sin embargo, en años recientes, el concepto se ha desarrollado más en áreas como la biología de la conservación o la evolución (Wiens & Donoghue, 2004; Wiens & Graham, 2005).

En relación al aspecto evolutivo, ha surgido el uso de un nuevo concepto denominado conservadurismo del nicho ecológico (Wiens, 2004; Wiens & Donoghue, 2004; Losos, 2008; Wiens *et al.*, 2010). La palabra “conservadurismo” proviene del término inglés *conservatism*, que hace referencia a la característica de ser renuente a los cambios (Cambridge, 2010). De acuerdo a Wiens *et al.* (2010) Harvey & Pagel acuñaron este término en 1991. Posteriormente, Ricklefs & Latham (1992) lo ejemplificaron, argumentando que herbáceas perianuales encontradas en América del Norte pero de ancestros asiáticos “evolucionaron en asociación al hábitat de bosque templado y no lo han abandonado”.

Recientemente, Wiens & Graham (2005) han definido al conservadurismo del nicho como “la tendencia de las especies a mantener sus características ecológicas ancestrales”.

La teoría del conservadurismo del nicho propone que éste es el responsable de la interrupción del flujo génico entre poblaciones separadas por un evento de vicarianza, logrando el aislamiento para una probable especiación. El mecanismo se puede resumir de la siguiente manera: una población es separada por una barrera geográfica -una montaña, un valle, cuerpo de agua, etc.- y debido a que esa barrera tiene condiciones ecológicas (abióticas y/o bióticas) diferentes a aquellas donde se desarrolla la especie, ésta no puede cruzarlas pues su nicho ecológico “la obliga” a permanecer en las condiciones “propicias”. Si el conservadurismo del nicho no se presentara, los individuos cruzarían la barrera y mantendrían el flujo genético de sus poblaciones, por lo que no se cumpliría el primer supuesto necesario para la especiación: el aislamiento (Wiens, 2004).

De manera general, Wiens (2004) argumenta que existen cuatro procesos que mantienen el nicho ancestral y limitan la adaptación ante nuevos ambientes: 1) falta de variabilidad, 2) selección natural, 3) efectos pleiotrópicos y 4) flujo génico. El primero involucra *per se* que no existe la suficiente plasticidad génica dentro de la población que “genere” loci alternativos. El segundo proceso implica que si las actuales tolerancias y/o caracteres mantienen una aptitud (fitness) elevada de la población, un cambio de ellas probablemente reducirá dicha aptitud por lo que los individuos que lo presenten no serán favorecidos por selección natural. El pleiotropismo se refiere al hecho de que un solo gen influye en más de una estructura o función, por lo que una mutación en un gen pleiotrópico puede favorecer un aspecto pero afectar en otro (aunque no es regla general) como ejemplo está *Drosophila serrata*, cuya evolución en el incremento de la tolerancia al frío está asociado con el decremento en la fecundidad, lo que limita su dispersión (Jenkins &

Hoffman, 1999 en Wiens, 2004). Por último, el flujo génico, que será mayor en aquellas regiones donde se presenten las condiciones óptimas que en aquellas donde las condiciones se encuentren fuera de estos rangos, por lo que la adaptación local se verá comprometida.

Desde la aparición de esta hipótesis han surgido diversos trabajos, y mientras unos la apoyan (Ricklefs & Latham, 1992; Peterson *et al.*, 1999) otros la rechazan (Graham *et al.*, 2004; Losos *et al.*, 2003; Nakazato *et al.*, 2010). Probablemente esta controversia surgió debido a que hasta hace unos años no existía una medida que determinara si un nicho estaba o no conservado; por ello, algunos autores se limitaban a definir sus propios criterios; por ejemplo, Peterson *et al.* (1999) consideraban la *similitud entre nichos* al evaluar el grado de predicción de ocurrencia de una especie con respecto a la distribución de su especie hermana. Graham *et al.* (2004) consideraron la *equivalencia entre nichos* como una manera de saber si dos nichos eran distinguibles o no. A partir de estas apreciaciones, Warren *et al.* (2008) señalan que dichas características pueden considerarse como dos situaciones opuestas pero graduales, por un lado una distribución por encima de la mínima probabilidad y por otro, nichos idénticos e indistinguibles.

Sin embargo, más allá del debate y tal como lo refieren Wiens & Graham (2005), el estudio del conservadurismo -o no conservadurismo- no es algo tan relevante, como pudiera serlo su determinación para usarla como punto de referencia en la resolución de interrogantes relacionadas con otras disciplinas del conocimiento. Esto ha llevado al hecho de que cada vez más autores utilicen conjuntamente técnicas de biogeografía histórica, de ecología e incluso de biología molecular para intentar dar respuestas más certeras a los procesos y eventos de diversificación y especiación.

Wiens & Donoghue (2004) intentando retomar esta visión integral, ejemplifican el estudio de los patrones generales de diversidad y riqueza de especies. Es innegable que la distribución local de las especies está influenciada

por procesos ecológicos, es decir, tanto bióticos como abióticos; sin embargo, ¿cómo o cuáles son los procesos que originan los patrones de distribución a gran escala o biogeográficos? En gran medida también lo son los procesos ecológicos; en otras palabras, el entendimiento de los patrones de distribución a gran escala de cierto clado, se relaciona con la comprensión del porqué éste se ha dispersado hacia unos sitios y a otros no. Es aquí donde el conservadurismo del nicho brinda una respuesta, pues mediante su estudio se pueden determinar, basadas en la relación con especies emparentadas, las condiciones ambientales que un clado puede tolerar y por tanto las áreas potenciales de dispersión o las que actúan como barreras geográficas (Fig. 1).

Como este hay muchos otros ejemplos donde se integran distintas áreas del conocimiento en el marco del estudio del conservadurismo del nicho: la especiación, la distribución geográfica de las especies (Graham *et al.*, 2004), la riqueza de especies (Wiens & Donoghue, 2004), el proceso de ensamblaje comunitario o la evolución adaptativa (Ackerly, 2003; Walls, 2009), la delimitación de especies de identidad taxonómica irresuelta, las especies invasivas o la respuesta ante el cambio climático (Wiens & Graham, 2005), por señalar algunas.

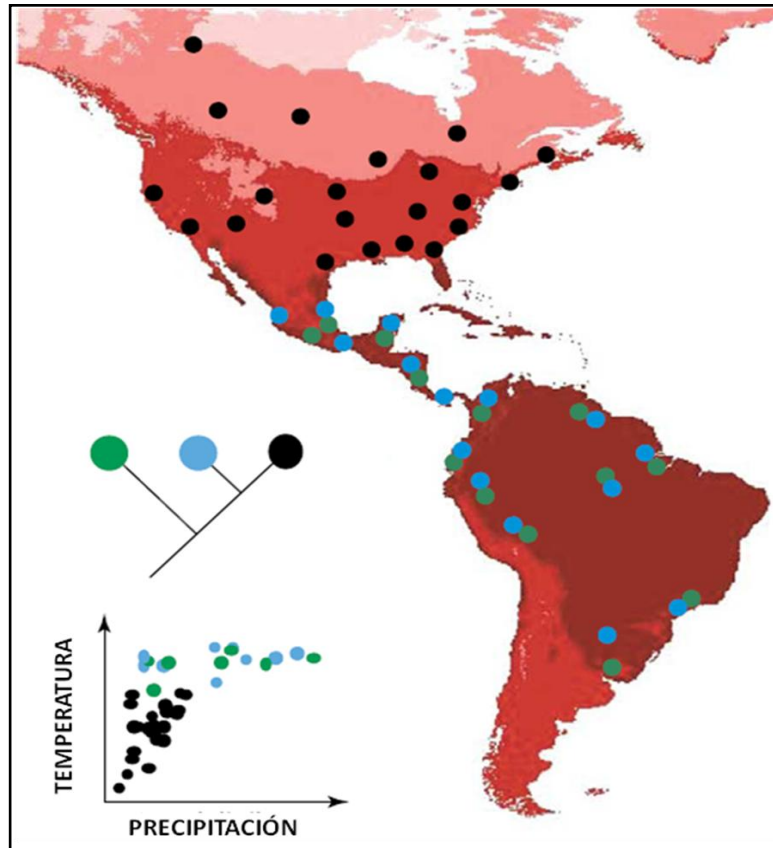


Figura 1. Ejemplo hipotético ilustrando un caso de conservadurismo y otro de evolución del nicho. Cada círculo de diferente color simboliza una especie de cierto clado monofilético. Las áreas rojas de mayor tonalidad indican altas temperaturas. Dos de los taxones (azul y verde) muestran conservadurismo del nicho por lo que están confinados a zonas tropicales y no han invadido regiones de climas templados a pesar de la relativa cercanía geográfica (se asume que esta limitante no es debida a procesos bióticos como la competencia). El tercer taxón, representado por los puntos negros muestra evolución en su nicho por lo que ha invadido regiones templadas y no se encuentra en zonas de climas tropicales (tomado de Wiens & Donoghue, 2004).

1.2 Aproximaciones para el estudio del nicho ecológico

Es importante aclarar que la gran mayoría de los estudios actuales sobre el nicho y lo relativo al conservadurismo se abordan en el aspecto climático, es decir a lo concerniente a la distribución geográfica y recientemente a caracteres fisiológicos involucrados; esto debido a que aún es difícil cuantificar las relaciones bióticas, como la dieta, la depredación o el comportamiento. Autores como Walls (2009) o Kamilar & Muldoon (2010) utilizan el término *nicho climático* en vez de *nicho ecológico*; sin embargo y habiendo hecho la distinción, el presente trabajo considerará ambos términos como sinónimos.

Para abordar el estudio de los nichos ecológicos es necesario cuantificarlos por medio de la elaboración de modelos, que por definición son una simplificación de la realidad. Este proceso parte de la premisa según la cual el clima es un factor importante en la distribución de las especies (Lindernmayer *et al.*, 1991 en Villaseñor & Téllez-Valdés, 2004). El modelado requiere tener una base de datos con valores climatológicos de una región determinada así como un conocimiento básico sobre la distribución del taxón (Villaseñor & Téllez-Valdés, 2004).

A finales del siglo XX comenzaron a desarrollarse programas computacionales que permitieron el cálculo más exacto de los parámetros ambientales (Téllez-Valdés *et al.*, 2011), lo que permitió la reproducción más aproximada de la posible distribución geográfica. Estos métodos generan modelos bioclimáticos a partir de la combinación de información de coberturas climáticas y registros de las ocurrencias espaciales de las especies (Ponder *et al.*, 2001; Stockwell & Peterson, 2002, ambos en Phillips *et al.*, 2004).

El proceso se realiza mediante la superposición de mapas o capas de información: la capa base son coberturas climáticas para cada uno de los parámetros analizados, la segunda capa a integrar es la base de datos de la ocurrencia geográfica de las especies. El programa sintetiza la información y realiza un aprendizaje (*learning*) para hallar los parámetros climáticos relacionados a las localidades donde la especie ha sido registrada; a partir de esto, determina teóricamente los límites máximos y mínimos probables de la distribución del taxón, lo que se conoce como perfil bioclimático.

A partir de dichos modelos climáticos se puede proyectar la distribución potencial, que es la distribución obtenida mediante el principio de homoclima, es decir, la correlación de los valores climáticos obtenidos en sitios donde se presenta la especie con aquellos en donde no se tienen reportes pero presentan características climáticas similares para que la especie prospere; en resumen, se

realiza una extrapolación de la distribución que está referenciada (Philips *et al.*, 2006).

El estudio de los modelos de nicho trajo consigo la duda de si las especies conservan o no sus características ambientales luego de la divergencia (Peterson *et al.*, 1999). De este debate surgieron diferentes formas de comparar los nichos: Peterson *et al.* (1999) comparan estadísticamente el grado de predicción que presentaba un modelo con respecto al de su especie hermana y viceversa; Rissler & Apodaca (2007) al igual que Kamilar & Muldoon (2010) analizan la superposición de los registros en espacio ambiental mediante un análisis de componentes principales; Warren *et al.* (2008) desarrollan un algoritmo que compara la similitud y la equivalencia entre nichos a partir de modelos de distribución potencial; Walls (2009) utiliza también un programa que se basa en el análisis de máxima probabilidad para saber a cuál de tres modelos ajusta mejor el conjunto de datos (modelo *white noise*, modelo browniano o modelo Ornstein-Uhlenbeck) y a partir de ello basar sus conclusiones; finalmente, Nakazato *et al.* (2010) calculan la superposición basados en el mapa de distribución potencial a partir del número de píxeles con presencia para ambas especies dividido entre el número de píxeles de la especie de distribución más restringida. Como se aprecia, las metodologías de comparación aún son muy variadas, y como lo señalan Warren *et al.* (2008), el conflicto deriva de cómo dicha similitud es medida y cómo se esté probando la hipótesis nula.

1.3 Breve historia, tendencias morfológicas y distribución de *Dioscorea* en México

El género *Dioscorea* está compuesto por alrededor de 450 especies (Govaerts *et al.*, 2007) que se agrupan en cuatro subgéneros, dos de estos representados exclusivamente en América: *Helmia*, dividida en 25-30 secciones y *Dioscorea*, con 45-50 secciones y dentro de las que se encuentra *Apodostemon*. La distribución del género es principalmente pantropical, aunque algunas de sus especies se

distribuyen en Europa y Estados Unidos (Téllez-Valdés & Geeta, 2007). Su antigüedad se revela en el hecho de que Mignouna *et al.* (2009) las consideran la unión entre las verdaderas dicotiledóneas y las monocotiledoneas.

El género tiene sus orígenes en Asia pero a lo largo de su historia su rango de distribución alcanzó lo que ahora son los continentes europeos y africanos (Mignouna *et al.*, 2009); sin embargo el género presenta otros eventos de dispersión a lo largo de su historia evolutiva. Previo a la apertura del Atlántico, probablemente las especies se distribuyeron en las masas continentales que ahora pertenecen a África y América y posterior a la formación de este océano, las especies de América siguieron una evolución completamente independiente de las africanas (Burkill, 1960; Raven & Axelrod, 1974). Dentro de las evidencias que respaldan la afirmación anterior se encuentran la falta de especies o secciones en común, cambios considerables en su morfología e incluso características citogenéticas. Al respecto, las especies americanas perdieron un cromosoma por aneuploidía, quedando con número cromosómico múltiplo de 9, mientras que las especies del Viejo Mundo muestran números cromosómicos múltiplos de 10 y 12 (Burkill, 1960).

Hasta hace poco había controversia en la ubicación taxonómica dentro este género, pues no existían suficientes estudios y claves artificiales que los sustentaran; a pesar de esto, la delimitación a nivel de sección, que se realiza en base a criterios morfológicos y geográficos, se considera consistente, a excepción de algunos grupos (Téllez-Valdés & Geeta, 2007).

Una sección bien delimitada es *Apodostemon*, que es endémica de América y con alrededor de 11 especies distribuidas en México y Centroamérica y 7 en América del Sur (Téllez-Valdés & Geeta, 2007). Las características distintivas de las especies de esta sección son sus semillas periféricamente aladas, flores con seis estambres y los tépalos libres, los estilos umbraculados, crenados o festoneados y ornamentación estriada del polen (Téllez-Valdés & Geeta, 2007). Sin embargo, estas características no muestran tendencia clara

para distinguir la divergencia de cada especie dentro de la misma sección, por lo que se deben tomar en cuenta más caracteres para su delimitación.

Respecto a la distribución de la sección en México, ciertas especies se pueden encontrar en climas cálidos húmedos o subhúmedos típicos de los estados del Sureste; otras se encuentran en climas más templados pero igualmente húmedos, característicos de las principales cadenas montañosas; incluso, algunas se distribuyen hacia regiones más secas, como algunas zonas de la costa del Pacífico (Téllez-Valdés & Geeta, 2007).

2 ANTECEDENTES

Wiens *et al.* (2010) señalan que Harvey & Pagel introdujeron la idea del conservadurismo del nicho, sin embargo, Peterson *et al.* (1999) fueron los primeros en darle un sentido más comparativo al contrastar la distribución potencial de especies hermanas de aves, mamíferos y lepidópteros de ambos lados del Istmo de Tehuantepec basándose en modelos de nicho climático. Su conclusión fue que los nichos estaban altamente conservados puesto que predecían con cierta exactitud la distribución de su especie hermana. Dicho trabajo se considera uno de los más importantes pues promovió el análisis de diversos casos y generó el actual debate sobre el conservadurismo (Wiens & Graham, 2005).

Posteriormente el estudio en este campo se diversificó: fueron empleadas diversas metodologías de comparación (ver apartado 1.2); se utilizaron distintos grupos taxonómicos: lagartos del género *Anolis* (Losos *et al.*, 2003; Knouft *et al.*, 2006); ranas dendrobátidas (Graham *et al.*, 2004), lémures (Kamilar & Muldoon, 2010), tomates silvestres del género *Solanum* (Nakazato *et al.*, 2010) y otros más; la escala filogenética varió (Cavender-Bares *et al.*, 2006). Sin embargo, el objetivo principal de todos ellos giraba en torno a saber si los nichos estaban o no conservados sin resaltar la importancia que ello implica, por esto, como ya fue mencionado, Wiens & Donoghue (2004) y Wiens & Graham (2005) han propuesto que el estudio del conservadurismo del nicho sea una herramienta complementaria para la resolución de diversas cuestiones de ámbitos ecológicos, biogeográficos y evolutivos.

En relación al género *Dioscorea*, la gran mayoría de los trabajos han sido abordados desde el aspecto taxonómico: Burkill (1960) fue el primero en estudiar exhaustivamente numerosas especies de la familia Dioscoreaceae, haciendo aportaciones importantes a su taxonomía, basadas en una evaluación detallada de la morfología, su distribución geográfica así como sus historias de

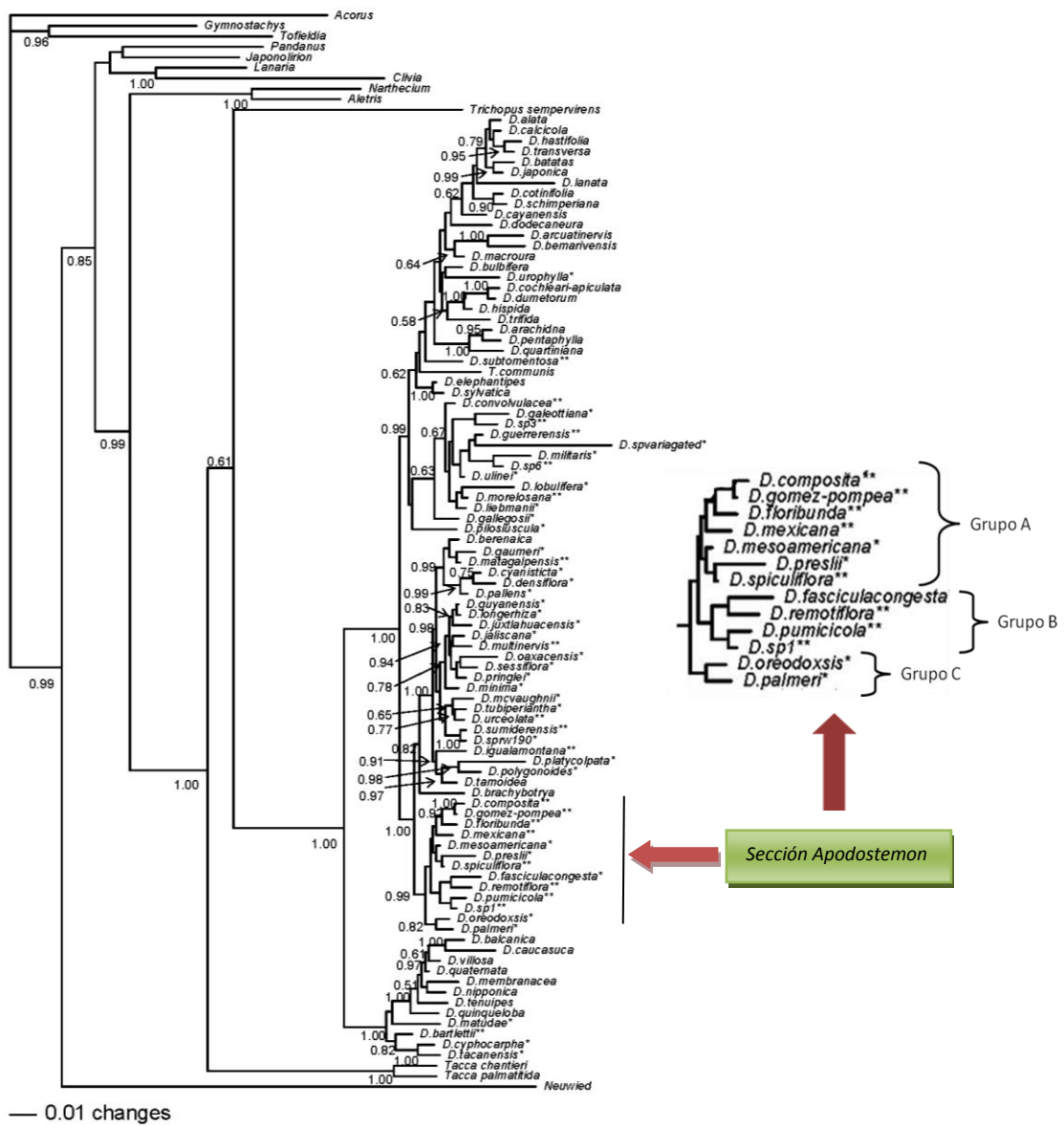
vida; además, relacionó los datos encontrados hasta ese tiempo con aspectos evolutivos del grupo.

Téllez-Valdés & Schubert (1996) estudiaron las especies distribuidas en el Sur de México y Centroamérica, dentro de las cuales se consideran varias especies de la sección *Apodostemon*. Más recientemente, Téllez-Valdés & Geeta (2007) produjeron la sinopsis taxonómica de esta sección, en la que incluyeron la descripción sinóptica y geográfica de las 18 especies reconocidas para el grupo, así como las posibles relaciones entre ellas y finalmente, una clave artificial para su determinación.

Schols *et al.* (2005) construyeron una filogenia basada en el análisis palinológico de especies de distintas secciones, registrando variaciones cualitativas y cuantitativas en el tamaño de polen, el patrón de ornamentación, el número de aperturas, entre otras, lo que consideraron evidencia de la evolución en el grupo. Recientemente y quizá el único trabajo relacionado al conservadurismo del nicho ecológico en *Dioscorea* es la extensa disertación de Walls (2009), quien elaboró el perfil bioclimático de 48 especies mexicanas a partir de la temperatura promedio anual, la precipitación anual, la isothermalidad y la altitud. Analizó las relaciones entre caracteres morfofisiológicos de las hojas como al área de la lámina, la forma, la densidad estomática, la eficiencia del uso de agua, la conductancia y la tasa fotosintética máxima, entre otros, bajo la influencia de los diversos ambientes en los cuales actualmente se encuentran. Conjuntando todos estos datos evaluó si existía conservación a través del tiempo de los caracteres morfofuncionales y del nicho climático a nivel filogenético y si éstos estaban o no relacionados al entorno en los que se desarrollaban. Además de esto, con base en un estudio de filogenia molecular, esclareció las relaciones de parentesco entre especies tanto mexicanas, sudamericanas, norteamericanas como europeas; asimismo, demostró que la sección *Apodostemon* es un grupo monofilético (Fig. 2).

Respecto a lo cual se incorporan algunas especies que no fueron incluidas por Téllez-Valdés & Geeta (2007) y se excluyen otras.

Por todo lo anterior, las hipótesis de trabajo son: 1) que algunas especies de la sección *Apodostemon* probablemente han diversificado su nicho ecológico, pues se les encuentra en unidades naturales muy distintas del país y 2) que la diferenciación puede apreciarse en perfiles ambientales contrastantes.



3 OBJETIVOS

General

Determinar, en base al análisis de tolerancias climáticas y distribución geográfica, si algunas especies mexicanas de la sección *Apodostemon* (*Dioscorea*; Dioscoreaceae) han diferenciado su nicho ecológico

Particulares

- › Obtener y comparar los perfiles ambientales de algunas especies mexicanas de *Dioscorea* para saber si hay cambios en sus tolerancias climáticas y de ser así, conocer en cuál o cuáles parámetros ha ocurrido esta divergencia
- › Esquematizar la diversidad de los nichos climáticos de las especies mexicanas de *Dioscorea* mediante un análisis de ordenación de las variables ambientales obtenidas con base en la distribución conocida
- › Proyectar la distribución potencial de cada especie para conocer las posibles zonas donde éstas pudieran estar habitando y contrastarlo con la distribución reportada
- › Comparar los modelos de distribución potencial de las especies estudiadas para determinar el grado de semejanza que éstos presentan
- › Analizar los patrones de distribución geográfica de las especies estudiadas de *Dioscorea* para establecer la relación que guardan entre sí las áreas donde éstas se encuentran

4 METODOLOGÍA

4.1 Selección de especies e integración de la base de datos

Se seleccionaron cinco especies pertenecientes a la sección *Apodostemon* basados en las propuestas de Téllez-Valdés & Geeta (2007) y Walls (2009), quienes estudiaron la taxonomía y filogenia molecular, respectivamente; los primeros abordaron criterios de taxonomía clásica mientras que el segundo realizó la filogenia basándose en el análisis de secuencias de ADN de cloroplasto de diversas especies, tanto mexicanas como del resto del mundo. Las especies fueron seleccionadas debido a que están cercanamente emparentadas, pues se sabe que pertenecen a un clado monofilético, y además porque presentan tolerancias climáticas y de distribución geográfica contrastantes (Téllez-Valdés & Geeta, 2007).

Las especies seleccionadas fueron: *Dioscorea fasciculocongesta* (Sosa & B.G. Schub.) O. Téllez, endémica de bosques mesófilos de montaña de Puebla y Veracruz; *D. gomez-pompae* O. Téllez, característica de selvas medianas y bajas de la vertiente del Pacífico en Chiapas y Guatemala; *D. mexicana* Scheidw, que presenta amplia distribución, encontrándose desde selvas altas perennifolias hasta bosques templados pasando por bosques mesófilos; *D. palmeri* R. Knuth, endémica de selvas bajas caducifolias de Jalisco, Nayarit y Colima y *D. spiculiflora* Hemsl, que se encuentra desde la península de Yucatán hasta San Luis Potosí cubriendo la vertiente del Golfo y habitando selvas altas perennifolias, subperennifolias y medianas, así como vegetación riparia.

La base de datos incluyó los nombres de las especies, las coordenadas geográficas (longitud, latitud), así como la altitud de las localidades donde fueron registradas. La información fue tomada de la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB) de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) que a su vez integra la base de datos de distintos herbarios tanto nacionales como internacionales; para este caso las colecciones consultadas pertenecían a los herbarios MEXU, IE-

XAL, ENCB-IPN, UAM-I y CICY además de una base de datos estructurada por Téllez-Valdés (2009). La lista fue depurada para eliminar registros repetidos, erróneos y confusos; para aquellas referencias que cuentan únicamente con descripciones geográficas fue necesario georreferenciar el sitio con ayuda del programa Google Earth para Windows.

Para realizar la comparación de los nichos de las cinco especies mexicanas se eligió a *D. cuspidata* H. et B. ex Willd (sec. *Apodostemon*) endémica de la selva amazónica. Para su elección se consideró que perteneciera a la misma sección, que habitara en regiones climáticas consideradas como ancestrales (i.e. selvas altas de latitudes más tropicales) de acuerdo con la propuesta de Burkill (1960) y por último que contara con un número suficiente de registros para la obtención de un modelo de distribución confiable. La base de datos se integró con registros en línea del Jardín botánico de Missouri (<http://www.tropicos.org>, 2010). Dicha información fue utilizada para generar tanto el perfil como los modelos de distribución potencial y las comparaciones entre especies.

4.2 Perfil bioclimático

El perfil bioclimático se obtuvo con el programa BIOCLIM 5.1 (Nix, 1986 en Villaseñor & Téllez-Valdés, 2004), que correlaciona los puntos de registro (coordenadas) y la elevación de donde fue colectado cada individuo con un conjunto de capas de información bioclimática de 19 parámetros (Téllez-Valdés *et al.*, 2011; Cuadro 1), generando un perfil que muestra las condiciones climáticas de dichos sitios (Nix, 1986 y Lindermayer *et al.*, 1991 en Villaseñor & Téllez-Valdés, 2004). Estas coberturas digitales fueron interpoladas a partir de los datos promedio mensuales registrados en 6,200 estaciones meteorológicas ubicadas desde el Sur de EUA hasta Centroamérica. La resolución espacial es de aproximadamente 1 km² (Téllez-Valdés *et al.*, 2011).

Cuadro 1. Parámetros climáticos

1. Temperatura promedio anual (C°)
2. Oscilación diurna de la temperatura (C°)
3. Isothermalidad (C°) (cociente entre parámetros 2 y 7)
4. Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación, en %)
5. Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (C°)
6. Temperatura mínima promedio del periodo más frío (C°)
7. Oscilación anual de la temperatura (C°) (coeficiente entre parámetro 5 y 6)
8. Temperatura promedio del trimestre más lluvioso (C°)
9. Temperatura promedio del trimestre más seco (C°)
10. Temperatura promedio del trimestre más cálido(C°)
11. Temperatura promedio del trimestre más frío (C°)
12. Precipitación anual (mm)
13. Precipitación del periodo más lluvioso (mm)
14. Precipitación del periodo más seco (mm)
15. Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación, en %)
16. Precipitación del trimestre más lluvioso (mm)
17. Precipitación del trimestre más seco (mm)
18. Precipitación del trimestre más cálido (mm)
19. Precipitación del trimestre más frío (mm)

Para evitar problemas de colinealidad entre las variables analizadas, situación que en ocasiones genera resultados erróneos como el sobreajuste del modelo y la dificultad en la interpretación de los resultados (Benito & Peñas, 2007; Rissler & Apodaca, 2007; Kamilar & Muldoon, 2010), se realizó un análisis de correlación de Pearson para determinar cuáles de estas variables presentaban tal efecto.

Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de un factor para saber si el efecto de las variables seleccionadas era significativamente distinto sobre las especies y a aquellas que mostraron resultados positivos ($p < 0.01$) se les aplicó

una prueba de diferencias mínimas significativas (LSD, por sus siglas en inglés) para conocer cuáles pares de especies presentaban tal diferencia.

4.3 Ordenación del ambiente

Para evaluar la influencia general que las variables climáticas presentan sobre el conjunto de especies se revisaron los datos ambientales por medio de un PCA (análisis de componentes principales, por sus siglas en inglés) con ayuda del programa Multivariate Statistical Package (MVSP 3.1). En éste se introdujeron los valores climáticos variables observados, es decir, los obtenidos de BIOCLIM para cada punto georreferenciado y se transformaron a log base 10.

4.4 Distribución potencial

Los modelos de distribución potencial fueron generados con el programa MaxEnt 3.3.1 (Maximum Entropy species distribution modeling; Phillips *et al.*, 2004). MaxEnt ha probado ser el algoritmo más robusto, confiable, de uso fácil y computacionalmente eficiente al ser comparado con otros algoritmos comúnmente empleados como BIOCLIM, GARP, ENFA o Domain (Phillips *et al.*, 2004; Benito & Peñas, 2007; Elith *et al.*, 2006).

MaxEnt trabaja bajo el principio probabilístico de máxima entropía, lo que significa que el modelo creado tiende a aproximarse a la uniformidad, encontrando la máxima probabilidad de Gibbs (Phillips *et al.*, 2004). De manera simplificada, MaxEnt considera que en un área determinada (X , que para estos casos se considera finita pues representa al espacio para el cual se cuenta con información) una especie p se encuentra con una distribución π , la finalidad del programa es construir un modelo $\tilde{\pi}$ con el cual intenta acercarse a la distribución real (π); el programa se basa en puntos u ocurrencias de dicha especie ($x_1 \dots x_m$) para realizar el entrenamiento; esto es importante, pues MaxEnt trabaja con georreferencias de presencia y no de presencia-ausencia, como lo hacen otros programas (Phillips *et al.*, 2006).

Los puntos de ausencia son utilizados por otros programas para validar el modelo, sin embargo, MaxEnt utiliza un porcentaje de las ocurrencias, determinado por el usuario y generalmente de 25%, como puntos para la verificación. Con esto se obtienen: a) los verdaderos positivos, que son los casos correctamente verificados; b) verdaderos negativos, los puntos donde el modelo predice ausencia y ésta es confirmada por la falta de ocurrencias; c) falsos positivos, para los que el modelo predice presencia y la muestra indica ausencia, llamados también errores de comisión y d) falsos negativos, cuando el modelo predice ausencia y hay presencia, conocidos igualmente como errores de omisión (Phillips *et al.*, 2004; Benito & Peñas, 2007).

Entre los resultados del programa está el modelo generado, proyectado en el espacio geográfico como un mapa, en el cual cada celda presenta el porcentaje de presencia predicho por el análisis estadístico. El modelo para cada especie fue editado en ArcView 3.1 (Environmental Systems Research Institute, [ESRI]) con el valor de “10 percentile training presence”, que refuta el 10% más bajo de los posibles valores predichos por el programa (Martínez, 2010).

Otro de los resultados es una curva ROC (receiver operating characteristics), la cual grafica la especificidad contra la sensibilidad del modelo. El área bajo esta curva (AUC) indica, para un punto de presencia y uno aleatorio seleccionados al azar, la probabilidad de que el valor de idoneidad previsto por el modelo para el punto de presencia sea mayor que el previsto para el punto aleatorio. Es una medida directa de la capacidad de discriminación del modelo, que toma valores próximos a 1 cuando existe un buen ajuste con los datos de evaluación, y cercanos a 0.5 cuando el ajuste no es mejor que el obtenido por azar (Benito & Peñas, 2007).

El análisis jackknife muestra el porcentaje que cada variable aporta para la construcción del modelo, es decir, es complementario a un PCA. Para obtener este porcentaje, el programa excluye en cada corrida una variable y se crea un modelo con las remanentes, uno con las variables de manera aislada y uno con

todas; de esta manera se puede observar con cuál de las variables utilizadas mejora el modelo. Los resultados de este análisis son mostrados en forma de tabla con el porcentaje de contribución de cada variable al modelo, además tres gráficos, cada uno con tres barras diferentes: la roja representa al modelo hecho con todas las variables; las barras azul turquesa sugieren que ninguna variable contiene una cantidad sustancial de información útil que no esté contenida en las otras variables y por último las barras azul marino, de las cuales una o más pueden ser más largas, indicando que esa o esas son las variables que mejor predicen el modelo (Tutorial de MaxEnt; Sin año).

4.5 Comparación de nichos

Para tener una aproximación más cualitativa de la diferencia entre los nichos se utilizó la aplicación ENMTools (Warren *et al.*, 2008). Dicha herramienta trabaja con los resultados obtenidos de programas modeladores como GARP o MaxEnt. A continuación se indican algunas características de operación del programa, sin embargo, para una consulta más detallada se puede recurrir al manual de usuario que se incluye con la descarga del programa.

Warren *et al.* (2008) proponen dos análisis estadísticos: a) para evaluar la superposición de nichos de Schoener (D), que se deriva de estudios ecológicos y b) Distancia de Hellinger (I). Éstos se calculan a partir de los puntos de ocurrencia y el espacio geográfico definido; ambas asumen que para una especie X (o Y) existe una determinada probabilidad de distribución $p_{x,i}$ (o $p_{y,i}$) para una celda i (Warren *et al.*, 2008); ambos van de 0, cuando son nichos completamente diferentes, a 1, para el caso de nichos idénticos.

Dado que se ha concebido al conservadurismo del nicho como un continuo, es decir una escala que va de nichos idénticos a nichos similares (Warren *et al.*, 2008); ENMTools prueba ambas hipótesis. Para evaluar si dos nichos son idénticos, se efectúa el denominado test de equivalencia o *identity test* en el cual el programa crea modelos de nicho o pseudoréplicas aleatorias basándose en un juego conformado con los registros de las dos especies a

comparar; cada pseudoréplica tiene el número de registros que formaban la base de datos original; para ambos modelos se calculan los índices antes referidos (denotados para este caso como \tilde{D} e \tilde{I}). Para realizar este análisis es recomendable introducir los archivos de ocurrencia de las especies por pares en vez de todas juntas como lo sugiere el manual. El número de pseudoréplicas creadas para obtener una distribución nula confiable fue de 100 (Warren *et al.*, 2008). El programa crea un archivo con formato separado por comas (.csv) para cada comparación donde aparecen los valores nulos de \tilde{D} e \tilde{I} ; con ellos y los valores observados se calculan los percentiles para obtener el límite de confianza para probar la hipótesis (Martínez, 2010). La hipótesis sobre nichos idénticos se rechaza cuando los valores de \tilde{D}/\tilde{I} son significativamente menores a los mostrados por los de las pseudoréplicas (Warren *et al.*, 2010). El resultado del test debe ser interpretado con cautela, pues, factores como diferencias en el esfuerzo de muestreo entre poblaciones o diferencias en el hábitat en regiones donde las especies no se sobreponen, pueden causar sesgos a los valores obtenidos (Warren *et al.*, 2010).

Las especies fueron comparadas contra todas formando pares, 15 en total incluyendo a *D. cuspidata*; sin embargo, para proveer un marco filogenético de contraste, el análisis se basó en lo que Walls (2009) reconoce como la sección *Apodostemon*. Este clado a su vez se divide en tres grupos artificiales: el grupo A, donde se encuentran *D. gomez-pompa*, *D. mexicana* y *D. spiculiflora*; el grupo B, en el que está *D. fasciculocongesta* y el grupo C, donde se encuentra *D. palmeri* (Fig. 2); a su vez, cada grupo está acompañado de otras especies.

Por otro lado, para determinar si los nichos de dos especies son similares, se realiza el denominado test de similitud de fondo o *background test*. En esta prueba se comparan los modelos de nicho obtenidos de dos especies para averiguar qué tan diferentes son dada la heterogeneidad ambiental de las regiones donde se registraron ocurrencias (Warren *et al.*, 2010), en otras palabras lo que se intenta probar es si la distribución de una especie aporta

información para predecir la distribución de otra (Martínez, 2010). La información que se utiliza como *background* preferentemente debe ser alguna región delimitada bajo algún criterio: morfotectónico, biológico, biogeográfico, o cualquier otra regionalización significativa que incluya la distribución de cada una de las especies a comparar. Sin embargo, debido a que las especies no pudieron ubicarse dentro de alguno de los criterios antes mencionados, esta prueba no fue realizada pues los resultados no tendrían la suficiente validez para compararse.

4.6 Análisis de los patrones de distribución geográfica

Para esclarecer las relaciones entre las áreas de distribución tanto de las especies estudiadas como de algunas de distribución sudamericana de la misma sección se realizó un análisis de parsimonia de endemismos (PAE, por sus siglas en inglés) el cual es utilizado entre otras cosas para establecer relaciones entre distintas áreas geográficas basándose en los taxones que comparten mediante el criterio de parsimonia o simplicidad (Escalante & Morrone, 2003) sin la necesidad de contar con la filogenia detallada de las especies en cuestión (Peterson, 2008).

Las relaciones entre áreas son expresadas mediante diagramas arborescentes denominados cladogramas de áreas con los que se busca la agrupación de áreas homopátridas, o aquellas que comparten una o más especies y la identificación de taxones autapomórficos, es decir, aquellos que se presentan únicamente en un área (Posadas & Miranda-Esquivel, 1999).

Para la aplicación de este análisis se revisó la distribución de las especies de acuerdo con el trabajo de Téllez & Geeta (2007), y se construyó una matriz de presencia/ausencia en la que se incluyeron especies (columnas) contra áreas (filas). El cladograma fue enraizado con un área hipotética codificada con ceros, es decir, ausencias totales. La matriz fue procesada con el programa WinClada 1.00.08 (Nixon, 2002) y a todos los cladogramas obtenidos se les aplicó un consenso estricto, lo que significa que el programa muestra un cladograma final

con los grupos que se forman en la totalidad de los árboles resultantes (Posadas & Miranda-Esquivel, 1999).

El programa muestra para cada cladograma tres índices: 1) longitud (L), que expresa el número de pasos en los que fue tiene el cladograma y que según el principio de parsimonia permite seleccionar aquellos mejor sustentados a partir de un conjunto de caracteres maximizando las homologías y minimizando el número de cambios (pasos) requeridos para explicar la hipótesis (Morrone & Escalante, 2009); 2) índice de consistencia (Ci), que mide la cantidad de homoplasia relativa, es decir, el hecho de que una especie aparezca en dos o más áreas de manera aparentemente independiente; el índice se calcula dividiendo el número de pasos esperados entre el número real de pasos, por lo tanto, mientras mayor sea el número de homoplasias, mayor será el número de pasos esperados y el índice disminuirá (Morrone & Escalante, 2009); y 3) índice de retención (Ri), que mide la cantidad de homoplasia observada en una especie en función de la homoplasia posible.

5 RESULTADOS

5.1 Base de datos

Se integró una lista con 317 registros de las seis especies, destacando *D. fasciculocongesta* por ser la que presenta el menor número de registros con ocho, mientras que *D. spiculiflora* fue la que reunió mayor cantidad de puntos de presencia, con 181 (Cuadro 2).

Cuadro 2. Registros de *Dioscorea*

Especie	Número de registros
<i>D. cuspidata</i>	16
<i>D. fasciculocongesta</i>	8
<i>D. gomez-pompae</i>	27
<i>D. mexicana</i>	62
<i>D. palmeri</i>	23
<i>D. spiculiflora</i>	181
Total	317

5.2 Perfiles bioclimáticos

El cuadro 3 muestra los perfiles obtenidos del análisis con BIOCLIM. Se expresan como los valores mínimos y máximos, la media y la desviación estándar. Se observa que en algunos parámetros como la precipitación anual (12) algunas especies tienen valores similares, como *D. fasciculocongesta*, *D. gomez-pompae* y *D. mexicana* que van de los 1541 a los 1947 mm; por otro lado, *D. palmeri* y *D. spiculiflora* muestran valores más bajos entre 875 y 1317 mm. Sin embargo, para otros parámetros dichos grupos son totalmente contrastantes, como en el caso de la temperatura mínima promedio del periodo más frío (6), para la que *D. fasciculocongesta* tiene el valor mínimo de 8° C, mientras que *D. palmeri* y *D. mexicana* presentan valores entre los 13.5-15.8° C y por último está

D. spiculiflora con una temperatura promedio para el periodo más frío de 19.7°C.

Cuadro 3. Perfiles bioclimáticos de las especies de *Dioscorea* (* Se refiere a los parámetros del cuadro 1)

Parámetro*	<i>D. cuspidata</i>	<i>D. fasciculocongesta</i>	<i>D.gomez-pompa</i>	<i>D. mexicana</i>	<i>D.palmeri</i>	<i>D.spiculiflora</i>
1	26.2-27.6 (26.88± 0.42)	14.3-22.2 (18±2.92)	18.8-28 (25.3±2.24)	15.6-28 (23.5±2.41)	20.9-26.5 (25.7±1.06)	16.7-26.7 (25.5±1.1)
2	8.5-13.3 (11.13± 1.16)	9-17 (11±2.52)	10.2-15 (12.7±1.18)	8-14.7 (10.7±1.61)	13-16.5 (13.6±0.89)	8.4-14.8 (12.5±1.51)
3	0.8-0.92 (0.86± 0.05)	0.53-0.7 (0.59±0.05)	0.57-0.77 (0.67±0.06)	0.53-0.81 (0.61±0.08)	0.63-0.75 (0.7±0.02)	0.53-0.69 (0.63±0.04)
4	357-762 (530.81 ±140.91)	1932-2809 (2292.37±350.12)	808-1790 (1373.55±319.28)	807-2437 (1824.62±455.09)	1497-2027 (1186- ±565.54)	1567-3452 (2076±346.84)
5	33.2-35 (33.76± 0.78)	22.9-31.6 (27±2.83)	27.1-36.8 (34.8±2.24)	24.3-36.3 (32.4±2.8)	32.8-39.1 (34.1±1.17)	7.9-18.6 (15.6±1.54)
6	20.6-22.2 (20.93± 0.78)	2.3-12 (8±3.33)	10.5-19.8 (15.8±2.72)	6.7-19.5 (14.9±2.54)	8.9-16 (14.6±1.31)	14.2-24.1 (19.7±1.91)
7	12.6-12.8 (12.83± 0.91)	15.6-24.2 (18.7±2.9)	16.2-23.3 (19±2.26)	14.7-19.7 (17.5±1.34)	18.6-24.8 (19.5±1.63)	14.2-24.1 (19.7±1.91)
8	26.1-26.6 (26.18 ±0.32)	15.2-18.3 (19.7±3.47)	19.5-27.9 (25.9±1.98)	16.5-28 (24.6±2.47)	22.5-28.2 (27.6±1.18)	18.1-28.2 (24.2±1.71)
9	26.9-28.3 (27.31± 0.58)	12.6-18.3 (15.6±2.92)	18.1-27.2 (23.9±2.46)	14-27.3 (22.7±2.92)	20.2-27.1 (24.6±1.1)	14.8-27 (24.2±1.71)

10	27-28.6 (27.44± 0.62)	16.4-25.5 (20.5±3.27)	20.5-29.1 (27.1±2.06)	17.8-29.2 (25.5±2.58)	23.3-28.8 (27.9±1.04)	19.1-28.8 (27.8±1.02)
11	26.1-26.6 (26.1± 0.29)	11.9-17.8 (14.7±2.32)	16.6-27 (23.2±2.06)	12.8-27.1 (20.8±2.39)	18.1-24.4 (23.2±1.16)	13.7-23.9 (22.5±1.38)
12	3053-3175 (3127 ±210.89)	613-2533 (1719±602.36)	985-3258 (1541±673)	961-3848 (1947±695.32)	785-1185 (t vt±94.4)	603-3485 (1334±502.55)
13	3920-4790 (4280 ±411.1)	29-116 (82±27.4)	53-159 (80±30.28)	52-172 (95±31.19)	49-80 (59±7.1)	28-177 (61±26.5)
14	157-58 (116.75 ±54.97)	0-13 (7±6.23)	0-12 (±2.23)	0-26 (3±5.65)	0	0-26 (1±3.32)
15	26-55 (40.13 ±14.56)	57-80 (71±8.31)	58-110 (95±15.39)	46-109 (84±15.23)	101-116 (112±2.94)	44-108 (70±9.96)
16	1347-10920 (10616.81±3804.17)	286-1324 (829±342.74)	565-1675 (820±308.92)	565-1783 (1017±333.35)	535-832 (597±71.08)	266-1890 (636±267.5)
17	263-554 (434.38± 176.2)	30-184 (149±50.8)	0-183 (33±57.12)	0-404 (107±77.88)	0	0-411 (102±43.44)
18	264-566 (434.31± 176.2)	233-1025 (541±259.55)	215-631 (361±130.11)	204-860 (509±158.33)	206-612 (467±77.52)	201-925 (396±121.13)
19	1092-1347 (1157.44±204.59)	30-207 (163±55.89)	4-272 (57±80.45)	10-810 (171±141.23)	27-50 (34±5.48)	7-710 (136±78.1)

Los resultados obtenidos en las pruebas estadísticas fueron complementados con gráficos que muestran las tendencias de las especie por cada parámetro (Fig. 3). Respecto a la temperatura promedio anual (3.A), casi todas las especies se ubicaron en valores altos, es decir, cercanos a los 25°C mientras que *D. fasciculocongesta*, se encontró en valores por debajo de los 20°C en promedio. En cuanto a la estacionalidad de la temperatura (3.B), las especies muestran separación clara, pues mientras *D. fasciculocongesta* se encontró hacia los valores más altos, es decir, sitios donde la temperatura varía mucho a lo largo del año, *D. gomez-pompae* es la especie mexicana que se ubicó en valores intermedios aunque relativamente bajos con respecto a sus congéneres en el país; sin embargo las localidades de *D. cuspidata* indican que ésta habita lugares donde el coeficiente de variación es significativamente más bajo que el resto de las especies mexicanas. Según la temperatura máxima promedio de periodo más cálido (3.C), *D. fasciculocongesta* es la especie que se distribuye en sitios donde dicho parámetro no supera los 30°C, mientras que las demás superan significativamente tal temperatura. Recapitulando, es notable que en los parámetros relativos a la temperatura, *D. fasciculocongesta* sea la que se aleja contrastantemente de las otras cinco especies, mientras que éstas, tanto en los valores promedios (3.A) como en los máximos (3.C) se localizan en valores altos y relativamente cercanos entre sí.

Las variables de precipitación estuvieron representadas principalmente por la precipitación anual, la precipitación del periodo seco y la estacionalidad de la precipitación. En cuanto al primer parámetro (3.D), *D. mexicana* es la que se encontró hacia valores altos con respecto a las especies mexicanas seguida de *D. fasciculocongesta*, mientras que *D. palmeri* es la única que se ubicó dentro de valores menores a 1 000 mm anuales; sin embargo, *D. cuspidata* es la especie que se separa claramente del grupo de las mexicanas, pues sus localidades indican que se encuentra en sitios donde la precipitación anual es cercana a los 3 000 mm. Según la precipitación del periodo seco (3.E), las localidades mexicanas

representan sitios donde la pluviosidad puede ser menor a los 10 mm e incluso nula para el caso de *D. palmeri*; por el contrario, *D. cuspidata* mostró valores considerablemente mayores a las especies de México, ubicándose por encima de los 100 mm para este mismo periodo. Por último, según el gráfico de la estacionalidad de la precipitación (3.F), *D. palmeri* es la que se distribuye en zonas con mayor variación en cuanto a los periodos de lluvia, al contrario, de las localidades mexicanas, *D. fasciculocongesta* y *D. spiculiflora* son las que menor estacionalidad presentaron y finalmente *D. cuspidata*, que mostró valores significativamente inferiores en relación al resto de las especies. Caso similar al de las variables de temperatura, *D. palmeri* se alejó significativamente de las demás especies pero con respecto a los parámetros de precipitación.

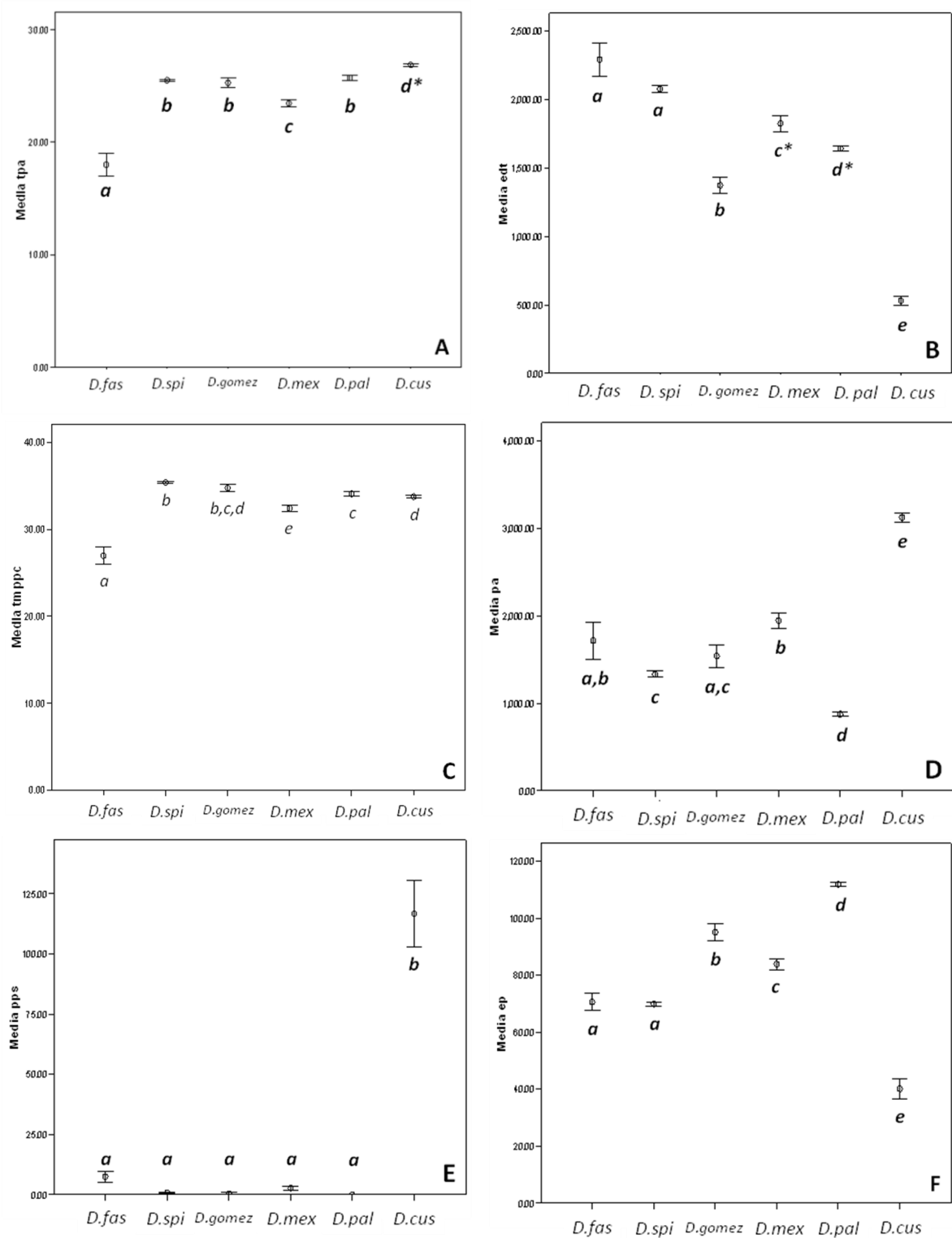


Figura 3. Valor promedio (\pm error estándar) de algunos de los parámetros climáticos más importantes en el PCA1 (Fig. 4). A) Temperatura promedio anual; B) Estacionalidad de la temperatura; C) Temperatura máxima promedio del periodo más cálido; D) Precipitación anual; E) Precipitación del periodo seco y F) Estacionalidad de la precipitación. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.01$; * $p < 0.05$)

5.3 Ordenación del ambiente

El PCA de las localidades mexicanas (Fig. 4) muestra segregación en el eje principal 1 explicando el 99.84% de la variación. Dentro de éste, la temperatura máxima promedio del periodo cálido (parámetro 5; 0.589) y la temperatura promedio anual (parámetro 1; 0.450) fueron los parámetros más importantes en la definición de los patrones de agrupación observados; además de la precipitación anual (parámetro 12; 0.465) y la precipitación del cuatrimestre más frío (parámetro 19; 0.428). Aunque estos parámetros mostraron altos valores de colinealidad (mayores a 0.85) fueron incluidos en el análisis dado sus valores de importancia.

En el extremo derecho del eje 1, correspondiente a los valores más altos de temperatura se encontraron bien diferenciadas especies como *D. gomez-pompa* o *D. palmeri*; por el contrario, *D. fasciculocongesta* se distribuyó hacia valores más bajos. Por su parte en el eje 2, correspondiente a las variables de precipitación, no es tan significativo como el primero (0.073% de la variación), sin embargo también contribuyó a la distribución diferencial de las especies: dentro de los valores negativos, que representan valores bajos, se encontraron *D. palmeri* y *D. gomez-pompa*, por el contrario, hacia valores más altos de precipitación fueron ubicadas *D. mexicana*, *D. spiculiflora* y *D. fasciculocongesta*.

El análisis también permite observar que especies como *D. mexicana* o *D. spiculiflora* abarcan un área más amplia dentro del espacio ambiental, mientras que especies endémicas como *D. palmeri* o *D. fasciculocongesta* se encuentran en un espacio más restringido.

Por su parte, el análisis de las localidades México-centroamericanas (Fig. 5) muestra valores muy parecidos al anterior: el eje 1, correspondiente parámetros relacionados a la temperatura, explica el 99.83% de la distribución. Nuevamente la temperatura máxima promedio del periodo cálido (parámetro 5; 0.610) y la temperatura promedio anual (parámetro 1; 0.461) fueron las variables más

influyentes en la definición de la distribución; además de la precipitación anual (parámetro 12; 0.459) y la precipitación del cuatrimestre más frío (parámetro 19; 0.428).

Este análisis muestra la separación de *D. cuspidata* del resto de las especies, encontrándose hacia valores más altos de precipitación; aunque ciertos registros se acercan mucho a algunos de *D. spiculiflora*, y de *D. mexicana*. Su distribución respecto a la temperatura es similar respecto a las mencionadas especies.

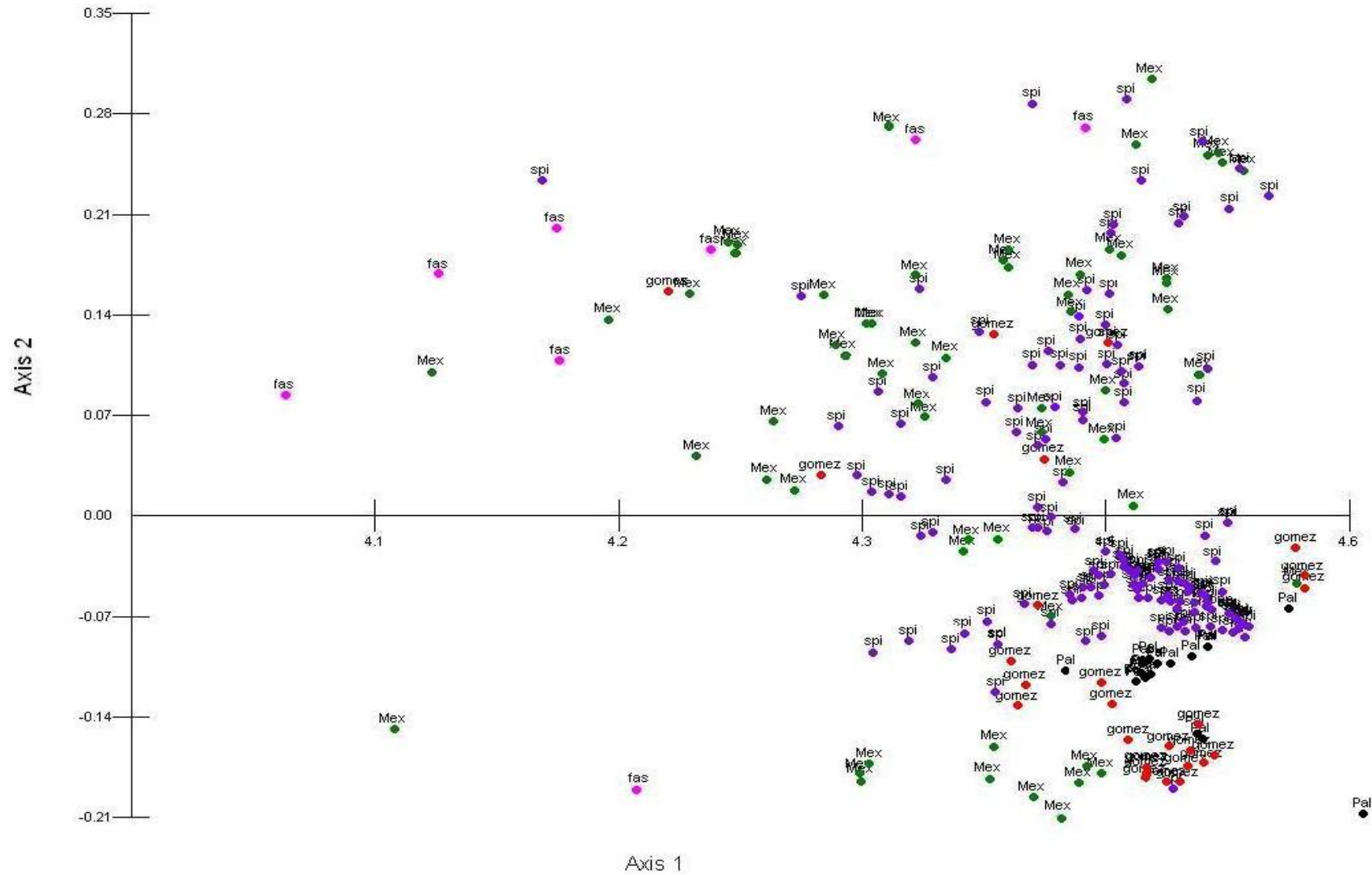


Fig. 4 Ordenación de las localidades mexicanas de *Dioscorea*. Eje 1 (99.84% de la variación) corresponde a variables relacionadas con la temperatura; eje 2 (0.070% de la variación) corresponde a variables relacionadas con la precipitación

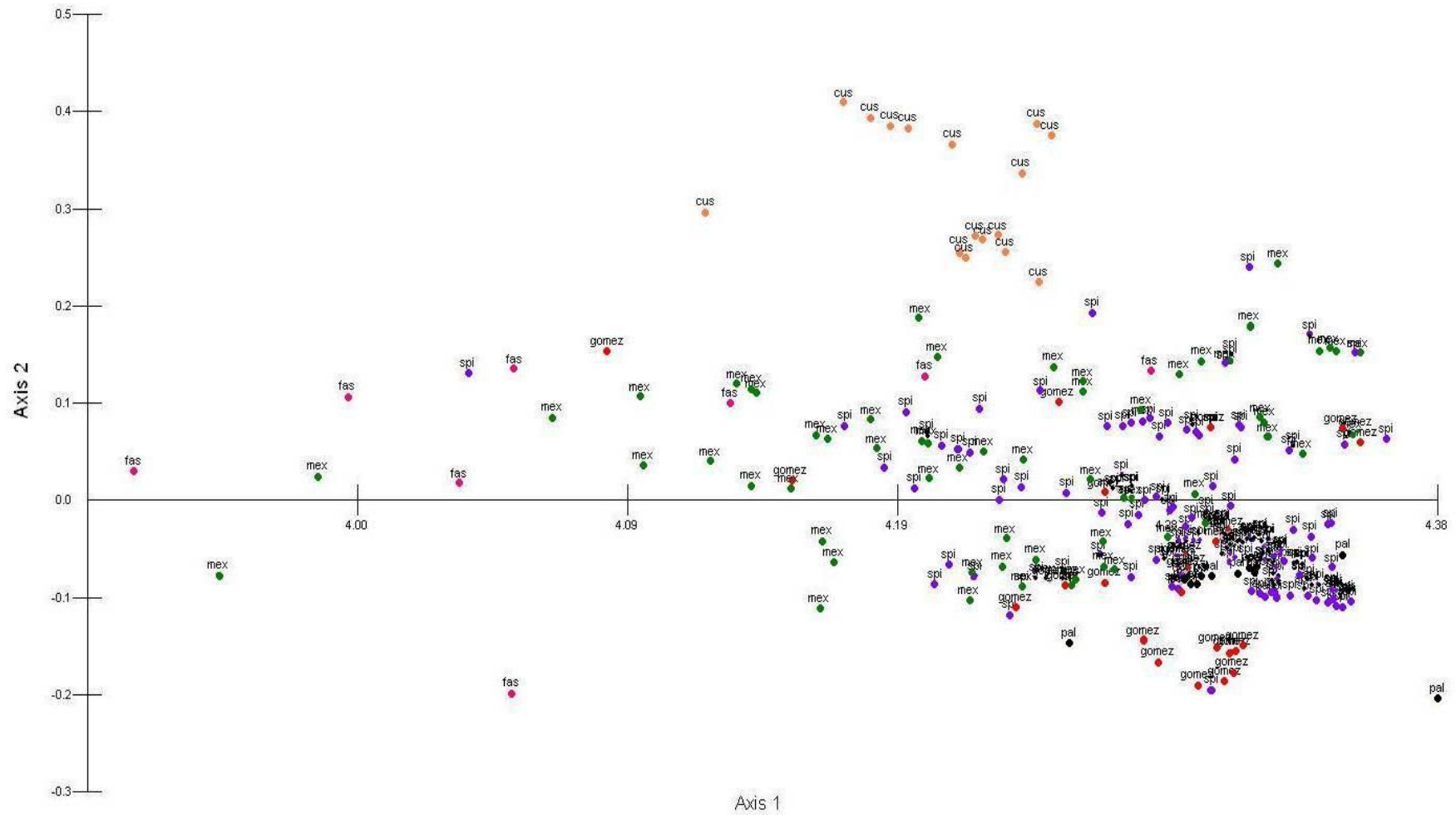


Fig. 5 Ordenación de las localidades México-centroamericanas de *Dioscorea*. Eje 1 (99.83% de la variación) corresponde a variables relacionadas con la temperatura; eje 2 (0.068% de la variación) corresponde a variables relacionadas con la precipitación

5.4 Distribución potencial

Los modelos de distribución obtenidos para las especies de *Dioscorea* se muestran en las figuras 6-11. El porcentaje de predicción de presencia se relaciona con la escala de colores: para tonalidades más bajas se espera una mínima probabilidad, mientras que para tonalidades más fuertes, la predicción aumenta. Todos los modelos presentan un buen ajuste, pues en el AUC tienen valores por encima del 0.95, excepto *D. fasciculocongesta* que obtuvo 0.929.

Como se mencionó anteriormente, se efectuó un análisis de correlación de Pearson para eliminar las variables altamente correlacionadas. De éste se descartaron 12 del conjunto total, sin embargo, cuatro de ellas se incluyeron nuevamente debido a que mostraron valores altos en el PCA (variables 1, 5, 12 y 19; ver 5.3 Ordenación del ambiente). Los análisis posteriores se realizaron únicamente con 11 variables: temperatura promedio anual (1), oscilación diurna de la temperatura (2), isothermalidad (3), estacionalidad de la temperatura (4), temperatura máxima promedio del periodo cálido (5) oscilación anual de la temperatura (7), precipitación anual (12), precipitación del periodo más seco (14), estacionalidad de la precipitación (15), precipitación del cuatrimestre más cálido (18) y precipitación del cuatrimestre más frío (19).

Como se señaló, MaxEnt produce un análisis jackknife que muestra la influencia que cada una de las variables y en conjunto tuvieron para construir el modelo, el cuadro 4 resume la más importante para cada especie: para *D. mexicana*, *D. spiculiflora* y *D. gomez-pompae* el parámetro más influyente en la distribución fue la estacionalidad de la temperatura, mientras que para *D. fasciculocongesta* fue la temperatura máxima promedio del periodo cálido y para *D. palmeri* fue la estacionalidad de la precipitación. Por otro lado, para *D. cuspidata* la variable de mayor peso fue la precipitación del cuatrimestre más frío.

Cuadro 4. Porcentaje de la contribución por variable ambiental en los modelos de distribución (únicamente se muestra la que contribuyó en mayor medida)

Especie	Variable ambiental	Contribución (%)
<i>D. cuspidata</i>	Precipitación del cuatrimestre más frío	45.1
<i>D. fasciculocongesta</i>	Temperatura máxima promedio del periodo más cálido	80.3
<i>D. gomez-pompa</i>	Estacionalidad de la temperatura	42.2
<i>D. mexicana</i>	Estacionalidad de la temperatura	30.1
<i>D. palmeri</i>	Estacionalidad de la precipitación	25.7
<i>D. spiculiflora</i>	Estacionalidad de la temperatura	42.3

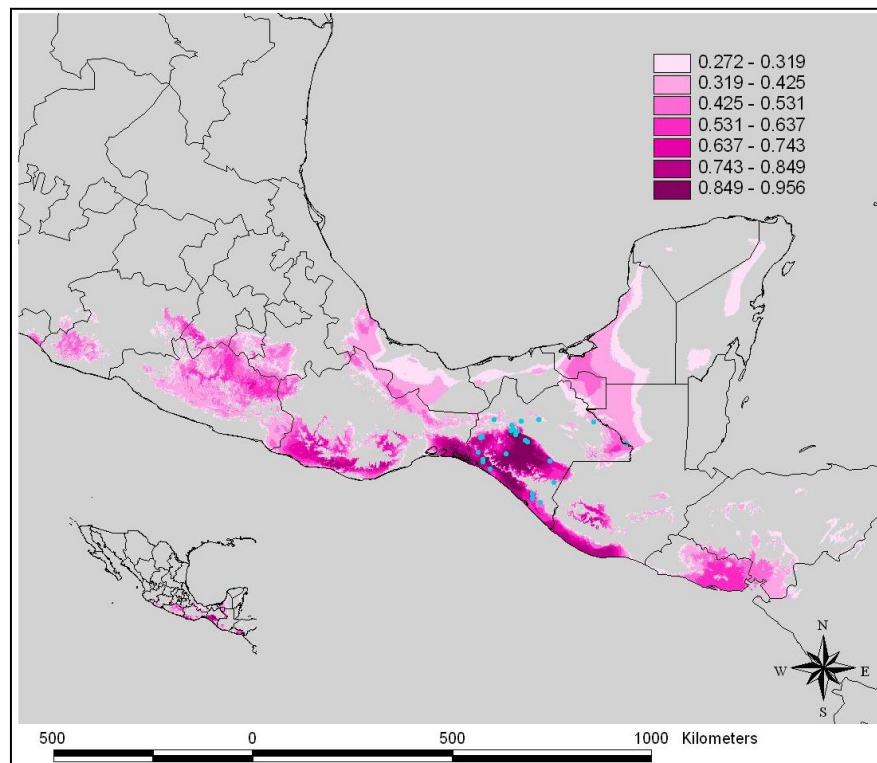


Fig. 6 Distribución conocida (puntos azules) y potencial de *D. spiculiflora*. Editado al valor del percentil 10 (ver 4.4 Distribución potencial)

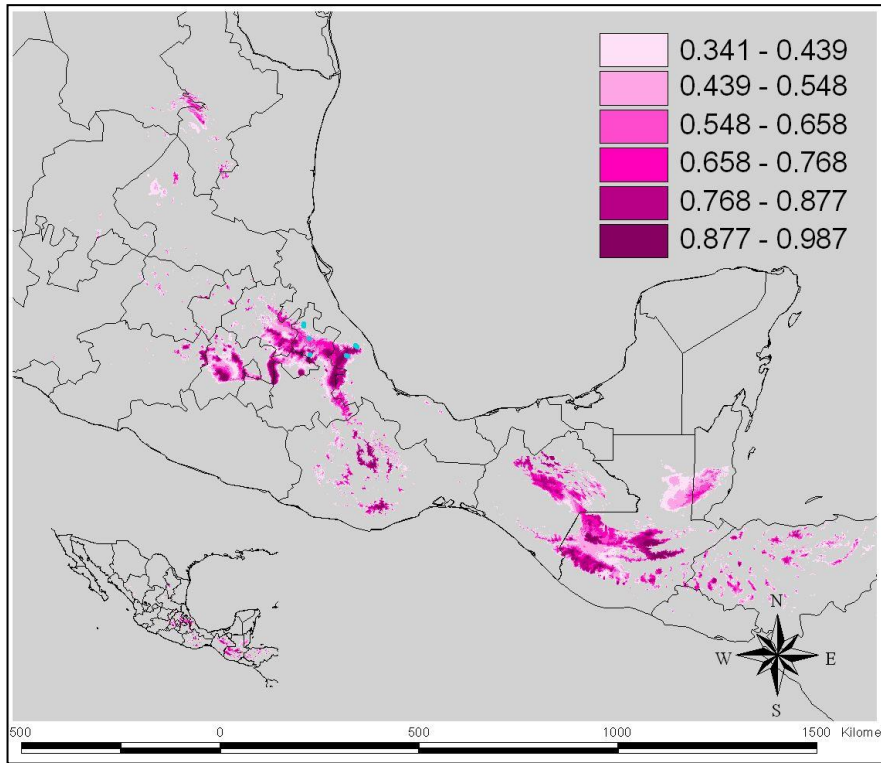


Figura 7. Distribución conocida (puntos azules) y potencial de *D. fasciculocongesta*.
 Editado al valor del percentil 10 (ver 4.4 Distribución potencial)

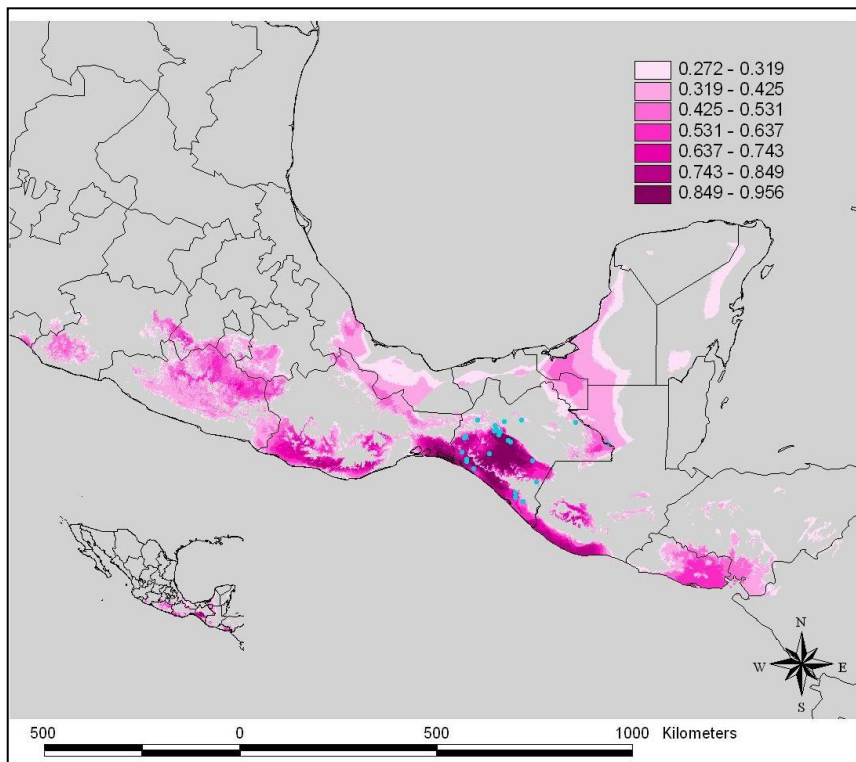


Figura 8. Distribución conocida (puntos azules) y potencial de *D. gomez-pompa*.
 Editado al valor del percentil 10 (ver 4.4 Distribución potencial)

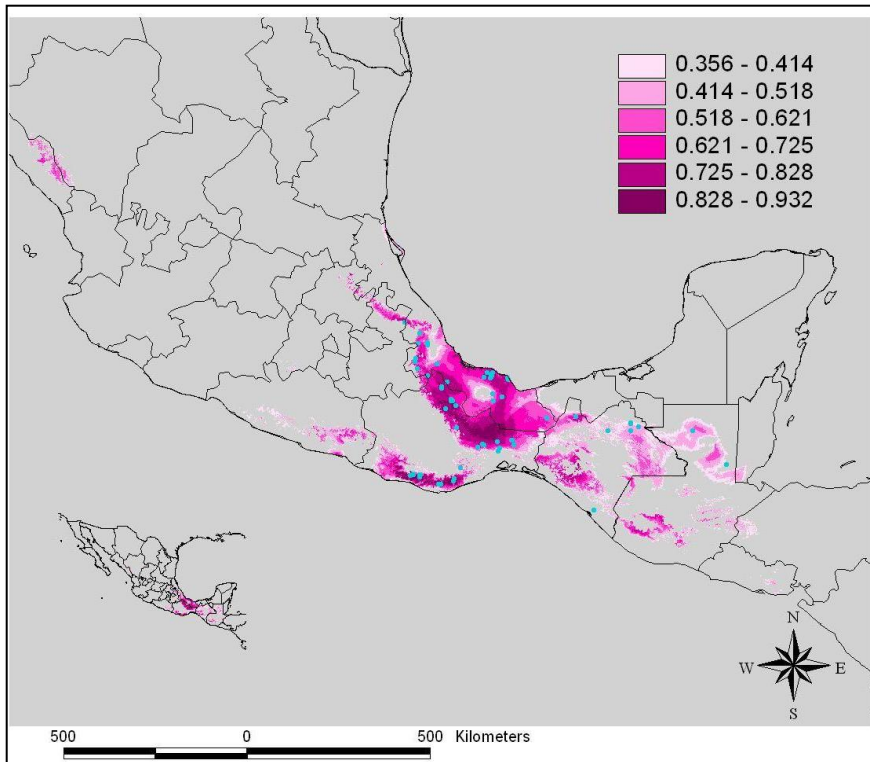


Figura 9. Distribución conocida (puntos azules) y potencial de *D. mexicana*. Editado al valor del percentil 10 (ver 4.4 Distribución potencial)

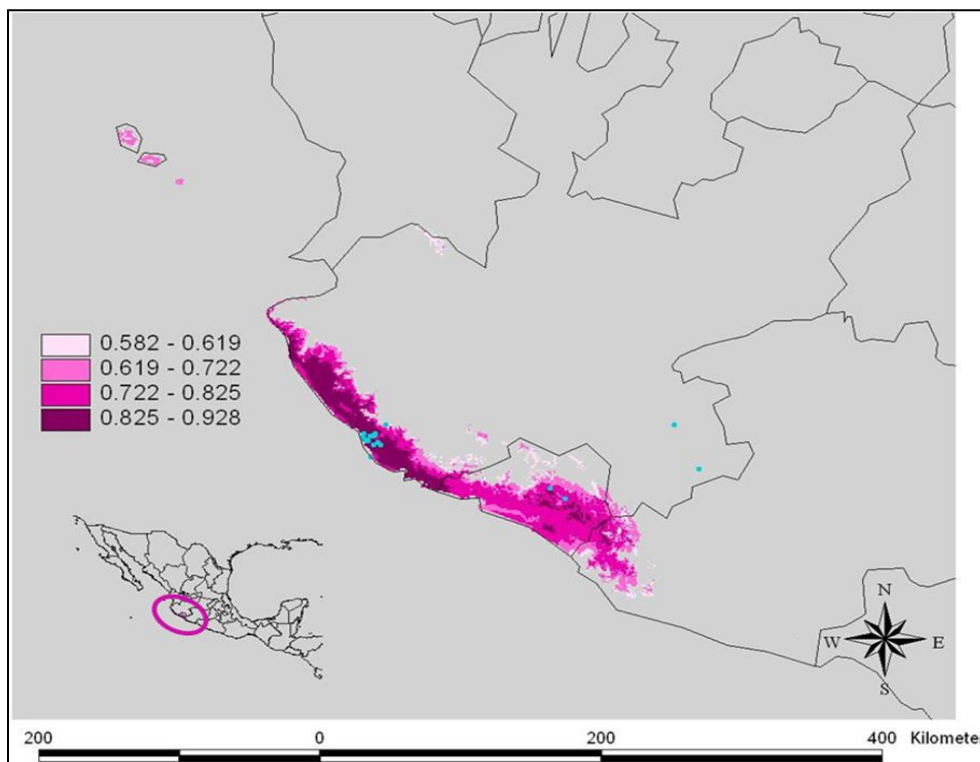


Figura 10. Distribución conocida (puntos azules) y potencial de *D. palmeri*. Editado al valor del percentil 10 (ver 4.4 Distribución potencial)

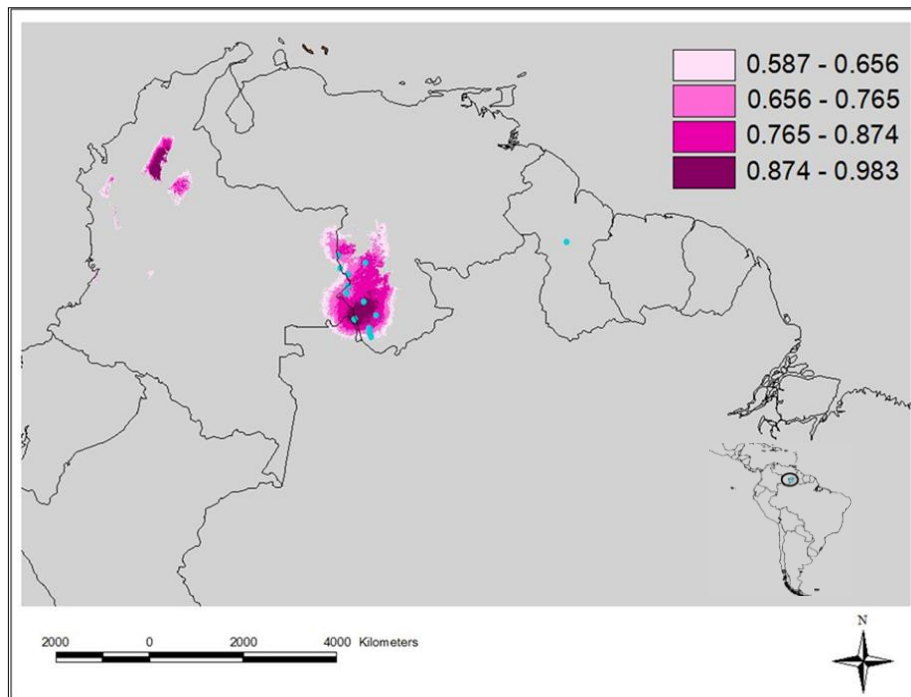


Figura 11. Distribución conocida (puntos azules) y potencial de *D. cuspidata*. Editado al valor del percentil 10 (ver 4.4 Distribución potencial)

5.5 Comparación de nichos

Los resultados de las comparaciones bajo la prueba de equivalencia o *identity test* de ENMTools se muestran en los Cuadros 5 y 6. Éstas fueron realizadas por pares de especies para ambos índices (Hellinger; I y Schoener; D) y muestran los valores observados (I/D) y los teóricos (\tilde{I} / \tilde{D}). Los valores teóricos de ambas pruebas resultaron ser estadísticamente significativos con un nivel de confianza de $P \leq 0.01$.

Cuadro 5. Valores para I obs e \bar{I} por pares de especies (Todos los valores teóricos presentan un valor de confianza de $P \leq 0.01$)

Especies	I obs	I
<i>D. gomez-pompa</i> - <i>D. mexicana</i>	0.7078	0.7547
<i>D. spiculiflora</i> - <i>D. gomez-pompa</i>	0.6355	0.7184
<i>D. spiculiflora</i> - <i>D. mexicana</i>	0.6017	0.7712
<i>D. fasciculocongesta</i> - <i>D. mexicana</i>	0.5583	0.6084
<i>D. fasciculocongesta</i> - <i>D. gomez-pompa</i>	0.5038	0.6929
<i>D. spiculiflora</i> - <i>D. fasciculocongesta</i>	0.4914	0.5720
<i>D. gomez-pompa</i> - <i>D. palmeri</i>	0.4848	0.6442
<i>D. mexicana</i> - <i>D. palmeri</i>	0.4317	0.7352
<i>D. fasciculocongesta</i> - <i>D. palmeri</i>	0.3881	0.4992
<i>D. cuspidata</i> - <i>D. mexicana</i>	0.3868	0.6730
<i>D. spiculiflora</i> - <i>D. palmeri</i>	0.3659	0.7003
<i>D. cuspidata</i> - <i>D. spiculiflora</i>	0.3362	0.6641
<i>D. cuspidata</i> - <i>D. gomez-pompa</i>	0.3329	0.7054
<i>D. cuspidata</i> - <i>D. fasciculocongesta</i>	0.3149	0.5762
<i>D. cuspidata</i> - <i>D. palmeri</i>	0.3106	0.6741

Como se indicó, los valores de la prueba van de 0, que corresponde a nichos completamente disímiles, hasta 1, o sea, nichos idénticos. Utilizando ambos índices es notable que, en general, los valores observados para todas las especies comparadas son menores que los teóricos, por lo que se acepta la hipótesis alterna de que los nichos de éstas son estadísticamente distintos.

De las especies mexicanas y a pesar de que las diferencias son estadísticamente significativas, los nichos de *D. gomez-pompa* y *D. mexicana* son los que aparentemente muestran mayor similitud, por el contrario *D. spiculiflora*

y *D. palmeri* son los más disímiles. Con base en ambos estadísticos, la mayor diferencia está en las comparaciones de *D. palmeri* con el resto de las especies, pues presenta los valores más bajos de I/D observados.

Por el contrario, en las comparaciones hechas con *D. cuspidata* con ambos índices se observa que ésta especie es estadísticamente muy distinta de sus congéneres mexicanas; de ellas con la que menor parecido presenta es *D. palmeri*, mostrando los valores más bajos de similitud.

Cuadro 6. Valores para D obs y D⁻ por pares de especies (Todos los valores teóricos presentan un valor de confianza de P ≤ 0.01)

Especies	D obs	D ⁻
<i>D. gomez-pompa</i> - <i>D. mexicana</i>	0.5513	0.6588
<i>D. spiculiflora</i> - <i>D. gomez-pompa</i>	0.4528	0.6327
<i>D. spiculiflora</i> - <i>D. mexicana</i>	0.4224	0.6941
<i>D. fasciculocongesta</i> - <i>D. mexicana</i>	0.3482	0.4668
<i>D. fasciculocongesta</i> - <i>D. gomez-pompa</i>	0.2536	0.4750
<i>D. gomez-pompa</i> - <i>D. palmeri</i>	0.2432	0.5098
<i>D. spiculiflora</i> - <i>D.fasciculocongesta</i>	0.2191	0.3470
<i>D. mexicana</i> - <i>D. palmeri</i>	0.1606	0.6397
<i>D. fasciculocongesta</i> - <i>D. palmeri</i>	0.1146	0.2581
<i>D. cuspidata</i> - <i>D. mexicana</i>	0.0736	0.5479
<i>D. spiculiflora</i> - <i>D. palmeri</i>	0.0656	0.6011
<i>D. cuspidata</i> - <i>D. gomez-pompa</i>	0.0321	0.5647
<i>D. cuspidata</i> - <i>D. fasciculocongesta</i>	0.0210	0.4014
<i>D. cuspidata</i> - <i>D. spiculiflora</i>	0.0200	0.5522
<i>D. cuspidata</i> - <i>D. palmeri</i>	0.0111	0.5302

En el marco filogenético de comparación, los pares de especies del grupo A son cualitativamente más similares entre sí que los contrastados con *D. fasciculocongesta* (grupo B) o de *D. palmeri* (grupo C). A su vez, dentro del grupo A, *D. gomez-pompa*e y *D. mexicana* presentan índices I/D más altos que la segunda con *D. spiculiflora*.

5.6 Análisis de los patrones de distribución geográfica

La figura 12 muestra el cladograma para algunas especies mexicanas. Presentó una longitud de nueve pasos, Ci de 88 y Ri de 90. El árbol forma cuatro subclados con al menos una sinapomorfía. El primero de ellos está formado por estados situados en la vertiente del Pacífico: Nayarit, Jalisco y Colima y se encuentra sustentado por la presencia exclusiva de *D. palmeri* (núm. 13); Un segundo subclado agrupa a estados de la vertiente del Golfo, excepto los últimos dos estados: Campeche, San Luis Potosí, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz, Oaxaca y Chiapas y son agrupados por la presencia de *D. spiculiflora* (núm. 15). Por otro lado, de dicho grupo se separan Veracruz, Oaxaca y Chiapas debido a la presencia de *D. mexicana* (núm. 12). Veracruz y Puebla comparten la distribución de *D. fasciculocongesta* (núm. 5), sin embargo Puebla no fue agrupado junto con el primero puesto que no registra la presencia de *D. mexicana*. Por último, está el subclado formado por Oaxaca y Chiapas que se sustenta por *D. mesoamericana* (núm. 11). El estado de Morelos se define por la autapomorfía *D. pumicicola* (14) que es endémica y por lo tanto exclusiva a este. Finalmente, resalta el estado de Chiapas como área de endemismo debido a la presencia exclusiva de *D. chiapasensis* (núm. 2) y *D. gomez-pompa*e (núm. 6).

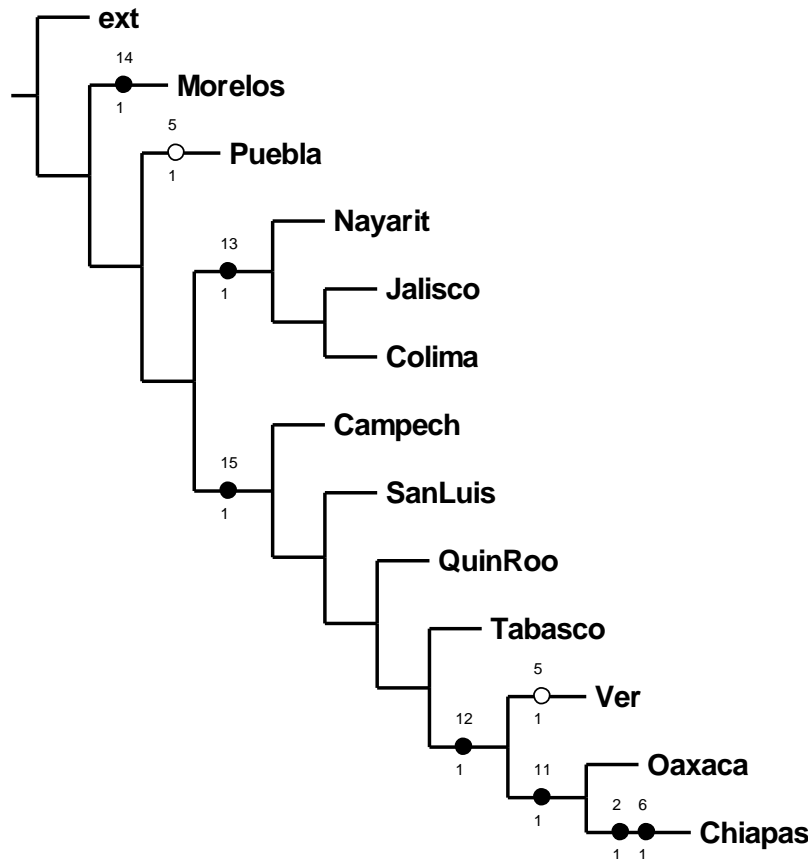


Fig. 12 Cladograma de áreas para algunas especies mexicanas de *Dioscorea* sec. *Apodostemon*. Las especies están representadas mediante números, el "1" debajo de ellas indica presencia mientras que el "0" es ausencia; los círculos cerrados refieren que la especie está restringida a esa región mientras que los círculos abiertos indican que tal especie se encuentra en más de un área. L:9, Ci:88, Ri: 90

Adicionalmente fue elaborado un cladograma a nivel de países para conocer las relaciones que guarda México con América central y América del Sur respecto a la distribución de especies de la sección *Apodostemon*. En el árbol resultante, mostrado en la figura 13, se aprecia que existen pocas especies que sustentan grupos. *D. mexicana* (núm. 12) y *D. spiculiflora* (núm. 15) son las especies que separan América central de la porción Sur del continente, pues ambas reúnen a los países situados desde México hasta Panamá, mientras que la distribución de *D. megacarpa* (núm. 9) caracteriza a América del Sur. Dentro de este grupo se encuentra *D. cuspidata* (núm. 3), distribuyéndose en Brasil, Venezuela y Colombia.

Es interesante resaltar que Brasil y México son los únicos países que se presentan como áreas de endemismo, albergando tres y cuatro especies respectivamente. Las especies endémicas de México son *D. fasciculocongesta* (num. 5), *D. mesoamericana* (núm. 11), *D. palmeri* (núm. 13) y *D. pumicicola* (núm. 14).

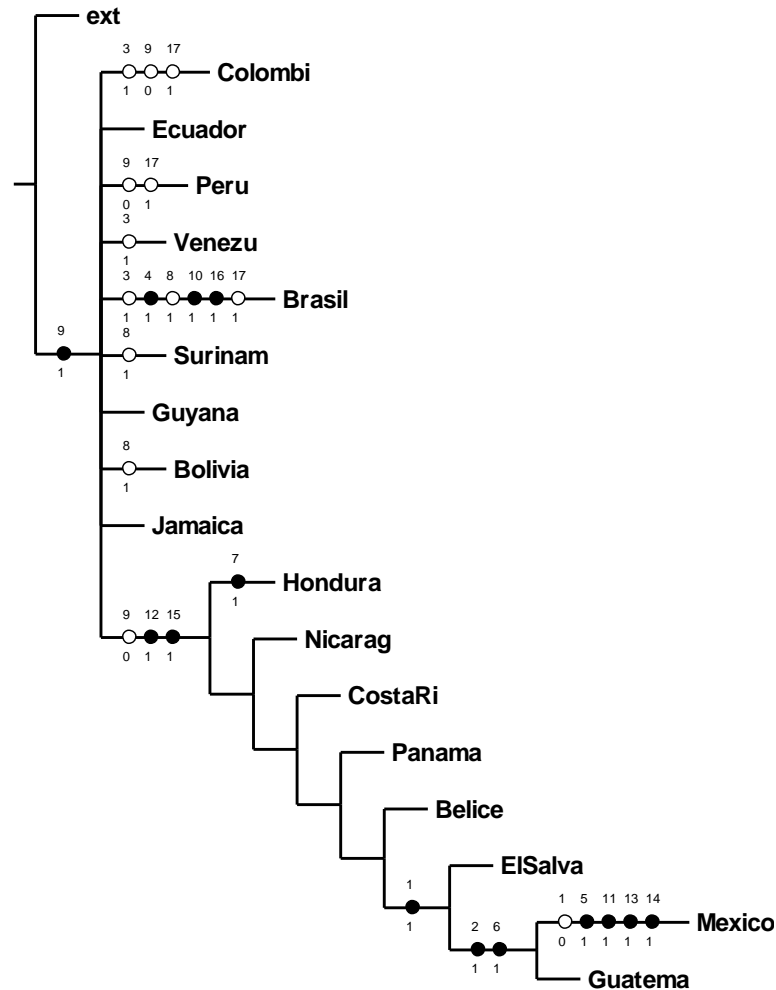


Fig. 13 Cladograma de áreas de las especies de *Dioscorea* sec. *Apodostemon* de distribución en América central y del Sur. L: 27, Ci: 62 y Ri: 65.

La figura 14 proyecta de forma global y en distintos contextos la distribución de la sección *Apodostemon*. Se muestra la distribución tanto a nivel de país como de estados mexicanos a las especies consideradas; además refiere en qué tipo de vegetación y la unidad geomorfológica o unidad natural en la que cada una se encuentra. Se forman seis grupos discretos a partir de las sinapomorfias referentes a regiones geográficas bien delimitadas: 1) Noreste de América del

Sur, 2) Cuenca del Balsas (CB), 3) Sierra Madre Oriental (SMO), 4) Costa del Pacífico (CP), 5) Norte-noroeste de América del Sur y mar Caribe y 6) Sur y Suroeste de México y América central. La conformación de dichos grupos hace evidente que la distribución de los taxones corresponde a unidades geográficas con una historia geológica distinta para cada caso.

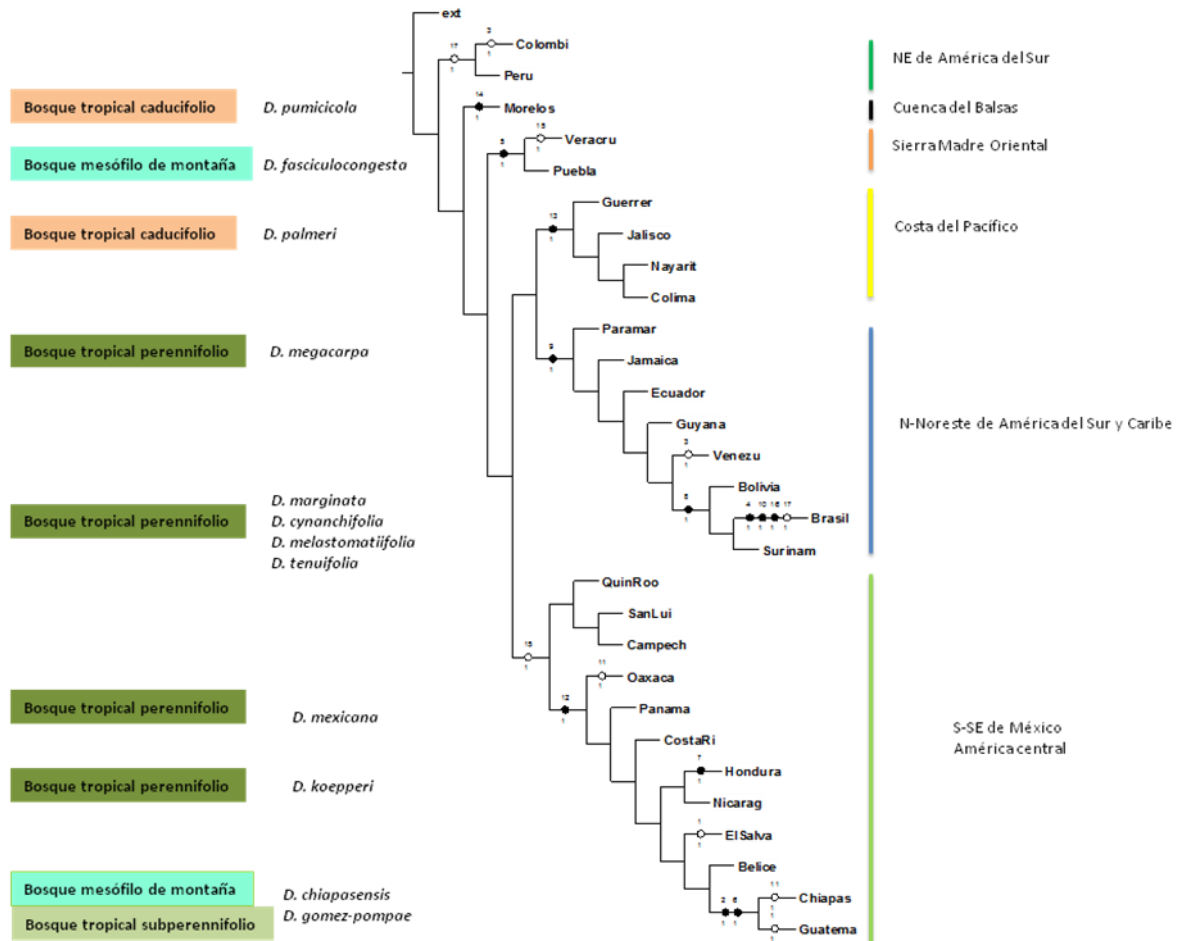


Fig. 14 Cladograma de áreas para algunas de las especies mexicanas, México-centroamericanas y sudamericanas de *Dioscorea* sec. *Apodostemon*. Se muestran además el tipo de vegetación y la región geográfica en el que se desarrollan. L: 22, Ci:77, Ri:87.

6 DISCUSIÓN

Si bien podría ser irrelevante determinar si las especies hermanas han o no conservado su nicho ecológico como lo señalan Wiens & Graham (2005), no lo es en el sentido de entender y explicar otros eventos que están ligados con la diversificación hacia nuevos ambientes y los procesos de adaptación a éstos.

Lo anterior toma mayor importancia al tratarse de un grupo como la familia Dioscoreaceae, el cual ha sido considerado basal en la evolución de las plantas con flores (Mignouna *et al.*, 2009) y por su evidente antigüedad, datada entre el Albiano y el Aptiano al inicio del Cretácico hace aprox. 130 millones de años (mda; Magallon & Castillo, 2009), cuando los continentes se encontraban cercanos entre sí (Burkill, 1960; Raven & Axelrod, 1974); sería lógico asumir que algunas de sus especies han diversificado hacia nuevos ambientes, es decir, han cambiado su nicho ecológico. Un buen ejemplo es la dispersión de *Dioscorea* hacia lo que se conoce actualmente como América del Sur durante algún momento del Paleoceno (hace aprox. 65-55 mda) y donde pareció habitar ambientes semejantes al ancestral de su zona de origen en el Sureste de Asia (Burkill, 1960); sin embargo, más recientemente, este linaje invadió distintos ambientes y como caso extremo están los Andes en donde especies de la sec. *Pygmaephyton* (Knuth, 1924), han alcanzado elevaciones hasta de 4 500 msnm.

Esta situación es similar a la propuesta hecha por Graham *et al.* (2004) quienes analizaron las tendencias evolutivas seguidas por un grupo de anfibios dendrobátidos o el caso de tomates silvestres del género *Solanum* sec. *Lycopersicon* (Nakazato *et al.*, 2010) ambos llevados a cabo también en los Andes. Estos estudios concluyen que la principal explicación a los procesos divergentes se debe a la gran variedad de escenarios climáticos a los que estuvieron expuestas las especies más que a los aspectos geográficos; es decir, argumentan que la diversificación de los nichos en ambos grupos se presenta mayoritariamente dentro de un contexto ecológico (Graham *et al.*, 2004; Nakazato *et al.*, 2010). A pesar de ello, los estudios no excluyen la contribución

de la alopatría (i.e. factor geográfico) a la divergencia de las especies, pues diversos autores concluyen que los modos de especiación geográfica o ecológica no son excluyentes sino mas bien complementarios (Graham *et al.*, 2004, Nakazato *et al.*, 2010, Smith & Donoghue, 2010).

En México debió ocurrir algo semejante, pues como resultado del levantamiento de varias de las cadenas montañosas, como la Faja Volcánica Trans-Mexicana (hace 11-3.8 mda; Ferrari, sin año) o la emersión de la Península de Yucatán, se generaron diversas condiciones climáticas.

Con el marco de referencia anterior, es importante resaltar que los resultados obtenidos en el presente estudio muestran que algunas de las especies analizadas pueden haber diversificado en forma similar a los ejemplos señalados, invadiendo y/o adaptándose a nuevos ambientes, pudiendo considerar esto como un cambio a su nicho, lo cual se hace evidente en las distintas pruebas aplicadas.

El aspecto climático de los nichos es tan sólo una de sus múltiples dimensiones, por lo que el estudio de la evolución hacia nuevas condiciones ambientales es crucial para entender los procesos que dieron origen y continuidad a eventos de diversificación. Es así que el análisis de los perfiles bioclimáticos de *Dioscorea* ha permitido determinar que para algunas especies y bajo ciertos parámetros la diversificación es notable, mientras que para otras especies ésta no es tan significativa. Walls (2009) reporta que los parámetros relativos a las temporadas más cálidas y más húmedas están estrechamente relacionados con la distribución de muchas de las especies mexicanas de *Dioscorea*. En este sentido, Burkill (1960) argumenta que el género se establece en sitios que presentan valores suficientes de precipitación, por lo que cumpliéndose esta premisa, la temperatura debe ser uno de los ejes más importantes de diversificación del grupo (Walls, 2009), como lo demostraron los PCA, señalando que los parámetros relacionados con la temperatura explican más del 99% de la variación.

Dentro de las especies que muestran diferencias más notables están *Dioscorea palmeri* y *D. fasciculocongesta*, que presentan tendencias climáticas acorde al ambiente donde se desarrollan (Fig. 3), es decir, bajas precipitaciones y altas temperaturas en bosque tropical caducifolio para el caso de la primera o altas precipitaciones y temperaturas bajas en bosque mesófilos para el caso de la segunda; en vez de tener similitud con los perfiles de las demás especies; lo que puede indicar que si éstas responden y se adaptan a diferentes ambientes son distintas las variables climáticas que están determinando su distribución con mayor o menor peso (Nakazato *et al.*, 2010); hipótesis que se reafirma con los resultados obtenidos con el análisis jackknife para tales especies (Cuadro 4).

Retomando el ejemplo anterior y lo encontrado por Walls (2009), pese a parecer contradictorio, significaría que la distribución general de las especies mexicanas está determinada por ciertos intervalos climáticos; sin embargo, algunas han logrado establecerse en sitios con condiciones ambientales un tanto diferentes a las del resto. De hecho, la misma autora refiere que sus datos pueden indicar que la diversificación ocurre primero a escala regional a lo largo de los ejes de temperatura y precipitación y ésta es seguida de diversificación a escala microclimática.

Las comparaciones hechas entre las especies mexicanas y *D. cuspidata*, especie de América del Sur que se considera habita en sitios con ambientes más o menos semejantes al ancestral en la selva amazónica entre Brasil y Venezuela, permite identificar diferencias notables con respecto al resto de las especies analizadas dentro de la misma sección *Apodostemon*, pues fueron los pares presentaron valores más bajos en la prueba de similitud de ENMTools (Cuadros 5 y 6). Sin embargo, es importante no dejar de notar que aproximadamente la mitad de las localidades de *D. cuspidata* muestran cercanía en el espacio ambiental con respecto a algunas de las localidades de las especies mexicanas *D. spiculiflora* y *D. mexicana* (Fig. 5). Es necesario señalar que estas dos especies se distribuyen por todo Centroamérica, incluso llegando hasta Panamá (Téllez-

Valdés & Geeta, 2007) por lo que podrían llegar a presentar cierta similitud climática, al menos en algún eje.

A pesar que los resultados obtenidos sugieren cierto grado de evolución de los nichos de las especies estudiadas, Walls (2009) encontró que las 20 especies de su estudio muestran fuertes tendencias hacia el conservadurismo de nicho y también que diversos caracteres morfofuncionales están estrechamente asociados al clima donde se encuentran, por lo que concluyó que la actual correlación de los caracteres es el resultado de adaptación temprana a dichos ambientes seguida de conservadurismo en lugar de repetidos cambios adaptativos. Con todo, es pertinente señalar que esta observación está fundamentada en un análisis con cuatro variables ambientales mientras que los realizados en este trabajo se basan en 11, esto causa que los nichos basados en un mayor número de variables, que por supuesto no estén correlacionadas, esté más definido y por lo tanto sea más estrecho (Beaumont *et al.*, 2005).

Los modelos de distribución potencial generados con MaxEnt (Figs. 6-11), reflejan razonablemente las distribuciones reportadas por Téllez-Valdés & Geeta (2007), especialmente para *D. palmeri*, *D. mexicana* y *D. cuspidata*. Sin embargo, para otras especies, como *D. fasciculocongesta* y *D. gomez-pompa* los modelos las proyectan en sitios en donde aún no se tiene reporte de presencia. En el caso de *D. fasciculocongesta* la distribución se proyectó hacia ciertas zonas altas de la Sierra Madre del Sur en Oaxaca, parte considerable de la Altiplanicie Central de Chiapas e incluso hasta Guatemala, en donde se reporta la presencia de bosque mesófilo de montaña (INEGI, CONABIO e INE, 2008). En el caso de *D. gomez-pompa*, reportada actualmente para la zona costera de Chiapas y Guatemala hacia la vertiente del Océano Pacífico, la distribución potencial fue proyectada hacia la costa Suroeste de Oaxaca, con mayor probabilidad, y el Norte de Guerrero, Suroeste de Puebla y Morelos, con menores probabilidades. La razón es que ahí se encuentran selvas medianas y bajas (selvas cálido-secas; INEGI, CONABIO e INE, 2008) que pueden ser climáticamente similares al hábitat actual de esta especie. En estos casos los modelos podrían estar

mostrando condiciones climáticas semejantes a los bosques donde se encuentran estas dos especies en México, modelando parte de su nicho fundamental en áreas distintas fuera de su distribución reconocida y en donde quizá podría estar habitando una especie cercana (Peterson *et al.*, 1999).

Precisamente en este sentido, al comparar los modelos de distribución potencial bajo un criterio únicamente cualitativo, es posible referir que al no haber superposición en las zonas identificadas como de mayor probabilidad de presencia (Figs. 6-11), con alguna excepción, los nichos de las especies son distintos y los modelos no predicen la presencia de una especie relacionada, como lo sugieren Peterson *et al.* (1999). Una excepción son *D. gomez-pompae* y *D. mexicana* (Figs. 8 y 9 respectivamente), pues la distribución potencial de *D. gomez-pompae* parece predecir una parte de la distribución actual de *D. mexicana*; incluso en la costa Sur de Oaxaca este hecho se hace más evidente con más del 50% de probabilidad. Aunque a pesar de esto, la prueba de equivalencia de nicho indica que existen diferencias significativas entre las especies (ver Cuadros 5 y 6).

Además de probar que la tolerancia a diversos ambientes ha evolucionado en ciertas especies mexicanas de *Dioscorea*, los resultados obtenidos sustentan otras hipótesis, como la tendencia de las especies abordadas a mostrar señal filogenética débil o la diversidad del género con especial énfasis en el territorio mexicano. En cuanto al primer punto, la similitud de las especies hermanas, existe la hipótesis de que aquellas más cercanamente emparentadas presentan mayor similitud (i.e. señal filogenética) que aquellas que están filogenéticamente más alejadas (Losos, 2008), pero comparaciones en comunidades de lagartos del género *Anolis* spp. y de lémures en Madagascar han documentado que no existe relación entre la distancia filogenética y la diferenciación del nicho (Knouft *et al.*, 2006; Kamilar & Muldoon, 2010). En ambos estudios encontraron que ciertas especies hermanas tenían nichos completamente disímiles mientras que otras especies lejanamente

emparentadas presentaban gran similitud; esto lo atribuyen a dos posibles hechos: conservadurismo “a largo tiempo” o convergencia.

El panorama para las especies estudiadas no es tan claro, pues se puede notar que los valores de comparación de nichos de *D. gomez-pompa*, *D. mexicana* y *D. spiculiflora* (grupo A) presentan mayor similitud entre sí que los grupos en los que se encuentran *D. fasciculocongesta* y *D. palmeri*, igualmente, la comparación de éstas muestra un valor de similitud bajo. Hasta este punto, aparentemente las especies abordadas en el estudio muestran señal filogenética, pues las más cercanamente emparentadas tienen nichos más parecidos que las más alejadas; incluso las especies del grupo A se encuentran geográficamente más próximas entre sí que alguna de ellas con *D. fasciculocongesta* o *D. palmeri*. Sin embargo, se deben considerar dos hechos relevantes: 1) la filogenia mostrada para el grupo no está completamente resuelta y 2) todas las comparaciones son estadísticamente diferentes; es decir, indican desde un principio que ningún nicho es similar a otro. El primer supuesto es de suma importancia para entender el porqué esta aparente similitud puede cambiar drásticamente, pues muchas de las especies que no fueron incluidas en el estudio se encuentran en hábitats muy distintos a las especies que sí fueron abordadas; por ejemplo, *D. remotiflora* que está situada al lado de *D. fasciculocongesta* (grupo B), se encuentra en selvas bajas mientras que la segunda habita bosques mesófilos (Téllez-Valdés, com. per.). Por todo lo anterior, no es posible afirmar que las cinco especies mexicanas muestren señal filogenética.

La conservación-evolución de los nichos puede considerarse como un patrón gradual resultado de la evolución natural de cualquier taxón; que se aprecia en lo que se considera como señal filogenética y el estricto conservadurismo de nicho; mientras que la primera se refiere a que la similitud esperada será mayor entre especies cercanamente emparentadas que aquellas más alejadas filogenéticamente, por el simple hecho de haber especiado en tiempos similares (Losos, 2008) la segunda hace referencia a que especies cercanamente emparentadas presentan mayor similitud que la esperada bajo un

escenario de probabilidad debido a que *algún* fenómeno está impidiendo su evolución independiente (Losos, 2008; Wiens, 2004).

En cuanto a la diversidad del género y como ya se señaló, se puede afirmar que de manera particular las especies estudiadas han diversificado su nicho climático mientras que de forma general el género *Dioscorea* presenta la tendencia a conservar su distribución en climas tropicales, pues alrededor de 420 especies de las casi 450 que componen al género están en dichas regiones (Mignouna *et al.*, 2009); este es un claro ejemplo de cómo el conservadurismo del nicho conduce a la existencia de mayor riqueza de especies en ciertas zonas con relación a otras (Wiens & Donoghue, 2004; Wiens *et al.*, 2010).

Pero analizando el caso de la diversidad del género en México, el hecho de que se presente conservadurismo del nicho climático a unas escalas y evolución a otras puede ser el responsable de la gran diversidad en el país, con alrededor de 80 especies (Walls, 2009). El análisis biogeográfico también confirma esta idea (Fig. 13), pues el país queda, ligado con Brasil, como lugares de endemismos dentro de la sección; de hecho, Téllez-Valdés (com. per.) reconoce que 48 especies son endémicas o casi endémicas al territorio mexicano.

Si bien fue demostrado en los análisis biogeográficos que las especies se encuentran en regiones geomorfológicas y fitogeográficas distintas y que algunas están ampliamente distribuidas mientras que otras se encuentran geográficamente restringidas, no es posible atribuir este hecho únicamente a eventos vicariantes puesto que se requieren más estudios que ayuden en la diferenciación entre la especiación por vicarianza, es decir, promovida por barreras geográficas, y mediante expansión biótica (Brooks, 2005 y referencias citadas). Al respecto, Brooks (2005) propone el análisis filogenético para la comparación de árboles (PACT por sus siglas en inglés), mediante el cual se pretenden encontrar trazos generalizados y nodos y a partir de ello determinar si los patrones de distribución observados se deben a procesos vicariantes, de dispersión, de reticulación o de extinción.

Con todo, el estudio de los patrones de distribución de *Dioscorea* en México así como el estudio de Walls (2009) confirman lo que autores como Rzedowski (2006) proponen sobre el origen de la biodiversidad de este país: la gran variación de climas, la topografía dentro de un área relativamente pequeña y con características insulares crea los factores que contribuyen a la diversidad biológica.

Luego de las diferentes ideas discutidas anteriormente será factible imaginar un posible escenario sobre la historia de vida del grupo y ligarlo con los distintos eventos geológicos que generaron el aspecto actual de la Tierra y en especial de aquellos ocurridos en América para entender como todo ello pudo haber contribuido a la dispersión del género con la consecuente evolución o modificación de uno o más aspectos del nicho.

Hasta cierto punto es evidente que un género con tal antigüedad y tan extendido por todos los continentes sea el grupo más grande de todas las monocotiledoneas (Govaerts *et al.*, 2007), es decir, tenga tantos linajes, puesto que se han identificado distintos centros de diversificación: México, Brasil, Ecuador, Perú, Colombia, Argentina, Madagascar, Cuba, y distintas partes del Viejo Mundo (Burkill, 1960). Esta diversidad también se aprecia en los distintos y en ocasiones contrastantes ambientes en los que se encuentran teniendo en cuenta su origen tropical y como ejemplo están las especies de Europa, el noreste de los Estados Unidos o los Andes en América del Sur (Téllez-Valdés, com. per.).

Todo lo anterior lleva a asumir que han ocurrido ciertos cambios sustanciales en el nicho de muchas, quizá no todas, de las especies de *Dioscorea*. Sin embargo, es innegable que algunos otros caracteres aun se conservan, por lo tanto queda una pregunta por responder: ¿Existe un conservadurismo luego de la diversificación (i.e. especiación) o los caracteres evolucionan sin conservarse? (Walls, 2009).

Luego de la revisión de diferentes trabajos que abordan el tema del conservadurismo del nicho bioclimático, es evidente que la discusión resulta de la conjunción de cuestiones de diversa índole, como 1) la diversidad de metodologías para poner a prueba la hipótesis (Warren *et al.*, 2008), 2) las escalas espacial y taxonómica (Cavender-Bares *et al.*, 2006) y finalmente, 3) el factor tiempo.

Es así que el uso de distintas metodologías hace que la comparación de nichos sea un tanto subjetiva; pues a pesar de que se utilizan sólidas técnicas estadísticas como X^2 (Peterson *et al.*, 1999), ANOVA, MANOVA y λ de Wilk (Nakazato *et al.*, 2010), modelos white noise, browniano y de Ornstein-Uhlenbeck (Walls, 2009) o aplicaciones computacionales como ENMTools (Warren *et al.*, 2008); no hay un índice o parámetro único que uniformice las comparaciones entre la conservación, no conservación o los grados en que ésta pueda estar presente. Wiens *et al.* (2010) argumentan que la prueba estadística para evaluar el grado de conservación de nichos debe ser flexible, es decir, que permita al conjunto de datos a analizar ajustarse a cierto modelo, por lo que sugieren la utilización de los tres modelos estadísticos utilizados por Walls (2009) y Kozak y Wiens (2010, en Wiens *et al.*, 2010) para el caso de evaluaciones apoyadas en un marco filogenético o los test de similitud/equivalencia de ENMTools en caso de pruebas basadas en modelos de distribución potencial.

Por otro lado, acerca de la cuestión de escalas es posible distinguir en este sentido dos tipos: el nivel espacial y el taxonómico. En cuanto al primero, Cavender-Bares *et al.* (2006), basados en un estudio sobre el ensamblaje en comunidades de plantas, señala que cuando la escala espacial aumenta para abarcar una mayor heterogeneidad ambiental, el conservadurismo del nicho emerge como un patrón dominante, por lo que se puede suponer que el patrón de conservación o evolución de nicho será distinto si se evalúa a escala regional que a escala local (Walls, 2009). En cuanto a la escala taxonómica, un claro ejemplo es el grupo abordado: en tanto que un estudio a nivel de familia

arrojaría como conclusión que el nicho se encuentra altamente conservado, los análisis a nivel de especie indican claramente otras tendencias (Téllez-Valdés, com.per.), hipótesis que fue sustentada en esta tesis. Por su parte, Hadly *et al.* (2009) sugieren que el control sobre la conservación de algunos caracteres sobre otros es relativo a las escalas taxonómicas, pues mientras a nivel de género y familia éste está asociado a caracteres morfofisiológicos, a nivel de especie son los factores ambientales los que determinan los cambios. Otros autores mencionan que bajo ciertos caracteres, la variación principal se explica a nivel de familia sin embargo, algunas de sus especies muestran valores extremos máximos o mínimos (Lord *et al.*, 1995 en Ackerly, 2003) por lo que se debe tomar en cuenta que las conclusiones de un análisis bajo cierto nivel taxonómico pueden no ser extensivas a otras escalas.

En cuanto al contexto temporal, algunos autores como Hadly *et al.* (2009) o Martínez-Meyer & Peterson (2006), entre otros, apoyan la existencia de conservadurismo basados en estudios que abarcan periodos de tiempo relativamente cortos, situándose generalmente en el periodo del Último Glaciar Máximo, ocurrido entre el Pleistoceno tardío (hace aprox. 21 000 años; Martínez-Meyer & Peterson, 2006) y hasta el presente. Por otro lado, este estudio pretendió dar un enfoque más amplio en cuanto a la escala temporal al tomar en cuenta las posibles condiciones climáticas ancestrales ocurridas en el origen mismo del género, (Cretácico temprano, aprox. hace 130 mda; Magallón & Castillo, 2009); basado todo ello en las referencias bibliográficas con las que se cuenta (Burkill, 1690; Raven & Axelrod, 1974; Magallon & Castillo, 2009).

Aunado al contexto temporal está implícita la historia de vida del taxón. Ackerly (2003) señala que un alto grado de similitud ecológica y fenotípica puede implicar que los linajes han experimentado pocos cambios evolutivos en parte a que no han tenido suficiente tiempo desde la divergencia o a relativas bajas tasas de evolución; cuestiones intrínsecas de cada grupo.

Por ello es evidente que para evaluar la conservación o no de los caracteres y sus estados en un grupo, también deben tomarse en cuenta las escalas temporales a las cuales se está comparando y la influencia que su historia evolutiva puede tener.

7 CONCLUSIONES

En base al análisis de tolerancias climáticas de las especies estudiadas de *Dioscorea* se puede concluir que sus nichos muestran tendencias tanto de evolución como de conservación de los parámetros climáticos donde se desarrollan.

En referencia a la evolución de ciertos parámetros del nicho, los resultados de este y otros trabajos llevan a suponer que el cambio se presenta especialmente a escalas locales más que a regionales.

El resultado de la combinación de patrones de evolución y conservación de la tolerancia a distintos parámetros climáticos es lo que probablemente les ha permitido dispersarse hasta formar parte del conjunto de especies de los distintos tipos de vegetación que se desarrollan en México. Claro ejemplo de esto son *D. palmeri* y *D. fasciculocongesta*, cuya evolución les permitió llegar a zonas relativamente más secas y frías que los lugares donde se distribuyen sus congéneres.

Por lo anterior, dicha evolución hace manifiesto que la gran variedad de especies de *Dioscorea* encontradas en México, así como la de otros grupos, es debida a la diversidad de ambientes (climas) reflejo de la fisiografía y la historia geológica del país.

Finalmente y en cuanto a aspectos metodológicos, las afirmaciones y comparaciones que se realicen sobre la evolución o estasis de los nichos deben tener en cuenta ciertos aspectos, principalmente aquellos relacionados con las diversas escalas implicadas y la metodología con que la hipótesis se esté probando.

8 PERSPECTIVAS

- Corroborar los registros que se tienen así como ampliar el esfuerzo de colecta para las especies con las que se cuentan pocos ejemplares.
- Realizar la filogenia completa de la sección *Apodostemon* para esclarecer relaciones entre especies, a partir de lo cual sí se podrían realizar comparaciones a nivel de especies hermanas.
- Para complementar el aspecto biogeográfico, se pueden llevar a cabo estudios sobre filogeografía, lo que contribuiría a la explicación sobre la distribución actual de las poblaciones; así como también estudios sobre biogeografía histórica para saber si los patrones de distribución de especies son debidos a eventos de dispersión o de vicarianza y sí ésta fuera, cuáles son los eventos geológicos que actuaron como barreras geográficas.

Referencias

- › Ackerly, D.D. 2003. Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Science* 164 (3 Suppl.): S165-S184
- › Beaumont, L.J., L. Huges y M. Poulsen. 2005. Predicting species distribution: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impacts on prediction of species' current and future distributions. *Ecological Modelling* 186: 250-269
- › Benito de P.B. y J. Peñas de G. 2007. Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el Sureste de la Península Ibérica. *GeoFocus* 7: 100-119
- › Brooks, D.R. 2005. Historical biogeography in the age of complexity. expansion and integration. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 76: 79-94
- › Burkill, I.H. 1960. The organography and the evolution of Dioscoreaceae, the family of the yams. *Botanical Journal of the Linnean Society* 56: 319-412
- › Cambridge Advanced Learner's Dictionary (Online). 2010. *Conservatism*. <http://dictionary.cambridge.org/dictionary/british/conservatism>
- › Cavender-Bares, J., A. Keen y B. Miles. 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology* 87(7)(Supplement): S109-S122
- › Díaz P., D.F. 2006. El nicho ecológico y la abundancia de las especies. Tesis de Maestría en Biología Ambiental. Instituto de Biología, UNAM. México, DF. 87 pp.
- › Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. McC. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. S. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz y N.E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.

- › Escalante E., T. y J.J. Morrone. 2003. ¿Para qué sirve el análisis de parsimonia de endemismos? EN: Morrone, J.J. y J. Llorente B. (Eds.). 2003. Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. *Las prensas de ciencias*. México, DF. 167-172.
- › Graham, C.H., S.R. Ron, J.C. Santos, C.J. Schneider y C. Moritz. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58(8): 1781-1793
- › Govaerts R., P. Wilkin y RMK. Saunders. 2007. World checklist of Dioscoreales: Yams and their allies. Royal Botanic Gardens, Kew, UK. pp. 65
- › Hadly, E.A.; P.A. Sphaet y C. Li. 2009. Niche conservatism above the species level. *PNAS*. 106: 19707-19714
- › Ferrari, L. Sin año. The Geochemical Puzzle of the Trans-Mexican Volcanic Belt: Mantle Plume, Continental Rifting, or Mantle Perturbation Induced by Subduction? www.MantlePlumes.org
- › Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Instituto Nacional de Ecología (INE). 2008. 'Ecorregiones Terrestres de México'. Escala 1:1 000 000. México.
- › Jardín botánico de Missouri. 2010. *Dioscorea cuspidata*. <http://www.tropicos.org>
- › Kamilar, J.M. y K.M. Muldoon. 2010. The climatic niche diversity of malagasy primates: a phylogenetic perspective. *PLoS ONE* 5(6)
- › Knouft, J.H., J.B. Losos, R.E. Glor y J.K. Kolbe. 2006. Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the *Anolis sagrei* group. *Ecology* 87 (7): S29-S38
- › Knuth, R. 1924. Dioscoreaceae. EN: Engler Das Pflazer. IV 43 (Heft 87): 1-388
- › Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* 11: 995-1007

- › Lynch, J.D. y W.E. Duellman. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in western Ecuador: systematics, ecology, and biogeography. Natural History Museum of the University of Kansas. EUA. 236 pp.
- › Magallón, S. y A. Castillo 2009. Angiosperm diversification through time. *American Journal of Botany* 96(1): 349–365.
- › Martínez, N. 2010. Apuntes sobre modelación de nichos ecológicos (Laboratorio de evolución molecular y experimental del Instituto de Biología, UNAM).
http://www.ecologia.unam.mx/laboratorios/evolucionmolecular/images/file/ClaseSig/Apuntes_ENM_W.pdf
- › Martínez-Meyer, E. y A.T. Peterson. 2006. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-recent transition. *Journal of biogeography*. 33: 1779-1789
- › Mignouna, H.D., M.M. Abang, R. Asiedu y R. Geeta. 2009. True yams (*Dioscorea*): a biological and evolutionary link between eudicots and grasses. *Cold Spring Harbor Laboratory Press*. 4 (11):
- › Morrone, J.J. y T. Escalante. 2009. Diccionario de biogeografía. *Las prensas de ciencias*. México, D.F. 230 pp.
- › Nakazato, T., D. Warren y L.C. Moyle. 2010. Ecological and geographic modes of species divergence in wild tomatoes. *American Journal of Botany* 97(4): 680-693
- › Peterson, A.T., J. Soberon y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*. 258: 1265-1267.
- › Peterson A.T. 2008. Parsimony analysis of endemism (PAE) and studies of Mexican biogeography. *Revista Mexicana de biodiversidad*. 79: 541-542.
- › Phillips, S.J., M. Dudík y R.E. Schapire 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning, Banff, Canada, 2004

- › Phillips, S.J., R.P. Anderson y R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distribution. *Ecological modeling* 190:231-256
- › Pianka, E.R. 1974. The Ecological Niche. En: *Evolutionary ecology*. Harper and Row Publishers. New York. P. 185-217
- › Posadas, P. y D.R. Miranda-Esquivel. 1999. El PAE (Parsimony Analysis of Endemicity) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Revista chilena de historia natural*. 72:539-546
- › Raven, P.H. y D.I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of Missouri Botanical Garden* 61: 539-673
- › Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (Remib), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2010. http://www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remib_esp.html
- › Ricklefs, R.E. y R.E. Latham. 1992. Intercontinental correlation of geographic ranges suggests stasis in ecological traits of relict genera of temperate perennial herbs. *The American Naturalist* 139(6): 1305-1321
- › Rissler, L.J. y J.J. Apodaca. 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): 924-942
- › Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1ª ed. digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 504 pp.
- › Schols, P., P. Wilkin, C.A. Furness, S. Huysmans y E. Smets. 2005. Pollen evolution in Yams (*Dioscorea*: Dioscoreaceae). *Systematic Botany* 30: 750-758
- › Smith, S.A. y M.J. Donoghue. 2010. Combining historical biogeography with niche modeling in the *Caprifolium* clade of *Lonicera* (Caprifoliaceae, Dipsacales). *Systematic Biology*. 59(3): 322-341
- › Soberón, J. y A.T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distribution areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10

- › Téllez-Valdés, O. y B.G. Schubert. 1996. Dioscoreaceae. En: Flora Mesoamericana. Instituto de Biología UNAM
- › Téllez-Valdés, O. y R. Geeta. 2007. Sinopsis taxonómica de la sección *Apodostemon* (*Dioscorea*, Dioscoraceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 265-279
- › Téllez-Valdés, O., M.A. Hutchinson, H.A. Nix y P. Jones. 2011. Desarrollo de coberturas digitales climáticas para México. EN: Sánchez-Rojas, G., C. Ballesteros-Barrera, N. Pavón. Cambio climático: aproximaciones para el estudio de su efecto sobre la biodiversidad. Universidad de Hidalgo. Pachuca. P. 15-23
- › Tutorial de MaxEnt. Sin año. (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>)
- › Unidad de Informática para la Biodiversidad (Unibio), Instituto de Biología, UNAM. Colecciones Biológicas Nacionales: Herbario Nacional Mexu. 2010. <http://unibio.unam.mx/minidigir/main.jsp?accion=sc&colecciones=MEXU,Herbario>
- › Villaseñor, J.L. y O. Téllez-Valdés 2004. Distribución potencial de las especies del género *Jefea* (Asteraceae) en México. *Anales del Instituto de Biología UNAM, Serie Botánica*. 75(2): 205-220.
- › Walls, L.R. 2009. Form, Function, and Phylogeny: Angiosperm Leaf Trait Evolution, with a Case Study in the Genus *Dioscorea*. Ph. D. dissertation. Stony Brook University. New York, U.S.A.
- › Warren, D.L., R.E. Glor y M. Turrelli. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62(11): 2868-2883
- › Warren, D.L., R.E. Glor y M. Turrelli. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33: 607-611
- › Wiens, J.J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58(1): 193-197

- › Wiens, J.J., D.A. Ackerly, A.P. Allen, B.L. Anacker, L.B. Buckley, H. V. Cornell, E. I. Damschen, T. J. Davies, J.A. Grytnes, S.P. Harrison, B.A. Hawkins, R.D. Holt, C. M. McCain y P.R. Stephens. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology letters* 13: 1310-1324
- › Wiens, J.J. y C.H. Graham. 2005. Niche conservatism: Integrating Evolution, Ecology and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 519-539.
- › Wiens, J.J. y M.J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in ecology and evolution* 19(12): 639-644