



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**FILOGENIA, EVOLUCIÓN MORFOLÓGICA Y  
BIOGEOGRAFÍA DE *Streptanthus* Y PARIENTES  
CERCANOS (THELYPODIEAE, BRASSICACEAE)**

**T E S I S**  
**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**  
**BIÓLOGA**  
**P R E S E N T A:**

**María José Monteverde Suárez**



**DIRECTOR DE TESIS:**  
**Dr. Natalia Ivalú Cacho González**

**Ciudad Universitaria, Cd. Mx., Noviembre, 2016**



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.

## Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno  
Monteverde  
Suárez  
María José  
59 12 98 82  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
310173885
2. Datos del tutor  
Dra.  
Natalia Ivalú  
Cacho  
González
3. Datos del sinodal 1  
Dra.  
Mercedes Isolda  
Luna  
Vega
4. Datos del sinodal 2  
Dr.  
Ricardo  
García  
Sandoval
5. Datos del sinodal 3  
Dr.  
Leonardo Osvaldo  
Alvarado  
Cárdenas
6. Datos del sinodal 4  
Dra.  
Alejandra  
Vasco  
Gutiérrez
7. Datos del trabajo escrito  
Filogenia, evolución morfológica y biogeografía de *Streptanthus* y parientes cercanos  
(Thelypodieae, Brassicaceae)  
112 p.  
2016

## **Agradecimientos**

A mi asesora, Ivalú Cacho, por brindarme la oportunidad de formar parte de este proyecto y no permitir que dejara de creer en la ciencia. Gracias por todas las enseñanzas (tanto académicas como personales), el tiempo y la paciencia.

A Patrick McIntyre (California Fish and Wildlife) por toda su ayuda conceptual y práctica para implementar los análisis de nicho ecológico, sin su ayuda, buena parte de este trabajo no habría sido posible.

A Brayan T. Drew (Universidad de Nebraska, Kearney) por sus consejos y explicaciones para los análisis de BEAST.

A Nick Jensen (RSA), Ryan O'Dell (BLM) y Amelia Ryan (NPS) por proporcionar muestras de tejidos cuyas secuencias han sido contribución importante para este trabajo.

A Ricardo García Sandoval, por compartir el análisis de fechamiento para este proyecto, y por su asesoría y ayuda para implementar los análisis de biogeografía paramétrica.

Investigación realizada gracias al Programa UNAM-DGAPA-PAPIIT IA201516 “Sistemática y evolución de brassicáceas de la tribu Thelypodieae con énfasis en especies mexicanas”. Agradezco a la DGAPA-UNAM la beca recibida.

A mis sinodales: Dra. Isolda Luna Vega, Dr. Ricardo García Sandoval, Dra. Alejandra Vasco Gutiérrez y Dr. Leonardo Alvarado Cárdenas por todo su tiempo y por sus correcciones y comentarios que hicieron de éste, un trabajo mucho más completo.

A mi mamá por siempre haber creído en mí y no haber dejado que me rindiera en los momentos en los ya no podía más. Por todo tu apoyo incondicional y por tanto cariño.

A mis hermanos, incluyendo a Xime, por haberme apoyado y hacerme reír en los momentos más difíciles.

A mi papá, que desde pequeña me enseñó que un día sin haber aprendido algo nuevo es un día perdido. Espero que, donde quiera que estés, te sientas orgulloso de mí.

A Julieta por haber hecho de la carrera una aventura. Gracias por todo tu apoyo, tus palabras de ayuda y tu amistad. Sin duda, esto no hubiera sido lo mitad de divertido de lo que fue sin ti.

A mi changuito por ser la fuerza y punto de estabilidad en el cierre de este ciclo. Gracias por tanto amor y paciencia.

A Alex, Chucho, Lisa y Gabbs, no pude compartir los salones de calse con mejores personas.

# ÍNDICE

<b>RESUMEN.....</b>	<b>4</b>
<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>5</b>
<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>13</b>
<b>HIPÓTESIS.....</b>	<b>14</b>
<b>MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>15</b>
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>24</b>
<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>50</b>
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>55</b>
<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>56</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>63</b>

## RESUMEN

El género *Streptanthus* y géneros cercanos forman un clado denominado complejo Streptanthoide. El grupo se distribuye en la provincia florística de California (CA-FP) y exhibe una gran amplitud ecológica, un alto grado de especialización edáfica y una gran diversidad morfológica. La complejidad de la historia del clima y la geología de la CA-FP, así como su diversidad topográfica y de condiciones edáficas, la convierten en un excelente sistema para estudiar procesos y patrones evolutivos con enfoques moleculares, morfológicos y ecológicos. En este estudio se incorporaron nuevas secuencias para inferir la filogenia del complejo Streptanthoide, siendo el presente el estudio filogenético más completo hasta la fecha para este grupo. Se incluyeron 49 de las 53 especies de los géneros *Caulanthus* y *Streptanthus* y varios representantes de géneros afines de la tribu Thelypodieae. Usando la filogenia como marco evolutivo, se evaluaron los siguientes aspectos sobre el complejo Streptanthoide: evolución de caracteres morfológicos, historia biogeográfica, y evolución de la amplitud del nicho ecológico. Los resultados sugieren que es necesaria una revisión taxonómica detallada para las siguientes especies: *S. oliganthus*, *S. oblanceolatus*, *S. vimineus* y dos especies potencialmente nuevas. Los resultados de la evolución de caracteres morfológicos indican que tanto los caracteres florales como los vegetativos son muy variables y que por ende deben de usarse con cuidado en taxonomía. La historia biogeográfica de las especies concuerda con los eventos climáticos documentados para la CA-FP y sugiere que eventos de dispersión han sido importantes. La temperatura y la precipitación juegan un papel central en la definición de los nichos ecológicos de las especies analizadas y por lo tanto en su distribución geográfica. La amplitud de nicho varía entre las especies del complejo, pero también presenta señal filogenética. Esto sugiere que el proceso de especiación en este grupo es dinámico, con diferentes factores promoviendo la divergencia de linajes en *Streptanthus* y géneros afines.

# INTRODUCCIÓN

## Estudios filogenéticos de Brassicaceae

Las brasicáceas (familia Brassicaceae) son un grupo monofilético de 321 géneros y ~3,700 especies, de los cuales 302 géneros (3628 especies) han sido clasificados en 51 tribus, mientras que los 19 restantes no se han asignado a ninguna (Al-Shehbaz *et al.* 2006; Al-Shehbaz 2012a; Huang *et al.* 2015). Las brasicáceas han sido sugeridas como un buen modelo evolutivo debido a que forman una de las familias más diversas y mejor conocidas que se distribuyen ampliamente a nivel mundial (Al-Shehbaz *et al.* 2006; Beilstein *et al.* 2006, 2008; Franzke *et al.* 2011; Al-Shehbaz 2012a; Huang *et al.* 2015). A pesar de que muchas especies de brasicáceas son cultivos importantes (p. ej., brócoli, col, mostaza, canola), malezas (p. ej., *Capsella*, *Lepidium*, *Sisymbrium* y *Thlaspi*), y plantas ornamentales (p. ej., *Hesperis*, *Lobularia* y *Matthiola*) y de que el genoma mejor caracterizado para una planta es una brasicácea (la planta modelo *Arabidopsis thaliana*), el conocimiento de las relaciones filogenéticas en Brassicaceae sigue representando un reto, sobre todo al interior de las tribus (Koch *et al.* 2003; Al-Shehbaz *et al.*, 2006; Warwick *et al.* 2009; Couvreur *et al.*, 2010; Franzke *et al.* 2011; Cacho *et al.* 2014). Aún así, varios clados de la familia han sido utilizados para investigar duplicaciones del genoma completo (Vision *et al.* 2000; Simillion *et al.* 2002), poliploidías (Koch *et al.* 2003; Schranz y Mitchell-Olds 2006), diversificación no constante a través del tiempo (Couvreur *et al.* 2010), coevolución (Edger *et al.* 2015), tolerancia al estrés biótico y abiótico, evolución del genoma, evolución de defensas químicas (Cacho *et al.* 2015), auto-incompatibilidad, hibridización, evolución morfológica, evolución de especialización edáfica (Cacho y Strauss 2014) y radiación organísmica en etapas muy tempranas de su historia evolutiva (Koch *et al.* 2003; Huang *et al.* 2015).

Para entender la filogenia de la familia Brassicaceae se han llevado a cabo diversos estudios filogenéticos que han utilizado una gran diversidad de marcadores moleculares, entre

los que se encuentran: marcadores nucleares dominantes como isoenzimas (Koch y Hurka, 1999), microsátélites (Sharbel *et al.* 2004), RFLPs (Koch *et al.* 2003), RAPDs (Koch *et al.* 1996) y AFLPs (Koch *et al.* 2003), variación en los sitios de restricción de ADN de cloroplasto (Koch *et al.* 1996; Hall *et al.* 2002; Koch *et al.* 2003) y secuencias de ADN de regiones nucleares (Galloway *et al.* 1998). Entre las regiones comúnmente secuenciadas para brasicáceas se encuentran el espaciador interno transcrito localizado entre los genes nucleares de las subunidades pequeñas del RNA ribosomal (18-s5.8s-26s) que en conjunto forman la región conocida como ITS (por sus siglas en inglés, *internal transcribed spacer*; Mummenhoff *et al.* 1997; Al-Shehbaz *et al.* 2006) y otros marcadores de regiones no codificantes de tres genes de tRNA de cloroplasto (p. ej. *trnT*, *trnL*, *trnF*, *trnL intron*, y *trnT-trnL*, *trnL-trnF*, *ndhF* y *psbA-trnH*; Mummenhoff *et al.* 1997; Galloway *et al.* 1998; Koch *et al.* 2000, 2001a; Hall *et al.* 2002; Koch *et al.* 2003; Al-Shehbaz *et al.* 2006).

Existen varios estudios moleculares enfocados a inferir una filogenia a nivel de familia (Koch *et al.* 2001a; Koch *et al.* 2001b; Koch *et al.* 2003; Mitchell-Olds *et al.* 2005; Al-Shehbaz 2006; Bailey *et al.* 2006; Beilstein *et al.* 2006, 2008; Franzke *et al.* 2009, 2011; Huang *et al.* 2015). Otros estudios se han enfocado a nivel de tribu o inferior, logrando confirmar la monofilia de varios clados y géneros (O’Kane *et al.* 1996; Mummenhoff *et al.* 1997; Francisco-Ortega *et al.* 1999; Koch *et al.* 1999; Bailey *et al.* 2002; Crespo *et al.* 2000; Koch *et al.* 2000; Koch y Al-Shehbaz 2000; Warwick *et al.* 2002, 2004a, 2004b; Mitchell-Olds *et al.* 2005; Mummenhoff *et al.* 2005; Warwick y Sauder 2005; Bailey *et al.* 2006; Al-Shehbaz *et al.* 2006; Cacho *et al.* 2014). Sin embargo, aún no existen estudios con alta resolución filogenética que incluyan a todos los géneros de la familia. También, los estudios enfocados a nivel de tribu suelen carecer de resolución filogenética (O’Kane *et al.* 1996; Mummenhoff *et al.* 1997; Francisco-Ortega *et al.* 1999; Koch *et al.* 1999; Bailey *et al.* 2002; Crespo *et al.* 2000; Koch *et al.* 2000; Koch y Al-Shehbaz 2000; Warwick *et al.* 2002, 2004a,

2004b; Mitchell-Olds *et al.* 2005; Mummenhoff *et al.* 2005; Warwick y Sauder 2005; Bailey *et al.* 2006; Al-Shehbaz *et al.* 2006; Cacho *et al.* 2014).

### **Tribu Thelypodieae**

La tribu Thelypodieae está compuesta por ~230 especies y al menos 26 géneros distribuidos en Norte y Sur América y en las Islas al sur de la India (Al-Shehbaz 2006; Warwick *et al.* 2009; Al-Shehbaz 2012a). Es una de las tribus morfológica y ecológicamente más diversas de la familia Brassicaceae y también de reciente origen (Al-Shehbaz 2006; Warwick *et al.* 2009). Presenta una gran diversidad floral que incluye: diferencias en la longitud de los filamentos, ejerción o inclusión de los estambres, grado de enrollamiento de anteras (lineares vs. ovaladas o globosas), presencia vs. ausencia de ginóforo, corolas elaboradas vs. corolas reducidas, simetría actinomorfa vs. zigomorfa, polinización por viento o por insectos, y gran diversidad de colores de las flores, especialmente en *Streptanthus* (Al-Shehbaz 2006). Sin embargo, no existe un sólo carácter (sinapomorfía) que defina a la tribu, y la combinación de los mencionados presenta un alto nivel de homoplasia dentro de la familia Brassicaceae (Al-Shehbaz *et al.* 2006; Warwick *et al.* 2009; Al-Shehbaz 2012a).

La información filogenética contenida en marcadores tradicionalmente utilizados para inferir relaciones filogenéticas someras (como ITS, *ndhF*, *PHYA*, *trnL* y *trnH-psba3*) ha sido insuficiente para delimitar los géneros dentro de esta tribu, la cual representa uno de los grupos más difíciles para resolver relaciones filogenéticas en brasicáceas (Pepper y Norwood 2001; Warwick *et al.* 2002; Al-Shehbaz 2006; Bailey *et al.* 2006; Beilstein *et al.* 2006, 2008; Warwick *et al.*, 2009; Burrell 2010; Al-Shehbaz 2012a). Análisis recientes a nivel de la familia han excluido a los representantes de esta tribu, posiblemente por representar un reto filogenético (Huang *et al.* 2015). La dificultad para inferir las relaciones filogenéticas en Thelypodieae es consistente con una diversificación rápida y con un origen evolutivo reciente,

es decir, que el tiempo transcurrido desde su origen no ha sido suficiente para que los marcadores moleculares utilizados hayan acumulado diferencias suficientes (Al-Shehbaz *et al.* 2006; Warwick *et al.* 2009). De hecho, la gran diversidad en la morfología floral y ecología, y la distribución geográfica de las especies respaldan varios géneros o complejos de géneros (Al-Shehbaz 2012b).

### **Complejo Streptanthoide y género *Streptanthus***

El complejo Streptanthoide (tribu Thelypodieae) comprende de ~60 especies en tres géneros: *Caulanthus*, *Guillenia* y *Streptanthus* (Fig. 1 y S41; Pepper y Norwood 2001; Burrell y Pepper 2006; Burrell 2010; Burrell *et al.* 2011; Al-Shehbaz, 2012a; Cacho, *et al.* 2014). Los taxones incluidos dentro de este complejo presentan las siguientes características: (i) poseen una combinación de caracteres florales única (por ejemplo, un cáliz en forma de urna y flores fuertemente zigomórficas y con gran variación del color) y (ii) número cromosómico  $x = 14$  (Burrell *et al.* 2011; Al-Shehbaz 2012a; Cacho *et al.* 2014).

El complejo se distribuye desde el nivel del mar hasta los 3,600 m con una precipitación anual que va desde los 150 mm hasta los 1,500 mm y tiene un alto grado de especialización edáfica (Raven y Axelrod 1978; Kruckeberg y Rabinowitz 1985; Burrell 2010; Burrell *et al.* 2011; Cacho *et al.* 2014). Las flores dentro del complejo, y en especial en el género *Streptanthus*, se caracterizan por tener un cáliz urceolado y flores zigomorfas, así como flores con una gran variedad de colores, que contrasta con la flor crucífera de color amarillo típica de la familia Brassicaceae (Al-Shehbaz 2012a; Cacho *et al.* 2014). Dentro del complejo existe un alto grado de interfertilidad (~70%) (Al-Shehbaz *et al.* 2006; Warwick *et al.* 2009) que, junto con la poca resolución que existe para los marcadores moleculares, respalda la hipótesis de que las especies dentro de este grupo han pasado por radiaciones

adaptativas rápidas y/o evolución reticulada por eventos de hibridación (Al-Shehbaz *et al.* 2006; Warwick *et al.* 2009; Burrell 2010; Burrell *et al.* 2011).

El género *Streptanthus* presenta la mayor diversidad floral de todos los géneros dentro de la familia Brassicaceae (Al-Shehbaz 2006; Warwick *et al.* 2009), además de presentar un alto nivel de asociación ecológica con diferentes tipos de suelos. Este alto grado de especialización edáfica aunado a la gran diversidad morfológica y ecológica han llevado a botánicos a resaltar este grupo como uno de los ejemplos de diversificación asociada a endemismo edáfico (Raven y Axelrod 1978). Sin embargo, la falta de conocimiento de las relaciones filogenéticas del complejo había limitado su uso como modelo para estudiar la ecología evolutiva de la especialización edáfica, así como la evolución de la diversidad morfológica en uno de los grupos más diversos de Brassicaceae. Con base en la identificación de nuevos marcadores nucleares de copia sencilla (Cacho y Strauss 2013), Cacho *et al.* (2014) lograron obtener suficiente información filogenética para resolver las relaciones evolutivas entre los principales grupos de *Streptanthus* y géneros afines. Entre los resultados del trabajo de Cacho *et al.* (2014), se encuentran la monofilia del “complejo Streptanthoide”, la falta de monofilia recíproca entre los géneros *Streptanthus*, *Caulanthus*, *Guillenia*, *Thelypodium* y *Stanleya*, y que el género *Streptanthus* está segregado en dos clados más bien filogenéticamente distantes (Cacho, *et al.* 2014). Sin embargo, hay varias especies que claramente forman parte del complejo Streptanthoide y que no están representadas en el estudio filogenético de Cacho *et al.* (2014), por ejemplo *Streptanthus oblaceolatus*, *S. gracilis*, y *S. oliganthus*. Además, hay colectas recientes (Nick Jensen, 524) cuya determinación a especie, debido a características morfológicas, sugiere son especies potencialmente nuevas.

## **La provincia florística de California**

En el estado de California, en Estados Unidos, confluyen tres grandes provincias florísticas: (1) la provincia de California (CA-FP) que abarca gran parte del estado y pequeñas partes adyacentes de Oregon, Nevada y Baja California, México; (2) la provincia del Desierto, y; (3) la provincia de la Gran Planicie Central (Great Basin). La CA-FP es la provincia más grande y botánicamente más diversa de California. Se compone de seis grandes regiones: Northwestern (NW), Cascade Ranges (CaR), Sierra Nevada (SN), Great Central Valley (GV), Central western California (CW) y Southwestern California (SW). Estas regiones están delimitadas por tres variables: topografía, clima y vegetación (Baldwin y Goldman 2012).

El clima mediterráneo, la historia geológica, la gran diversidad de sustratos y la topografía de la CA-FP han sido utilizados para explicar la gran diversidad de la flora de esta región, que es reconocida como una de las más ricas en diversidad y endemismos en plantas (Baldwin 2014). La CA-FP es reconocida por el Conservation International como la única área de los 35 hotspots de biodiversidad a nivel mundial que se encuentra en Norteamérica (Calsbeek *et al.* 2003; Myers *et al.* 2014; Baldwin 2014). La gran complejidad geológica e historia climática, así como la diversidad topográfica y de condiciones edáficas, que han implicado diversificación *in situ* y neoendemismos en tiempos relativamente cortos, convierten a la CA-FP en un excelente modelo para estudiar patrones y procesos de evolución en plantas a nivel molecular, morfológico y ecológico (Baldwin 2012).

## **Biogeografía y modelos de distribución de especies**

Uno de los principales objetivos de la biología evolutiva es conocer la historia biogeográfica de las especies y de los clados. Es decir, documentar su origen, persistencia, dispersión y extinción en el espacio y tiempo, para entender la distribución actual de la biodiversidad en la Tierra (Ree *et al.* 2005; Ree y Smith 2008; Ackerly 2009; Anacker y Strauss 2013). Para evaluar la historia biogeográfica de los linajes basándose en un árbol filogenético, se han desarrollado una serie de métodos que permiten inferir o reconstruir las distribuciones ancestrales (Ree *et al.* 2005; Ree y Smith 2008; Ackerly 2009; Matzke 2014). Entre los métodos más utilizados se encuentran el modelo de dispersión –extinción – cladogénesis (DEC) desarrollado por Ree *et al.* (2005). Una modificación subsecuente al modelo DEC que incluye la posibilidad de incorporar explícitamente eventos de “efecto-fundador” (DEC+J), fue desarrollada por Matzke (2014). Ambos modelos permiten incorporar la filogenia, los tiempos de divergencia y los procesos biogeográficos.

Los modelos de nicho ecológico (ENM, por sus siglas en inglés, *Environmental Niche Models*) son una herramienta muy importante en biogeografía y en ecología en general. Entre otras cosas, los ENMs pueden servir para modelar la distribución de una especie y determinar los factores que influyen en los límites de su distribución geográfica (Broennimann *et al.* 2012). En un sentido estricto, los ENMs se diferencian de los modelos de distribución de especies (SDM, por sus siglas en inglés) porque estos últimos incluyen interacciones bióticas (Peterson 2006), mientras que los ENMs están basados únicamente en variables climáticas (Soberón 2007). Los ENMs relacionan los datos de ocurrencias de las especies con información ambiental y características espaciales de la localidad. Al basarse sólo en estas variables y excluir otras (e.g. interacciones bióticas, demografía) la predicción del modelo puede no ser acertada (Elith y Leathwick 2009). Los métodos basados en ENMs pretenden relacionar el nicho fundamental de la especie (*i.e.* el conjunto de condiciones ambientales en

las que una especie puede vivir; Elith y Leathwick 2009) con las áreas de distribución de las especies. Así, estos métodos permiten cuantificar no sólo las características del nicho ecológico de las especies, sino aspectos como la amplitud de nicho y el grado de solapamiento de nichos entre especies (Soberón y Nakamura 2009). En combinación con estudios filogenéticos, métodos basados en ENMs permiten estudiar patrones evolutivos en la amplitud y solapamiento del nicho, y los patrones resultantes pueden informarnos sobre los procesos que dan origen a la diversidad (Soberón y Nakamura 2009).

En este estudio, se pretende ampliar el conocimiento sobre las relaciones filogenéticas del género *Streptanthus* y géneros afines. Además, utilizando la filogenia como marco de referencia, se busca evaluar la evolución de caracteres morfológicos y la evolución de la amplitud del nicho, y evaluar la relación entre aspectos del nicho y biogeográficos. Para inferir la filogenia de *Streptanthus* s.l., se amplió el muestreo taxonómico y se implementaron métodos de máxima verosimilitud y bayesianos. Para el estudio de los caracteres morfológicos se utilizaron mapeos estocásticos y la visualización de caracteres continuos. Se evaluó la historia biogeográfica mediante los modelos DEC y DEC+J. Para evaluar la evolución de nicho, primero se construyeron modelos de distribución de especies que fueron la base para estimar métricas de la amplitud de nicho, y después se evaluó la señal filogenética de la amplitud de nicho y su evolución en tiempo evolutivo.

## OBJETIVOS

### General:

Contribuir al conocimiento de las relaciones filogenéticas de *Streptanthus* s.l. (*Streptanthus* y géneros afines), e investigar la evolución morfológica, biogeográfica y del nicho ecológico en *Streptanthus* s.l. en un marco filogenético.

### Particulares:

- Determinar la ubicación filogenética de las especies *Streptanthus gracilis*, *S. oliganthus*, *S. oblanceolatus*, *S. vimineus*, *S. lilacinus* y de una especie nueva potencial, usando los marcadores desarrollados por Cacho y Strauss (2013).
- Con base en la filogenia obtenida, evaluar la evolución de caracteres morfológicos (p. ej. color de las flores, indumento y características de las hojas) y de historia de vida. Este ejercicio permitirá establecer si existen caracteres que puedan ser utilizados como base para una revisión taxonómica del grupo.
- Evaluar la evolución del nicho ecológico y su relación con biogeografía en *Streptanthus* y géneros afines, en un marco filogenético.

## HIPÓTESIS

1. Con base en similitudes morfológicas y literatura taxonómica, se hipotetizan las siguientes relaciones filogenéticas:

- *Streptanthus gracilis* es especie hermana o pariente muy cercano a *S. fenestratus*. Ambas especies comparten flores lilas con venas oscuras, hojas divididas y apariencia general. Geográficamente, ambas están restringidas a la Sierra Nevada, donde *S. gracilis* tiende a ocurrir en elevaciones mayores (Al-Shehbaz, 2010).
- *S. oblanceolatus* es afín a *S. tortuosus* (Cacho, *com. pers.* 2016). Comparten la forma de vida bianual, hojas enteras con cutículas gruesas, y flores amarillo claro con cálices urceolados. La morfología general sugiere que es miembro del clado Tortuosus Alliance (*sensu* Cacho *et al.* 2014).
- *S. oliganthus* es afín a *S. cordatus* (Al-Shehbaz, 2010). La base de esta relación es la perennialidad, flores marrones o moradas, y la forma de vida general. *S. oliganthus* se distingue de *S. cordatus* principalmente por presentar hojas basales con márgenes enteros y pecíolos usualmente no alados.
- *S. vimineus* pertenece al clado BBM (*sensu* Cacho *et al.* 2014). Planta anual restringida a suelos de serpentina en condados de Colusa, Napa y Lake en California. Cáliz urceolado y flores blancas. La especie *S. vimineus* ha sido tratada como cercana a *S. barbiger* (Al-Shehbaz, 2010) pero distinguida de la misma por presentar hojas caulinares auriculadas.
- *S. lilacinus* es afín a *Caulanthus anceps*, y posiblemente a *Guillenia flavescens*. En la descripción de *S. lilacinus*, Hoover (1936) es explícito sobre la relación entre esta nueva especie y *C. anceps* y *G. flavescens*. En particular, establece que la relación es más probable con *C. anceps* con base en el hábito

y aspecto general, pero es claro en la afinidad a *Streptanthus* con base en presencia de pétalos ondulados.

- La especie nueva (*S. sp. nov.*) es afín a *S. cordatus* o *S. bernardinus*, con base en hábito, forma de vida perenne, distribución geográfica hacia el sur de California y aspecto general (Nick Jensen 2016, *com. pers.*).

2. Berg (1959, 1960) propuso que se esperaría que los caracteres vegetativos fueran más variables que los caracteres de morfología floral, debido a que las demandas funcionales de polinización pueden ejercer una restricción en la morfología floral. Sin embargo, otros autores (p. ej. Pélabon *et al.* 2013) propusieron que los factores ambientales también juegan un papel importante en la evolución diferencial de los caracteres morfológicos (vegetativos vs. florales). El género *Streptanthus* presenta una gran amplitud ecológica y una gran diversidad floral, que sobrepasa al resto de la familia (Al-Shehbaz 2006; Cacho *et al.* 2014). Esta gran diversidad floral, sugiere que los caracteres florales serán más lábiles (variables) desde un punto de vista evolutivo que los caracteres de morfología vegetativa.
3. La teoría sugiere que existe una relación positiva entre la amplitud del nicho ecológico y la distribución geográfica de especies emparentadas, es decir, que especies cercanas tienen una amplitud de nicho y distribución geográfica similares (Brown 1984). En *Streptanthus* y géneros afines observamos diferencias entre las distribuciones geográficas de especies cercanas. Por lo tanto, hipotetizamos que la amplitud del nicho ecológico en *Streptanthus* y sus géneros afines será evolutivamente lábil (variable).

## MATERIALES Y MÉTODOS

*Secuencias* - Como punto de partida, se utilizó la matriz de datos de Cacho, *et al.* (2014), que consiste de 138 accesiones (individuos) que representan a 46 de las 53 especies del complejo Streptanthoide y sus géneros afines (*Streptanthus*, *Caulanthus*, *Guillenia*, *Thelypodium*, *Stanleya*, *Streptanthella* y *Sibaropsis*). Esta matriz incluye información de seis genes nucleares (AT4G34700, AT3G14940.1, AT1G61620, AT1G09570.1, AT3G41979 y AT1G56590) y dos de regiones de cloroplasto (*trnL* y *trnH-psbA*) (Tabla 1).

Se añadieron secuencias nuevas que fueron generadas para 29 accesiones para el gen AT4G34700, 17 para AT1G56590, 26 para AT3G41979 y 23 para AT3G14940.1. Estas secuencias representan a las especies *Streptanthus gracilis*, *S. oliganthus*, *S. oblanceolatus*, *S. vimineus*, *S. lilacinus* y una potencial especie nueva (representada por las colecciones: Nick Jensen 524 y 2419)

*Alineamiento* - Las matrices fueron alineadas por separado con el algoritmo de Muscle v3.8.31 (Edgar 2004a, 2004b) implementado en Mesquite v3.04 (Doe 2012; Za 2014; Maddison y Maddison 2015) para los ocho genes. El alineamiento de cada matriz se verificó manualmente en McClade v4.08 utilizando un equipo PowerMac v.11.2 con sistema operativo MacOSX v.10.4.11 (Maddison y Maddison 2005). Posteriormente, se concatenaron las matrices con el programa SequenceMatrix v1.8 (Meier *et al.* 2006).

*Análisis filogenéticos* - Se realizaron los análisis filogenéticos para cada gen por separado, y también para la matriz concatenada. Los modelos de sustitución y esquemas de partición utilizados fueron los sugeridos por los programas ModelTest v2.1.7 (Guindon y Gascuel 2003; Darriba *et al.* 2012) y PartitonFinder v1.1.1 (Lanfear *et al.* 2012). Para la

matriz concatenada se evaluaron dos esquemas de partición: por gen y una matriz hiperparticionada, usando PartitionFinder v1.1.1.

Se llevaron a cabo los siguientes análisis filogenéticos: (1) análisis de máxima verosimilitud utilizando RaxML v8 (Stamatakis 2006a, 2006b; Stamatakis *et al.* 2008; Miller *et al.* 2010); (2) análisis de inferencia bayesiana utilizando MrBayes v3.2.6 (Huelsenbeck y Ronquist 2001; Ronquist y Huelsenbeck 2003), y (3) análisis de inferencia bayesiana para obtener fechamientos relativos de los clados utilizando BEAST v1.8.3 (Drummond *et al.* 2012). Todos los análisis se realizaron en la plataforma Cyberinfraestructure for Phylogenetic Research (CIPRES; (Miller 2009)) albergada en el San Diego Supercomputer Center (<http://www.phylo.org/>).

Los análisis en RaxML para cada gen y para los dos esquemas de partición de la matriz completa, se realizaron con 1,000 búsquedas heurísticas, 2,000 iteraciones de bootstrap y bajo los modelos de evolución sugeridos por PartitionFinder con el criterio de información Akaike corregido (AICc, por sus siglas en inglés (Hurvich y Tsai 1989)). Cuando no se pudo implementar el modelo sugerido, se utilizó el modelo general más cercano.

Tanto para los análisis de MrBayes como de BEAST se utilizó el programa Tracer v1.6 (Rambaut *et al.* 2014) para evaluar el comportamiento de las cadenas MCMC y asegurar que estas convergían y que alcanzaban valores de estacionariedad (valores de ESS >200). También se verificó que hubiera un buen muestreo de los parámetros por la MCMC, incluyendo la verosimilitud de los árboles para cada partición.

En MrBayes, se analizó cada gen de manera individual bajo su mejor modelo para buscar incogruencias y posteriormente se realizaron los análisis con la matriz concatenada. Para estos análisis individuales para cada gen, se realizaron dos análisis de dos corridas cada uno con cuatro cadenas y cinco millones de generaciones, con una frecuencia de muestreo de 1,000 generaciones y el parámetro de temperatura con valor de 0.5.

Para la matriz concatenada, en MrBayes, se evaluaron los dos esquemas de partición, por gen y el esquema sugerido por PartitonFinder, con la técnica de reversible jump (Huelsenbeck *et al.* 2004) y en tres análisis distintos con una repetición independiente cada uno: dos corridas de dos cadenas cada una; dos corridas de cuatro cadenas cada una, y; dos corridas de seis cadenas cada una. Para el esquema de partición por gen, el análisis consistió de 50 millones de generaciones con una frecuencia de muestreo de 50,000 generaciones y una temperatura de 0.03. Los únicos parámetros vinculados (linked) fueron la topología y la longitud de las ramas (parámetros no vinculados: revmat, pinvar, shape, statefreq, Tratio). Para el esquema de hiperpartición se utilizaron 100 millones de generaciones con una frecuencia de muestreo de 20,000 generaciones y una temperatura de 0.03. Para todos los análisis, se ajustaron los valores de temperatura y otros parámetros mediante un proceso iterativo que se basó en evaluar el comportamiento de las cadenas usando gráficas (en Tracer v1.6), las frecuencias de separación (split frequencies) entre las corridas., y asegurando que la frecuencia del intercambio de cadenas estuviera entre 0.1-0.8.

Para los análisis en BEAST, se partió de los parámetros utilizados por Cacho *et al.* (2014). Se probó el desempeño de los análisis MCMC bajo distintas condiciones y parámetros incluyendo el muestreo (se realizaron análisis sin la región correspondiente al gen *trnL*), esquema de partición (se evaluaron los dos esquemas para la matriz completa) y modelos de evolución. El análisis preliminar consistió en 50 millones de generaciones sobre el que se optimizaron los parámetros para alcanzar un comportamiento estable de las cadenas MCMC y valores adecuados de ESS. Para el análisis final en BEAST, se hicieron dos análisis de 100 millones de generaciones con una frecuencia de muestreo cada 10,000 generaciones cada uno. No se vincularon los modelos de sustitución para cada partición, pero sí la topología. Se utilizó un reloj relajado (*uncorrelated relaxed clock lognormal*) con parámetros basados en Beilsetin *et al.* (2006, 2008), usando el modelo *Birth-Death* como prior de especiación y una

*uclid mean* de 10. Se utilizó un árbol UPGMA como árbol de inicio y no hubo ninguna restricción en cuanto a la topología. Se verificó el comportamiento de las cadenas en Tracer v1.6. Utilizando LogCombiner v1.8.3 (Drummond *et al.* 2012) y con base en gráficas obtenidas en Tracer v1.6, se descartó el 10-30% de las corridas como *burn-in* y se combinaron los árboles de corridas estables. Se recuperó el árbol de mayor credibilidad de clados (MCCT, por sus siglas en inglés) utilizando la mediana para las alturas de nodo en TreeAnnotator v1.8.3 (Drummond *et al.* 2012). Este MCCT es un árbol ultramétrico con una calibración relativa que fue la base para evaluar la evolución de caracteres y de la amplitud del nicho ecológico. Para visualizar los árboles de todos los análisis se utilizó FigTree v1.4.2 (2006-2012, Andrew Rambaut, Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, UK).

*Evolución de caracteres morfológicos* - Utilizando el MCCT como marco de referencia, se evaluó la evolución de caracteres morfológicos con el paquete “phytools” (Revell 2012) del lenguaje de programación R v3.3.1 (R Core Team 2016) y comparar la evolución de algunos caracteres vegetativos y florales. La elección de los caracteres se basó en las descripciones de las especies (Rydberg 1907; Payson 1922; Hauser y Crovello 1982; Al-Shehbaz 2010; Burrell *et al.* 2011; Baldwin, *et al.* 2012; Al-Shehbaz 2012a; Cacho *et al.* 2014) complementadas con fotografías y bases de datos (p.ej. Calphotos, Calflora). Se construyó una matriz morfológica para los siguientes caracteres: historia de vida (anual si/no), altura mínima (dm), altura máxima (dm), hojas glabras (si/no), hojas glaucas (si/no), hojas divididas (si/no), hoja basal dentada (si/no), hoja caulinar sésil (si/no), hoja caulinar dentada (si/no), callosidades (si/no), cáliz morado (si/no), cáliz inflado (si/no), penacho (si/no), filamentos fusionados (si/no) y flor zigomórfica (si/no). Para ello, se utilizaron los siguientes recursos: (1) Flora of North America, vol. 22 <http://floranorthamerica.org> (Al-Shehbaz,

2010); (2) el Jepson Manual (Baldwin y Goldman 2012) y (3) la observación de fotos en <http://calphotos.berkeley.edu>.

Se utilizó el mapeo estocástico bayesiano de caracteres para inferir el número de transiciones para cada uno de los caracteres discretos (Huelsenbeck *et al.* 2003; Revell 2013). Los análisis se realizaron utilizando la función MAKE.SIMMAP (Revell 2013) del lenguaje de programación R v3.3.1 (R Core Team 2016). Se llevaron a cabo 1,000 simulaciones de posibles historias para cada caracter con 1,000 generaciones para la MCMC. Las 1,000 simulaciones para los caracteres binarios (p. ej. forma de vida anual, características de las hojas, presencia de callosidades, características del cáliz, flor zigomórfica, condición de filamentos, glauco, y tolerancia y/o endemismo a suelos de serpentina) fueron resumidas con la función *densityMap* (Revell 2013). Las 1,000 simulaciones para caracteres no binarios únicamente fueron mapeadas con la función *plotSimmap* (Revell 2013). Los caracteres continuos fueron únicamente visualizados con la función *contMap* (Revell 2013).

Para evaluar si los caracteres florales son más lábiles (variables) que los morfológicos o ecológicos, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) en el lenguaje de programación R v3.3.1 (R Core Team 2016), comparando el número de cambios según el tipo de caracter (vegetativo, floral y ecológico).

*Evaluación de la historia biogeográfica* - Los análisis de escenarios biogeográficos se realizaron con el paquete “BioGeoBEARS” (Matzke 2012), del lenguaje de programación R v3.3.1 (R Core Team 2016). Las áreas biogeográficas para las especies se establecieron con base en su distribución actual y las regiones de la provincia florística de California, según el Jepson Manual (Baldwin y Goldman 2012). Se definieron en total seis áreas: SW (Southwestern), CW (Central Western California), NW+CaR (Northwestern California y

Cascade Ranges), SN (Sierra Nevada), D (Desert Province) y OCFP (fuera de la provincia florística de California).

Como marco para estudiar la biogeografía de *Streptanthus* y géneros afines, se utilizó el MCCT obtenido en BEAST, fechado con base en una calibración secundaria (García-Sandoval *et al.* datos no publicados). Se buscó el modelo biogeográfico de mayor ajuste comparando los modelos de dispersión-extinción-cladogénesis (DEC; Ree *et al.* 2005, 2008) y su modificación consecuente, que permite un modelo de dispersión por saltos (DEC+J; Matzke 2014), utilizando verosimilitud (LnL), y sin imponer restricciones.

*Estimación de amplitud de nicho ecológico* - Los datos de ocurrencia para todas las especies fueron obtenidos de las siguientes bases de datos públicas: IDIGBIO (<https://www.idigbio.org>), UNIBIO (<http://unibio.unam.mx>) y GBIF (<http://www.gbif.org>). Los datos fueron curados utilizando el programa QGIS v2.14.3 (Quantum GIS Development Team 2016) eliminando registros con posibles errores de digitalización y los datos que se encontraran lejanos de la distribución conocida. Para ejemplares problemáticos, se realizó la revisión y consulta de ejemplares de herbario e incluso con los colectores mismos. Por ejemplo, la colección de S. Boyd 10519 está identificada como *C. amplexicaulis*, pero esta colección está por fuera de la nube de puntos de *C. amplexicaulis amplexicaulis*. Para corroborar la identidad de este ejemplar, por un lado, se evaluó una foto del ejemplar depositado en el herbario de Rancho Santa Ana Botanic Garden y, por otro lado, se contacto directamente a Steve Boyd. Como resultado de esta correspondencia y observaciones se corroboró que la determinación inicial fue errónea, y que este ejemplar corresponde a un *S. cordatus*. Otro caso fue la colección Birgit Semsrott 1702, originalmente asignada como un *S. howellii*. Se corroboró con Dick Olmstead, curador del herbario donde el espécimen está depositado, que éste ejemplar corresponde a un ejemplar de *S. tortuosus*.

La construcción de los modelos de nicho ecológico (ENMs) y la cuantificación de la amplitud del nicho fueron implementadas para especies que tuvieran un mínimo de 10 registros por lo que se excluyó a *Streptanthus bracteatus* (8 registros), *S. cutleri* (1 registro), *S. maculatus* (9 registros), *S. sparsiflorus* (2 registros) y *S. vernalis* (1 registro). No se elaboró modelo para *Sisymbrium irio* debido a que no es una especie de la tribu Thelypodieae y es invasora y exótica en muchas partes del mundo. En total, se elaboraron ENMs y calcularon las medidas de amplitud de nicho para 52 especies, usando el paquete ENMTools (Warren *et al.* 2008) implementado en el lenguaje de programación de R v3.3.1.

Los datos para las 19 capas bioclimáticas utilizados para la construcción de los ENMs fueron descargados de Worldclim v1.4 (Hijmans *et al.* 2005; [www.worldclim.org](http://www.worldclim.org), descargadas el 09 de septiembre del 2016) a una escala de 30'' (resolución de ~1km<sup>2</sup> en el Ecuador). Se estableció un buffer de 50 km a partir de los puntos de presencia para delimitar un área geográfica para el modelado y se realizó el corte de capas bioclimáticas con base en un raster de elevación previamente delimitado para Canadá, Estados Unidos y México (Mainali *et al.* 2015).

Durante la construcción de los ENMs se buscó modelar el nicho realizado de las especies y evitar sobreestimar las distribuciones de las especies. Las distribuciones sobrestimadas se traducen en la sobreparametrización de los modelos, lo cual limita su adecuación (Elith y Leathwick 2009; Evans *et al.* 2009; Broennimann *et al.* 2012; Mainali *et al.* 2015). También, se realizó un análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés) para crear grupos de variables climáticas y utilizar los componentes que tuvieran los eigenvalores más altos (buscando representar >99%; Warren *et al.* 2008). Con base en los componentes principales y los datos georreferenciados se tomaron 10,000 puntos al azar que fueron utilizados como referencia para el modelo (*background*). Los mapas de los ENMs se obtuvieron con Maxent v3.3.3 (Phillips *et al.* 2006).

Para cuantificar la amplitud del nicho se utilizaron las dos métricas de Levin, la D de Schoener (Schoener's D) y el área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés; Colwell y Futuyma 1971; Evans *et al.* 2009):

- las dos métricas de Levin calculadas por ENMTools (que reflejan la amplitud geográfica (Warren *et al.* 2008).

La métrica de Levin 1 se calcula como  $\hat{B} = \frac{1}{\sum p_j^2}$

La métrica de Levin 2 se calcula como  $H'_i = - \sum_{j=1}^r p_{ij} \log p_{ij}$

- la D de Schoener con respecto a los componentes principales (PCs, por sus siglas en inglés) calcula la similitud del nicho con el ambiente al estimar el grado de solapamiento del nicho ecológico (calculado con base en los ENMs) con el ambiente disponible cuantificado por un PC (Warren *et al.* 2008). La D de Schoener se calcula como  $D_{(pX,pY)} = 1 - 1/2 \sum |p_{x,i} - p_{y,i}|$ , donde  $p_{x,i}$  representa la probabilidad de ocurrencia de un taxon  $x$  dentro de una categoría  $i$  (en este caso,  $i$  es una localidad geográfica).
- AUC train y AUC test miden la habilidad del modelo para discriminar entre sitios donde la especie está presente vs. sitios donde está ausente (Elith *et al.* 2006).

La caracterización del nicho se basa, generalmente, en el uso ENMs. Sin embargo, se ha reportado que las medidas de nicho obtenidas a partir de los ENMs varían dependiendo de la extensión y distribución de los gradientes ambientales en el área de estudio y, probablemente, también por cuestiones relacionadas con el ajuste del modelo (Broennimann *et al.* 2012). Debido a esto, también se utilizó el método propuesto por Broennimann *et al.* (2012) para estimar la amplitud de nicho a partir de los puntos de presencia y no de los

ENMs. Al basarse en los puntos de presencia, y no en modelos, las métricas de Broennimann *et al.* (2012) son, en principio, medidas más directas y posiblemente menos sesgadas.

*Evolución de la amplitud del nicho ecológico* – La señal filogenética es utilizada para cuantificar el grado de similitud de un atributo o característica entre especies cercanamente emparentadas. Un atributo exhibe alta señal filogenética cuando especies cercanamente relacionadas tienden a ser parecidas en este atributo, es decir, cuando valores del atributo se correlacionan con la distancia filogenética entre las especies. A pesar de informar sobre el patrón filogenético, los valores de señal filogenética por sí mismos no permiten hacer inferencia sobre los procesos o mecanismos que llevaron a las semejanzas o diferencias observadas entre las especies para un atributo dado (Blomberg *et al.* 2003).

Para estimar la señal filogenética en la amplitud del nicho ecológico en este estudio, se utilizó la  $K$  de Blomberg (Blomberg *et al.* 2003), que es una medida estándar para caracteres continuos. La  $K$  de Blomberg asume que la evolución de caracteres puede ser modelada con movimiento browniano (MB). Si un carácter evoluciona de acuerdo a la filogenia, tendrá un valor de  $K=1$ . Valores de  $K<1$  significan que los parientes cercanos son menos parecidos de lo esperado bajo un modelo de evolución de MB, es decir, que el carácter evoluciona de manera independiente a la filogenia. Por el contrario, valores de  $K>1$ , sugieren que los parientes cercanos son más parecidos que lo esperado bajo un modelo de MB, indicando que la evolución del carácter está fuertemente ligada a la filogenia (Blomberg *et al.* 2003). Los análisis para evaluar la señal filogenética en la amplitud de nicho se realizaron con la función *phylosignal* del paquete “picante” v1.6 (Kembel *et al.* 2010) en el lenguaje de programación R v3.3.1 (R Core Team 2016). Se calculó la  $K$  de Blomberg para cada una de las medidas de amplitud de nicho utilizadas en 1,000 árboles *postburnin* escogidos al azar de las dos mejores corridas de BEAST. Se obtuvo la mediana para la  $K$  de Blomberg (mediana), la varianza

asociada a ella (intervalo de confianza del 95%), y para valores de P que permiten evaluar el soporte estadístico de los valores estimados para  $K$  (basados en un procedimiento de randomización). Se visualizó la amplitud de nicho en la filogenia con la función *contMap* (Revell 2013), también en R v3.3.1 (R Core Team 2016).

Para examinar posibles patrones en la variación de la amplitud de nicho ecológico en tiempo evolutivo en *Streptanthus* y géneros afines, primero se estimaron los estados ancestrales para amplitud de nicho en cada uno de los nodos del MCCT, usando funciones de los paquetes phytools, ape, y geiger en R. Posteriormente, se evaluaron modelos lineares para evaluar la amplitud de nicho usando como variable independiente el tiempo transcurrido.

## RESULTADOS

### *Análisis filogenéticos*

De la matriz de datos de Cacho, *et al.* (2014) sólo se conservaron las accesiones con datos para tres o más genes. La matriz final completa consiste de 6,065 caracteres para 159 accesiones que representan a 53 especies del complejo *Streptanthoide* y géneros afines y, una nueva especie potencial. Los datos de las matrices por gen y concatenada, incluyendo sus dimensiones, esquema de partición y los modelos de evolución utilizados se presentan en la Tabla 1. En la Tabla 2 se muestra el esquema de hiperpartición para la matriz concatenada obtenido con PartitonFinder y los modelos sugeridos por MrBayes utilizando el método de reversible jump. Los árboles de genes individuales, utilizando tanto RAxML como MrBayes, varían en el grado de resolución, desde muy poca resolución (p. ej. AT3G41979, AT1G09570.1, *trnL*, *trnH-psbA*; Figs. S1-S8) hasta una resolución moderada (p. ej. AT4G34700, AT1G56590, AT3G14940.1, AT1G61620; Figs. S9-S16). Sin embargo, las topologías no son discordantes.

**Tabla 1.** Dimensiones de la matriz por gen y concatenada, esquema de partición por gen y modelos de evolución implementados.

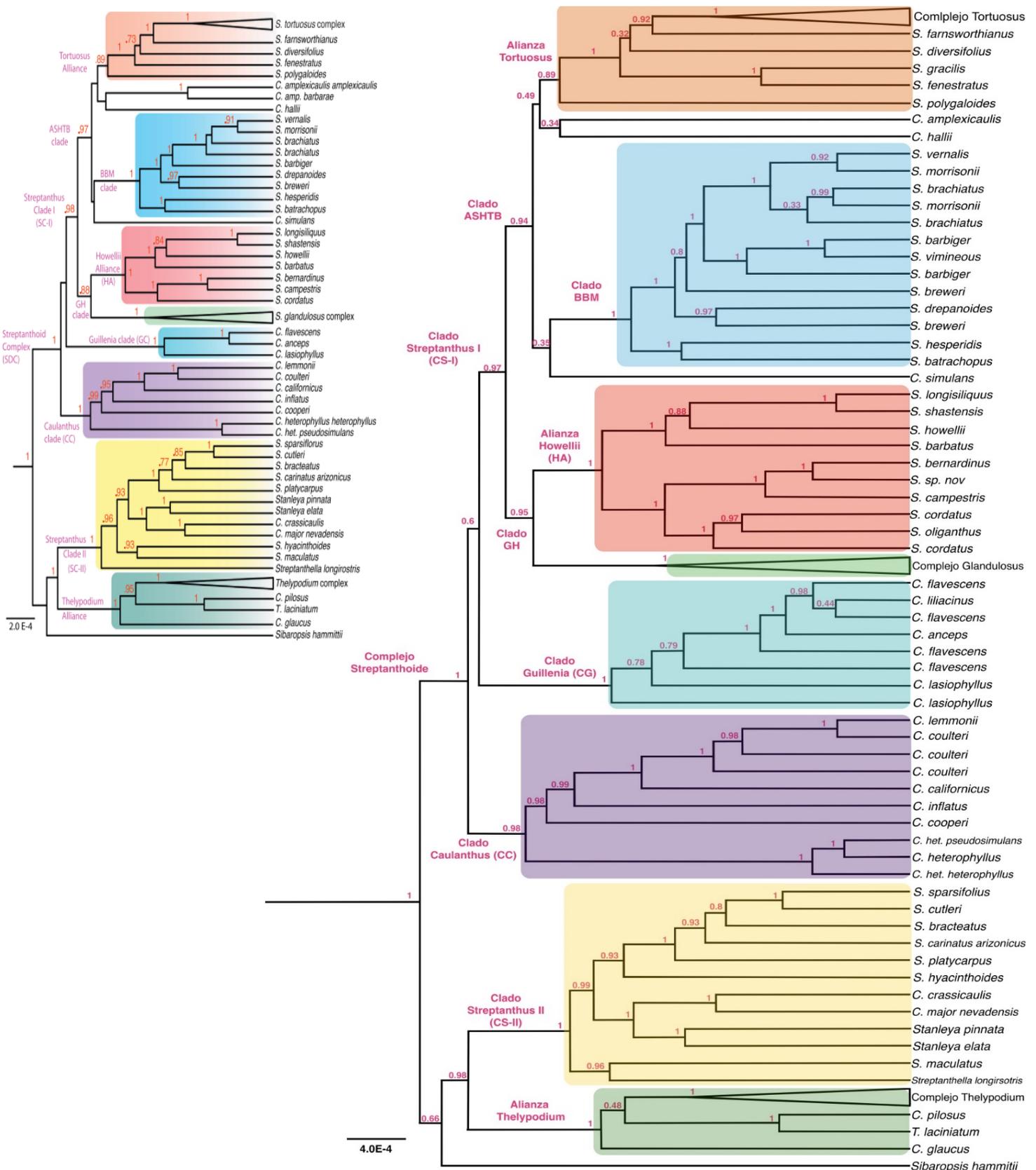
CARACTERÍSTICAS DE LA MATRIZ				MODEL TEST			PARTITION FINDER		MRBAYES
<i>Gene</i>	<i># taxa</i>	<i># char</i>	<i>Caracteres</i>	<i>BIC</i>	<i>AIC</i>	<i>-lnL</i>	<i>BIC</i>	<i>AICc</i>	<i>modelo implementado<sup>a</sup></i>
AT4G34700 (15B)	105	767	1-767	TPM2uf+G	TPM2uf+G	GTR+G	HKY+G	HKY+G	HKY+G
AT1G56590 (G70)	121	949	768-1716	TIM3+G	TrN+G	GTR+G	HKY+G	GTR+G	GTR+G
AT3G41979 (ITS)	163	683	1717-2399	SYM+G	SYM+G	GTR+G	SYM+G	SYM+G	SYM+G
AT1G61620 (X03)	133	1633	2400-4032	HKY+G	HKY+G	GTR+G	HKY+G	TVM+G	GTR+G
AT1G09570.1 ( <i>phyA</i> )	130	890	4033-4922	TVM+G	TPM2+G	GTR+G	TVMef+G	TVM+G	GTR+G
<i>trnH-psbA</i>	55	446	4923-5367	TPM2uf+G	F81+G	GTR+G	F81+G	TVM+G	GTR+G
<i>TrnL</i>	58	389	5368-5757	F81	F81+G	GTR+G	F81	F81	F81
AT3G14940.1 (PPC)	149	307	5758-6065	TPM2uf+G	HKY+G	GTR+G	K80+G	TVM+G	GTR+G
Todos los genes	159	6065	1-6065	TIM2+G	GTR+G	GTR+G	--	--	reversible jump

<sup>a</sup> Modelo final implementado en los análisis que garantiza un comportamiento estable de las cadenas.

**Tabla 2.** Esquema de hiperpartición para la matriz concatenada y modelos de evolución sugeridos por PartitionFinder v1.1.1 y por MrBayes v3.2.6 utilizando reversible jump.

Partición	Caracteres	Modelo Partition Finder (AICc)	Modelos MrBayes (reversible jump) <sup>a</sup>
A	1-767, 5935-6010	HKY+G	123121
B	768-1369, 1393-1449	GTR+G	123114
C	1370-1392,1450-1464	K81uf+G	123321 (K80)
D	1465-1716	HKY+G	121121 (HKY)
E	1717-2121, 2193-2237	SYM+G	123451
F	2122-2192, 2238-2378	SYM+G	121131
G	2379-2399, 2400-2441, 5758-5934	SYM	121343
H	2442-3857	HKY+G	121121
I	3858-4032, 6011-6065	K81+G	121321 (K80)
J	4033-4922	TVM+G	123121
K	4923-4967	TVM+G	123425
L	4968-5110, 5111-5367	TVM+G	121312
M	5368-5757	F81	111111 (F81/JC69)

<sup>a</sup> Modelo final implementado en los análisis en BEAST v1.8.3.



**Figura 1.** Árbol de máxima credibilidad (MCCT) obtenido en BEAST que recupera la estructura filogenética propuesta por Cacho *et al.* (2014) (superior izquierda). Se muestran los valores de credibilidad de clado encima de las ramas. Los grupos externos, *Thysanocarpus* y *Sisymbrium*, fueron removidos para efectos de visualización. Las abreviaciones son: clado BBM (por *S. batrachopus*, *S. brachiatus* y *S. morrisonii*); clado ASHTB (por *C. amplexicaulis*, *C. simulans* y *C. hallii*, Alianza Tortuosus y clado BBM); clado HA (Alianza Howellii); clado SG (complejo *S. glandulosus*); clado GH (Glandulosus-Howellii); clado GC (clado Guillenia); CC (clado Caulanthus).

## Sistemática

Los análisis para la matriz concatenada utilizando BEAST, MrBayes y RAxML recuperan la filogenia propuesta por Cacho *et al.* (2014) (Fig. 1; S17 y S18, respectivamente).

La especie *Streptanthus gracilis* se recupera en la filogenia dentro de la Alianza Tortuosus y como especie hermana de *S. fenestratus*. La especie *S. oliganthus* se encuentra dentro de la Alianza Howellii y anidada en *S. cordatus*. La especie *S. oblanceolatus* pertenece al complejo Tortuosus y anidada en *S. tortuosus*. La especie *S. vimineus* dentro del Clado BBM (*S. batrachopus*, *S. brachiatus* y *S. morrisoni*) y anidada en *S. barbiger*. La especie *S. lilacinus* pertenece al clado Guillenia, anidada en *Caulanthus flavescens*. La especie nueva potencial se ubicó dentro de la Alianza Howellii como especie hermana de *S. bernardinus* (Fig. 2).

Dado lo anterior, se determinó que: *S. gracilis* es una especie monofiléticamente recíproca con *S. fenestratus*, que *S. oliganthus* es un *S. cordatus*, que *S. oblanceolatus* es un *S. tortuosus*, que *S. vimineus* es un *S. barbiger*, que *S. lilacinus* es un morfo de *C. flavescens* y se confirman las colecciones NJ 514 y NJ 2419 como una nueva especie para el complejo Streptanthoide. Estos resultados son consistentes con las ideas presentadas por Hoover (1936) y por Al-Shehbaz (2010) en las que se basaron las hipótesis de este trabajo.

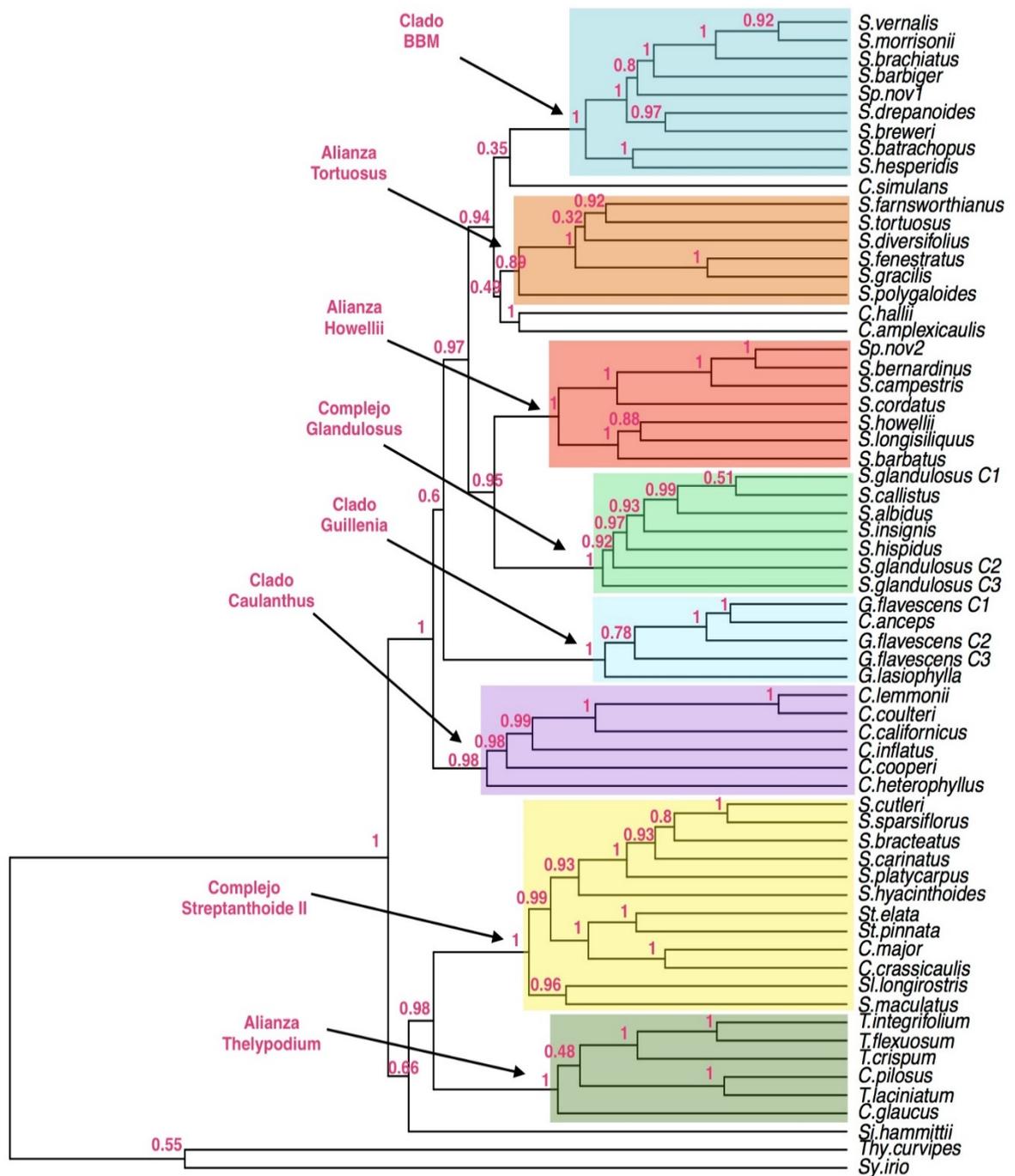
Se reconocieron las siguientes accesiones problema: la accesión *S. albidus* (e123) es un *S. glandulosus* (Cacho 2016, *com. pers.*), y *S. morrisonii* (e059) es muy posiblemente un *S. brachiatus* (Cacho 2016, *com. pers.*). De ser así, *S. morrisonii* y *S. brachiatus* serían entidades monofiléticamente recíprocas. La morfología y distribución de la colección Roger Raiche 80079 determinada como *S. breweri* (e175) sugieren que puede ser una especie distinta de *S. breweri*. Estas accesiones problemaáticas están resaltadas en Figura 2.



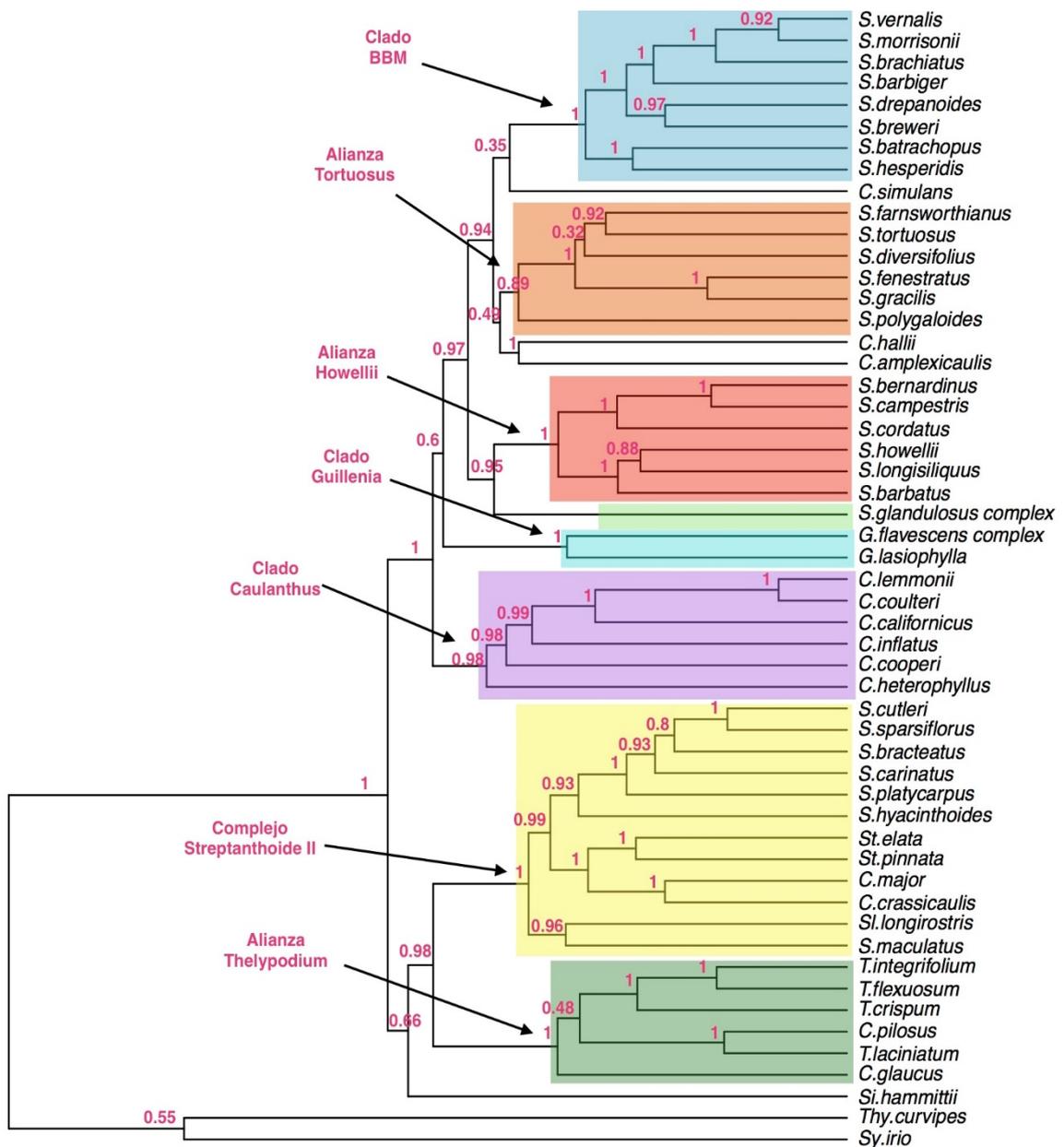
Para los análisis morfológicos, biogeográficos y de evolución de la amplitud del nicho ecológico, se establecieron los siguientes escenarios filogenéticos con base en los resultados previos. En todos los casos, la accesión utilizada para representar una especie se eligió al azar.

1) Un árbol de MCCT con 64 terminales (Fig. 3). Aquí se incluyen las dos especies nuevas, las diferentes especies reconocidas para el complejo Glandulosus (*S. insignis*, *S. callistus*, *S. albidus*, *S. hispidus* y *S. niger*), un *S. glandulosus* no monofilético representado por tres terminales (C1, C2 y C3), tres accesiones para *G. flavescens*, una para *C. anceps* y una para *G. lasiophylla* (Fig. 3). Este escenario sólo fue utilizado como punto de partida para los análisis de evolución de caracteres morfológicos.

2) Un árbol de MCCT con 53 terminales (Fig. 4). Aquí no se consideran las dos especies nuevas; las especies *C. anceps* y *G. flavescens* del clado Guillenia son consideradas como un linaje evolutivo, representado por una sola terminal que forma al complejo Flavescens, y el complejo Glandulosus se representa con una sola terminal. Este escenario fue utilizado como punto de partida para los análisis biogeográficos y de evolución de amplitud de nicho, pues los estimados de las áreas ancestrales y los modelos de nicho son muy inestables para casos con pocos registros.



**Figura 3.** Árbol de máxima credibilidad (MCCT) obtenido en BEAST que representa el primer escenario filogenético con 64 terminales. Se incluyen las dos especies nuevas (Sp.nov1 y Sp.nov2). Dentro del complejo Glandulosus hay tres terminales representando complejos de la especie *S. glandulosus* (*S. glandulosus* C1, *S. glandulosus* C2 y *S. glandulosus* C3). Dentro del clado Guillenia la especie *G. flavescens* está representada también por tres terminales (*G. flavescens* C1, *G. flavescens* C2 y *G. flavescens* C3). Se muestran los valores de credibilidad de los clados encima de las ramas correspondientes.



**Figura 4.** Árbol de máxima credibilidad (MCCT) obtenido en BEAST que representa el segundo escenario filogenético, con 53 terminales. Las dos especies nuevas (Sp. nov1 y Sp. nov2) fueron removidas. El complejo Glandulosus se conserva como una sola terminal (complejo *S. glandulosus*). El clado Guillenia también es considerado como una sola terminal (complejo *G. flavescens*). Los valores de credibilidad de los clados se muestran encima de las ramas correspondientes.

### *Evolución de caracteres morfológicos*

Se utilizó el primer escenario filogenético de 64 terminales (Fig. 3) con la intención de evaluar el mayor número de especies posible. La matriz de datos morfológicos se presenta en la Tabla 3. Los caracteres, su tipo, los valores estimados para la matriz Q y el número de cambios inferido por atributo, tanto para el complejo *Streptanthoide* y géneros afines como para el complejo *Streptanthoide* por sí solo, se muestran en la Tabla 4. Los resúmenes de las 1,000 simulaciones para cada carácter se encuentran en Anexos (S19-S36).

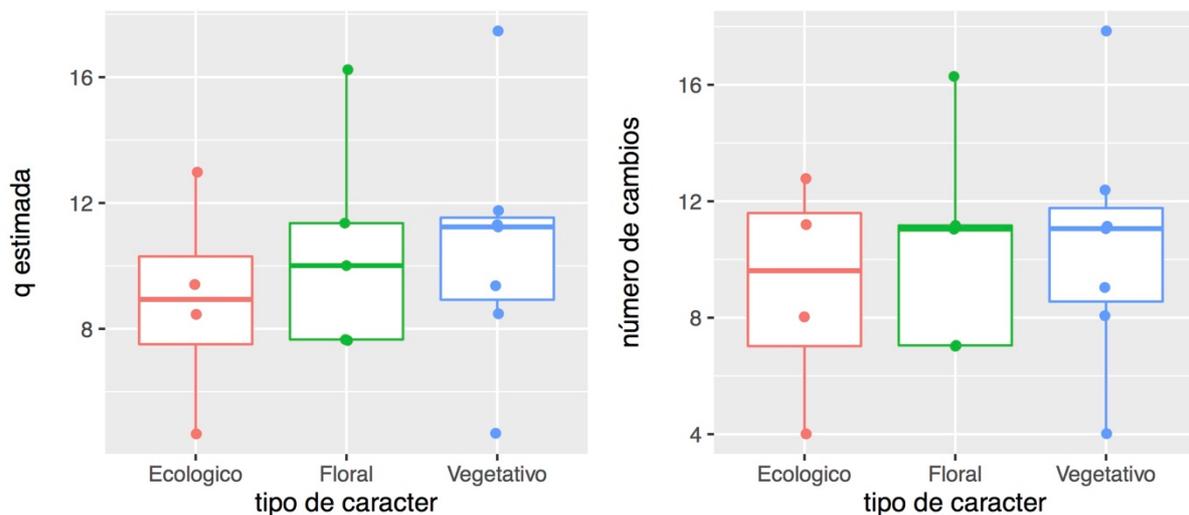
El análisis de varianza (ANOVA) para el complejo *Streptanthoide* y géneros afines indica que los caracteres florales, vegetativos y ecológicos no difieren significativamente en el número de cambios inferidos ( $p=0.814$ ; Fig. 5), ni en los valores de matriz Q ( $p=0.725$ ; Fig. 5). Los análisis para el complejo *Streptanthoide* exclusivamente, son similares para el número de cambios ( $p=0.953$ ) y para los valores de matriz Q ( $p=0.899$ ).

**Tabla 3.** Matriz de caracteres morfológicos para las 64 especies del género *Streptanthus* y géneros afines. Los caracteres evaluados fueron: tolerancia a la serpentina (TS; si/no), endémico a serpentina (ES; si/no), historia de vida (HV), historia de vida anual (AE; si/no), altura mínima (Alt. min.; dm.), altura máxima (Alt. max.; dm.), hojas glabras (si/no), hojas glaucas (si/no), hojas divididas (HD; si/no), hoja basal dentada (HBD; si/no), hoja caulinar sésil (HCS; si/no), hoja caulinar dividida (HCD; si/no), callosidades (C; si/no), cáliz morado (CM; si/no), cáliz inflado (CI; si/no), penacho de botones estériles (P; si/no), FF (filamentos fusionados; si/no) y flor zigomórfica (FZ;si/no).

Especies	TS	ES	HV	AE	Alt.min.(dm)	Alt.max(dm)	Glabro	Glauco	HD	HBD	HCS	HCD	C	CM	CI	P	FF	FZ
C.complexicaulis	si	no	anual	si	0.4	11	si	si	no	si	si	si	no	si	si	no	no	no
C.anceps	no	no	anual	si	3.5	15	no	si	no	si	no	si	no	si	no	si	si	no
C.californicus	no	no	anual	si	0.9	5.5	si	si	no	si	si	si	no	no	si	si	si	no
C.cooperi	no	no	anual	si	1	8	no	no	no	si	si	si	no	no	no	no	no	no
C.coulteri	no	no	anual	si	1	16	no	no	no	si	si	si	no	si	si	si	si	no
C.hallii	no	no	anual	si	2	12	no	no	si	si	si	no	no	no	si	no	no	no
C.heterophyllus	no	no	anual	si	2.5	12	si	no	no	si	si	si	no	si	si	si	no	no
C.inflatus	no	no	anual	si	1.5	9.7	no	si	no	no	si	no	no	si	si	si	si	no
C.lemmonii	no	no	anual	si	1	8	no	no	no	si	si	si	no	si	si	si	si	no
C.simulans	no	no	anual	si	1	7	no	no	no	si	si	no	no	no	si	no	no	no
G.flavescensC3	si	no	anual	si	1.7	12	si	no	no	si	si	si	no	si	no	si	no	no
G.flavescensC2	si	no	anual	si	1.7	12	si	no	no	si	si	si	no	si	no	si	no	no
G.flavescensC1	si	no	anual	si	1.7	12	si	no	no	si	si	si	no	si	no	si	no	no
G.lasiophylla	si	no	anual	si	2	10	no	no	no	si	no	si	no	no	no	si	no	no
S.albidus	no	no	anual	si	3	12	no	si	no	si	si	no	si	si	si	no	si	si
S.barbatus	si	si	perenne	no	1.5	8	no	si	no	no	si	no	no	si	si	no	no	no
S.barbiger	si	si	anual	si	1	6.7	si	no	no	si	si	no	no	no	si	no	si	no
S.batrachopus	si	si	anual	si	0.3	1.7	si	si	no	si	si	si	si	si	si	no	si	no
S.bernardinus	no	no	perenne	no	2.5	8.6	si	si	no	si	si	no	no	no	si	no	no	no
S.brachiatus	si	si	biennial	no	1.4	5	si	si	no	si	si	si	si	si	si	no	si	no
S.breweri	si	si	anual	si	1.5	6.5	si	si	no	si	si	no	no	si	si	no	si	no
S.callistus	no	no	anual	si	0.2	0.9	no	si	no	si	si	si	si	si	no	si	si	no
S.campestris	no	no	perenne	no	6	15	si	si	no	si	si	no	no	si	si	si	no	no
S.cordatus	no	no	perenne	no	3	9	si	si	no	si	si	no	no	si	si	no	no	no
S.diversifolius	no	no	anual	si	2	9	si	si	no	si	si	no	no	si	si	no	no	no
S.drepanoides	si	si	anual	si	0.4	3.5	si	si	no	si	si	no	no	no	si	no	si	no
S.farnsworthianus	no	no	anual	si	2	10	si	si	si	no	si	no	no	si	si	no	no	no
S.fenestratus	no	no	anual	si	1	2	si	si	si	no	si	no	no	si	si	no	no	no
S.glandulosusC3	si	no	anual	si	1.5	12	no	no	no	si	si	si	si	si	si	no	si	si
S.glandulosusC2	si	no	anual	si	1.5	12	no	no	no	si	si	si	si	si	si	no	si	si
S.glandulosusC1	si	no	anual	si	1.5	12	no	no	no	si	si	si	si	si	si	no	si	si
S.gracilis	no	no	anual	si	1	3.5	si	si	si	no	si	no	no	si	si	no	no	no
S.hesperidis	si	si	anual	si	1	3	si	no	no	si	si	no	si	no	si	no	si	no
S.hispidus	no	no	anual	si	0.3	3	no	no	no	si	si	si	si	si	no	si	si	no
S.howellii	si	si	perenne	no	3	8	si	si	no	no	no	no	no	si	si	no	no	no
S.insignis	si	no	anual	si	1.2	6	no	no	no	si	si	si	si	si	si	si	si	no
S.longisiliquus	no	no	perenne	no	2.2	12	si	si	no	si	si	no	no	si	si	no	no	no
S.morrisonii	si	si	biennial	no	6.5	12	si	si	no	si	si	no	si	no	si	no	si	no
S.polygaloides	si	si	anual	si	2	8	si	si	no	si	si	no	si	si	no	no	si	si
Sp.nov1	si	si	anual	si	0.6	1	si	si	no	no	no	si	no	si	si	no	si	no
Sp.nov2	no	no	perenne	no	3	6	si	si	no	si	si	no	no	no	si	no	no	no
S.tortuosus	si	no	biennial,perenne	no	1.5	12	si	si	no	no	si	no	no	si	si	no	no	no
S.vernalis	si	si	anual	si	0.2	2	si	no	no	si	si	no	si	no	si	no	si	no

**Tabla 4.** Caracteres evaluados por categoría (ecológico, vegetativo y floral) y los resultados del mapeo estocástico para cada uno. Se muestran los valores de lamatriz Q y el número de cambios promedio, tanto para el complejo *Streptanthoide* y géneros afines (CS y género afines) como para el complejo *Strptanthoide* exclusivamente (CS).

<i>Carácter</i>	<i>Tipo de caracter</i>	<i>CS y géneros afines</i>		<i>CS</i>	
		<i>q</i>	<i># cambios</i>	<i>q</i>	<i># cambios</i>
tolerancia a suelos de serpentina	Ecológico	12.98	12.78	11.66	11.34
endémico a suelos de serpentina	Ecológico	4.66	4.01	4.54	4.00
historia de vida	Ecológico	9.41	11.20		
anual estricto	Ecológico	8.46	8.03	4.65	4.00
glabro	Vegetativo	10.64	10.24	8.66	8.17
glauco	Vegetativo	17.47	17.85	12.31	12.10
hoja dividida	Vegetativo	8.48	8.07	3.85	3.02
hoja basal dentada	Vegetativo	11.31	11.14	5.81	5.00
hoja caulinar sésil	Vegetativo	9.37	9.04	4.76	4.00
hoja caulinar dentada	Vegetativo	11.24	11.06	8.48	8.03
callosidades	Vegetativo	4.68	4.02	4.59	4.02
color del cáliz (morado)	Floral	16.24	16.29	10.33	10.06
cáliz inflado	Floral	11.36	11.04	5.98	5.02
penacho	Floral	10.01	11.17	7.07	6.02
filamentos fusionados	Floral	7.66	7.05	5.78	5.04
flor zigomórfica	Floral	7.63	7.02	6.75	6.03



**Figura 5.** Resultados del ANOVA. Lado izquierdo: no hay una diferencia significativa para los valores de q ( $p=0.725$ ). Lado derecho: no hay una diferencia significativa para el número de cambios por tipo de caracter ( $p=0.814$ ).

### *Historia biogeográfica*

La asignación de áreas biogeográficas se muestra en la Tabla 6. Esta se realizó con base en la distribución actual de las especies y las subprovincias florísticas de California reconocidas en el Jepson Manual (Baldwin y Goldman, 2012; S37). La evaluación de la historia biogeográfica se realizó con el segundo escenario filogenético de 53 terminales dado que es más conservador al incluir solamente especies bien delimitadas y con distribución claramente reconocible (Fig. 4).

En la estimación de áreas ancestrales, el modelo DEC+J presentó un mejor desempeño que el modelo DEC ( $p=0.011$ , Tabla 5; Matzke, 2014; S38). El modelo DEC+J identificó un área que abarca Southwestern California (S), Central Western California (C) y áreas fuera de la CA-FP (O) como el área ancestral para el complejo Streptanthoide y géneros afines (área SCO; Fig. 6). El análisis muestra que probablemente hubo eventos de dispersión y cladogénesis hacia las áreas Northwestern California y Cascade Ranges (R), Sierra Nevada (N) y Desert Province (D) mientras que para las áreas S, C y O sólo hubo eventos de cladogénesis. Adicionalmente, hubo un evento de dispersión (*S. cordatus*) hacia fuera de la CA-FP (Fig. 6). El Clado Streptanthoide II, junto con la Alianza Thelypodium, tienen como área ancestral áreas fuera de la CA-FP, y se infieren eventos de dispersión hacia el área S, C, D, R y N y eventos de cladogénesis para el área O.

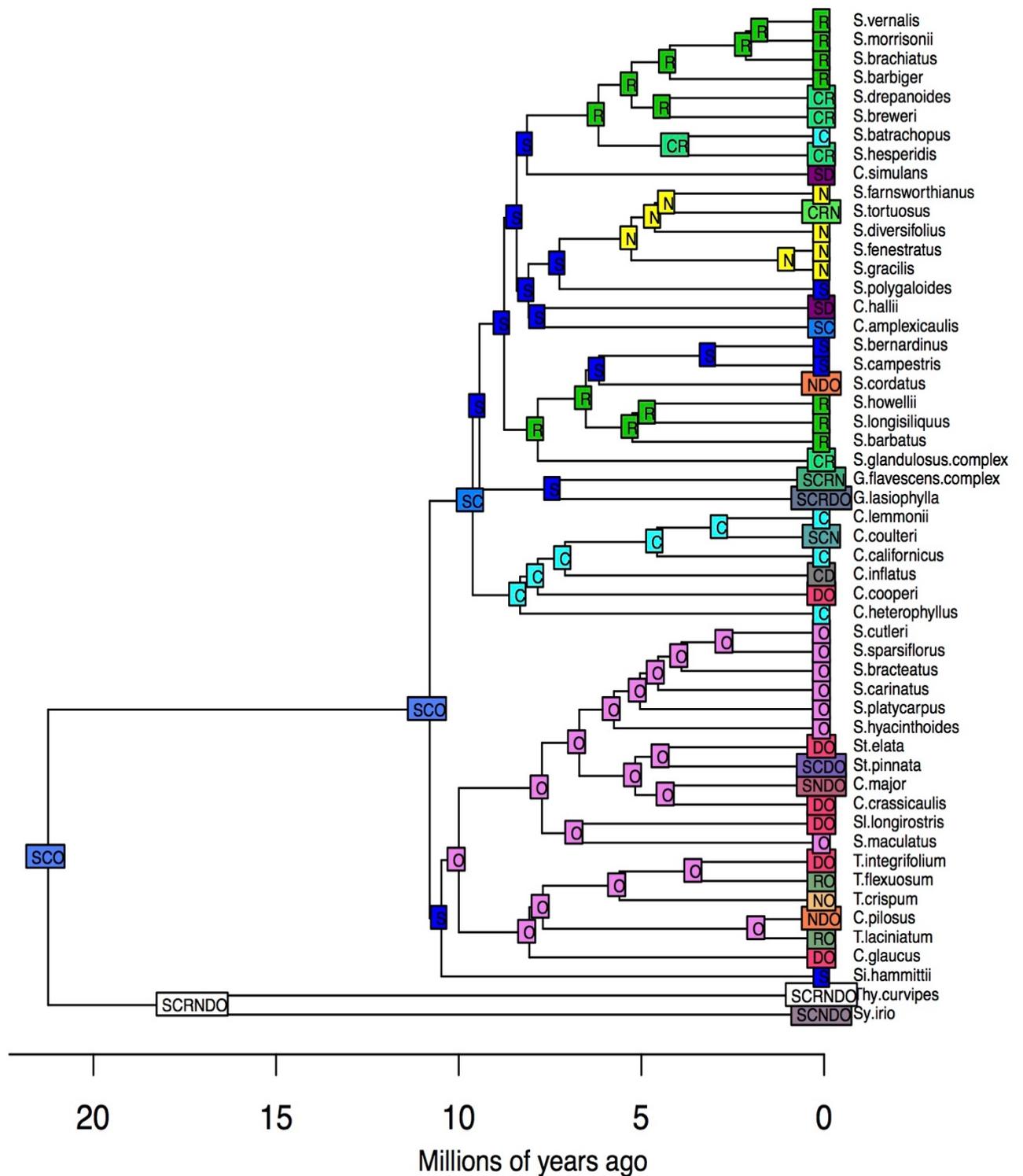
El complejo Streptanthoide tiene como área ancestral al área SC. A partir de esto, el clado Caulanthus heredó el área C. Eventos subsiguientes de dispersión y cladogénesis explican la ocurrencia actual en las áreas S, C, N, D y O. El clado Streptanthus I junto con el Clado Guillenia hereda el área S. El Clado Guillenia presenta eventos de dispersión y cladogénesis hacia las áreas C, R, D y O. El Clado Streptanthus I tuvo dos eventos de dispersión hacia el área R y un evento de dispersión hacia N, donde diversificó en los últimos 5.8 millones de años (Fig. 6).

**Tabla 5.** Comparación del desempeño de los modelos DEC y DEC+J. El modelo DEC+J tiene un valor de LnL de tres unidades menor que el valor de LnL para el modelo DEC. Esta diferencia es estadísticamente significativa ( $p=0.01142$ ).

<i>Modelo</i>	<i>LnL</i>	<i>N parametros</i>
DEC	-147.87	2
DEC+J	-144.69	3
Cociente de verosimilitudes	estadístico D	6.3972
	DF	1
	p-value	0.01142
AICwt1	0.900	
AICwt2	0.100	
AIC weight ratio	9.012	

**Tabla 6.** Matriz de áreas biogeográficas asignadas para cada especie. Southwestern (S), Central Western California (C), Northwestern California y Cascade Ranges (R), Sierra Nevada (N), Desert Province (D) y fuera de la provincia florística de California (O).

<i>Especie</i>	<i>S</i>	<i>C</i>	<i>R</i>	<i>N</i>	<i>D</i>	<i>O</i>
<i>C.amplexicaulis</i>	1	1	0	0	0	0
<i>C.californicus</i>	0	1	0	0	0	0
<i>C.cooperi</i>	0	0	0	0	1	1
<i>C.coulteri</i>	1	1	0	1	0	0
<i>C.crassicaulis</i>	0	0	0	0	1	1
<i>C.glaucus</i>	0	0	0	0	1	1
<i>C.hallii</i>	1	0	0	0	1	0
<i>C.heterophyllus</i>	0	1	0	0	0	0
<i>C.inflatus</i>	0	1	0	0	1	0
<i>C.lemmonii</i>	0	1	0	0	0	0
<i>C.major</i>	1	0	0	1	1	1
<i>C.pilosus</i>	0	0	0	1	1	1
<i>C.simulans</i>	1	0	0	0	1	0
<i>G.flavescens_complex</i>	1	1	1	1	0	0
<i>G.lasiophylla</i>	1	1	1	0	1	1
<i>S.barbatus</i>	0	0	1	0	0	0
<i>S.barbiger</i>	0	0	1	0	0	0
<i>S.batrachopus</i>	0	1	0	0	0	0
<i>S.bernardinus</i>	1	0	0	0	0	0
<i>S.brachiatus</i>	0	0	1	0	0	0
<i>S.bracteatus</i>	0	0	0	0	0	1
<i>S.breweri</i>	0	1	1	0	0	0
<i>S.campestris</i>	1	0	0	0	0	0
<i>S.carinatus</i>	0	0	0	0	0	1
<i>S.cordatus</i>	0	0	0	1	1	1
<i>S.cutleri</i>	0	0	0	0	0	1
<i>S.diversifolius</i>	0	0	0	1	0	0
<i>S.drepanoides</i>	0	1	1	0	0	0
<i>S.farnsworthianus</i>	0	0	0	1	0	0
<i>S.fenestratus</i>	0	0	0	1	0	0
<i>S.glandulosus_complex</i>	0	1	1	0	0	0
<i>S.gracilis</i>	0	0	0	1	0	0
<i>S.hesperidis</i>	0	1	1	0	0	0
<i>S.howellii</i>	0	0	1	0	0	0
<i>S.hyacinthoides</i>	0	0	0	0	0	1
<i>S.longisiliquus</i>	0	0	1	0	0	0
<i>S.maculatus</i>	0	0	0	0	0	1
<i>S.morrisonii</i>	0	0	1	0	0	0
<i>S.platycarpus</i>	0	0	0	0	0	1
<i>S.polygaloides</i>	1	0	0	0	0	0
<i>S.sparsiflorus</i>	0	0	0	0	0	1
<i>S.tortuosus</i>	0	1	1	1	0	0
<i>S.vernalis</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Si.hammittii</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Sl.longirostris</i>	0	0	0	0	1	1
<i>St.elata</i>	0	0	0	0	1	1
<i>St.pinnata</i>	1	1	0	0	1	1
<i>Sy.irio</i>	1	1	0	1	1	1
<i>T.crispum</i>	0	0	0	1	0	1
<i>T.flexuosum</i>	0	0	1	0	0	1
<i>T.integrifolium</i>	0	0	0	0	1	1
<i>T.laciniatum</i>	0	0	1	0	0	1
<i>Thy.curvipes</i>	1	1	1	1	1	1



**Figura 6.** Evaluación de la historia biogeográfica del complejo Streptanthoide utilizando BioGeoBEARS con el modelo DEC+J. Se evaluaron en total 6 áreas de la Provincia Florística de California: Southwestern California (S), Central Western California (C), Northwestern California y Cascade Ranges (R), Sierra Nevada (N), Desert Province (D) y fuera de la CA-FP (O). El análisis se realizó sin ningún tipo de restricción y se obtuvieron los siguientes valores para los parámetros:  $d=0.0236$ ,  $e=0$ ,  $j=0.0156$ ,  $\text{LnL}=-144.67$ . Se determinó el área ancestral para el complejo Streptanthoide como SC y para el complejo Streptanthoide y sus géneros afines como SCC.

### *Estimación de amplitud de nicho ecológico*

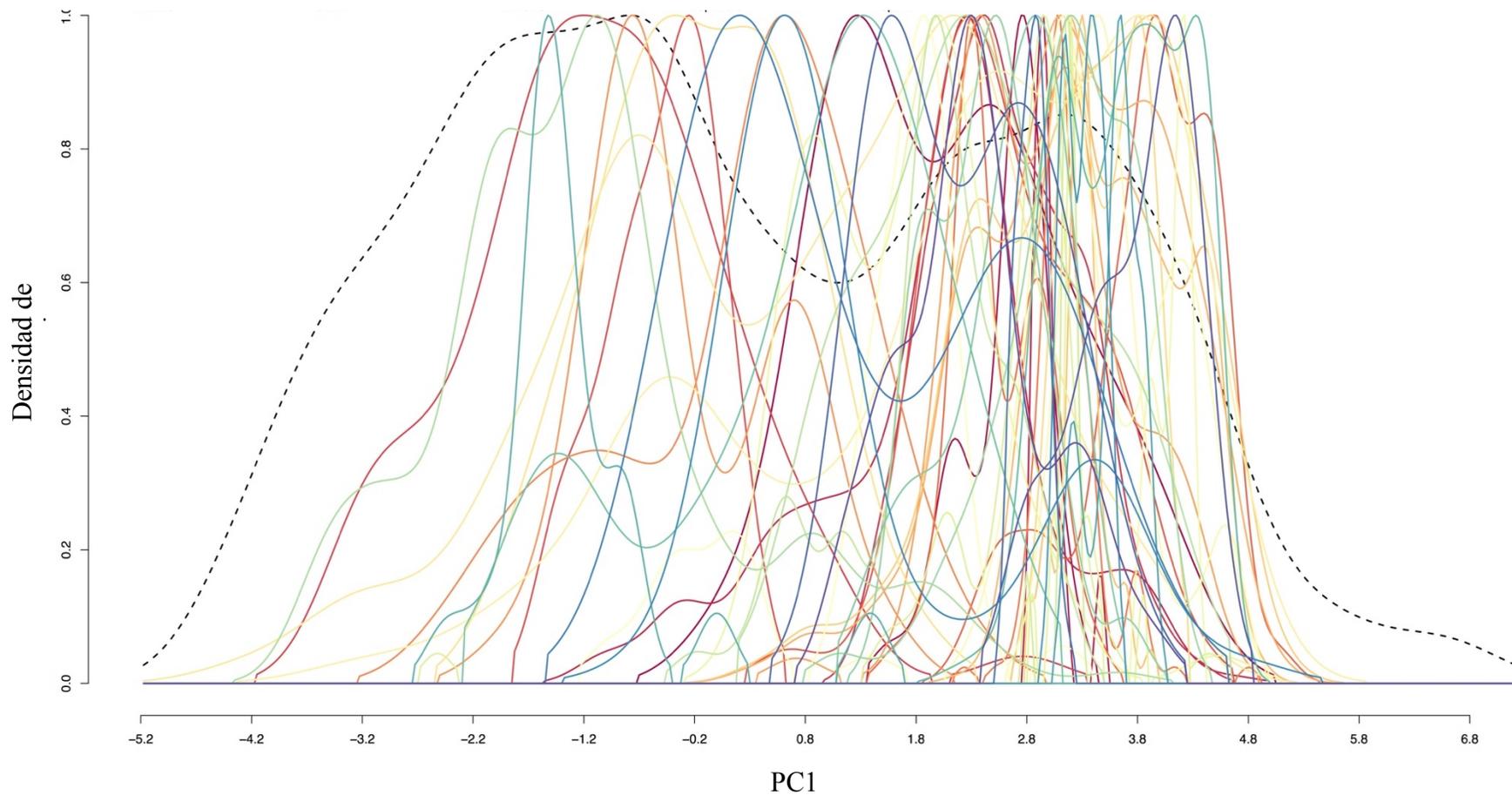
Los eigenvalores y las combinaciones lineales (“loadings”) de los componentes principales (PC, por sus siglas en inglés) se muestran en la Tabla 7. Los primeros dos PCs explican más del 50% de la variación de nicho (62%) y los primeros cinco PCs explican el 94.94%. Los “loadings” (Tabla 7) revelan que el primer componente (PC1) está influenciado, en su mayoría, por las variables relacionadas con la temperatura anual promedio (BIO1), el rango anual de temperatura (BIO7), la estacionalidad en la temperatura (BIO4), y la temperatura promedio en el cuarto más frío y en el mes más frío (BIO11 y BIO6, respectivamente). Las siguientes variables con una influencia importante son las relacionadas con los periodos más cálidos (BIO10 y BIO5), la isothermalidad (BIO13) y la temperatura del cuarto más seco (BIO9). La amplitud de nicho con respecto al PC1 se puede observar en la Fig. 7, donde la mayor ocurrencia de los taxones sucede en climas más cálidos y zonas con menor estacionalidad con respecto a temperatura.

El segundo PC (PC2) está influenciado por las variables relacionadas con la precipitación, como la precipitación anual (BIO12), la precipitación de los periodos más húmedos y secos (BIO13, BIO14, BIO16 y BIO17), por la precipitación durante el cuarto más frío (BIO19) y el rango diario promedio (BIO12). La amplitud de nicho con respecto al PC2 se puede observar en la Fig. 8, donde la mayor ocurrencia de los taxones sucede en sitios donde la precipitación y la humedad son mayores.

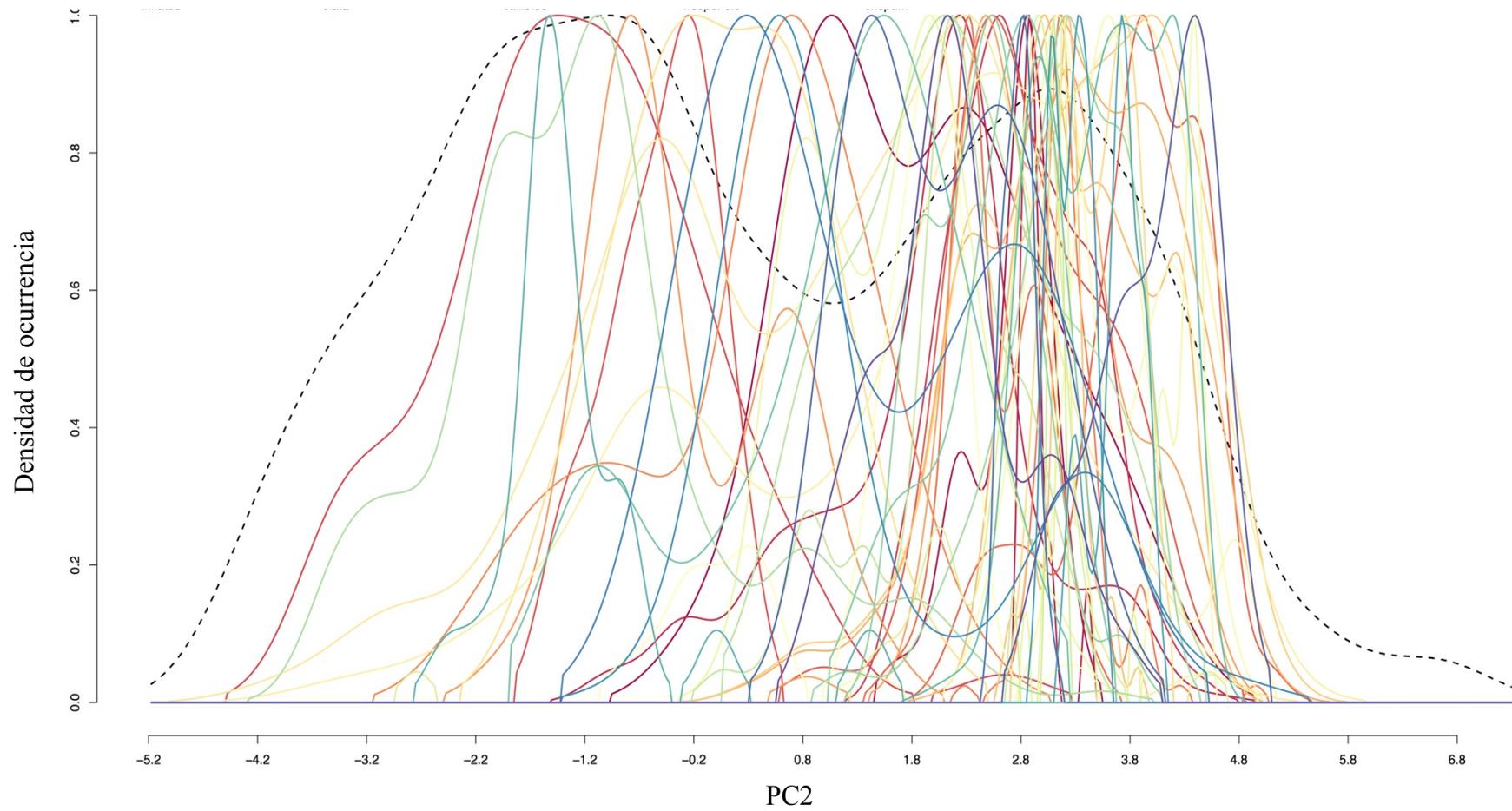
En cuanto al resto de los PC, PC3 estuvo influenciado por la temperatura promedio del cuarto más húmedo (BIO8), PC4 por la estacionalidad en la precipitación (BIO15) y PC5 por el rango diario promedio (BIO2).

**Tabla 7.** Valores de “loadings” para los primeros cinco componentes principales (PC) obtenidos en el análisis de componentes principales utilizando 19 variables bioclimáticas extraídas para el área de estudio (ver métodos).

<b>Variable</b>	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>	<b>PC3</b>	<b>PC4</b>	<b>PC5</b>
Temperatura anual promedio (BIO1)	0.36	-0.03	0.22	-0.06	0.05
Rango diurno promedio (BIO2)	0.02	-0.31	-0.13	0.04	-0.50
Isotermalidad (BIO3)	0.27	-0.13	-0.30	0.06	-0.36
Estacionalidad en la temperatura (BIO4)	-0.30	0.00	0.33	0.04	0.21
Temperatura máxima del mes más cálido (BIO5)	0.25	-0.13	0.34	-0.10	0.18
Temperatura mínima del mes más frío (BIO6)	0.39	0.01	0.01	-0.09	0.09
Rango anual de temperatura (BIO7)	-0.31	-0.11	0.25	0.04	0.02
Temperatura promedio del cuarto más húmedo (BIO8)	0.17	-0.04	0.42	0.18	-0.18
Temperatura promedio del cuarto más seco (BIO9)	0.29	-0.04	-0.20	-0.26	0.11
Temperatura promedio del cuarto más cálido (BIO10)	0.27	-0.04	0.38	-0.06	0.16
Temperatura promedio del cuarto más frío (BIO11)	0.39	-0.03	0.05	-0.07	-0.02
Precipitación anual (BIO12)	0.04	0.43	0.01	0.06	0.03
Precipitación del mes más húmedo (BIO13)	0.10	0.36	-0.04	0.32	0.02
Precipitación del mes más seco (BIO14)	-0.02	0.33	0.11	-0.38	-0.30
Estacionalidad en la precipitación (BIO15)	0.18	-0.11	-0.02	0.57	0.00
Precipitación del cuarto más húmedo (BIO16)	0.08	0.37	-0.06	0.32	0.07
Precipitación del cuarto más seco (BIO17)	0.00	0.35	0.09	-0.36	-0.26
Precipitación del cuarto más cálido (BIO18)	0.00	0.24	0.31	0.23	-0.47
Precipitación del cuarto más frío (BIO19)	0.09	0.32	-0.28	0.02	0.28
Desviación estándar	2.55	2.30	1.80	1.39	0.93
Proporción de varianza	0.34	0.28	0.17	0.10	0.05
Proporción acumulada	0.34	0.62	0.79	0.89	0.94



**Figura 7.** Representación gráfica de la amplitud del nicho de cada una de las especies evaluadas en relación al ambiente disponible según el PC1. La línea punteada representa el ambiente según PC1 y las líneas sólidas representan las 52 especies codificadas con distintos colores.



**Figura 8.** Representación gráfica de la amplitud del nicho de cada una de las especies evaluadas en relación al ambiente disponible según el PC2. La línea punteada representa el ambiente según PC2 y las líneas sólidas representan las 52 especies codificadas con distintos colores.

Los valores de AUC train varían entre cero y uno, donde valores de AUC=1 indican que el modelo discrimina perfectamente, valores de AUC=0.5 implican que la discriminación no es mejor de lo esperado por azar, y, valores de AUC <0.5 indican que la discriminación fue peor de lo esperado por azar (Elith, *et al.* 2006). Los valores de AUC train obtenidos en este estudio varían entre 0.87 y 1 (promedio = 0.96), indicando un buen desempeño del modelo (Tabla 8) (Elith *et al.* 2006; Evans, *et al.* 2009).

Los valores de la primera métrica de Levin (levbreadth 1) varían entre cero y uno. Un valor de uno implica que la especie no discrimina entre las variables climáticas (nicho amplio) y 0 señala que la especie se asocia a una o pocas variables climáticas (nicho mínimo) (Colwell y Futuyma, 1971). Nuestros resultados indican que las especies tienen nichos moderadamente amplios (valores  $\geq 0.6$ ; Tabla 8). La segunda métrica de Levin (levbreadth2) se basa en el uso de recursos escasos (Colwell y Futuyma, 1997) por lo que al utilizar sólo variables climáticas los valores de esta métrica pueden carecer de significado (*com. pers.* Patrick McIntyre, 2016).

La D de Schoener evalúa el nivel de solapamiento del nicho con el ambiente disponible. Así, esta medida puede informar sobre el nivel de ajuste del modelo a los PCs. Valores cercanos a uno indican un mayor solapamiento entre el ambiente ocupado y el ambiente disponible, y por lo tanto, una mayor amplitud de nicho (Schoener, 1968; Warren, *et al.* 2008). Para las especies analizadas en este estudio, la D de Schoener muestra un mejor ajuste respecto al PC2 (promedio= 0.65, Tabla 8) que está influenciado, en su mayoría, por las variables relacionadas con la precipitación.

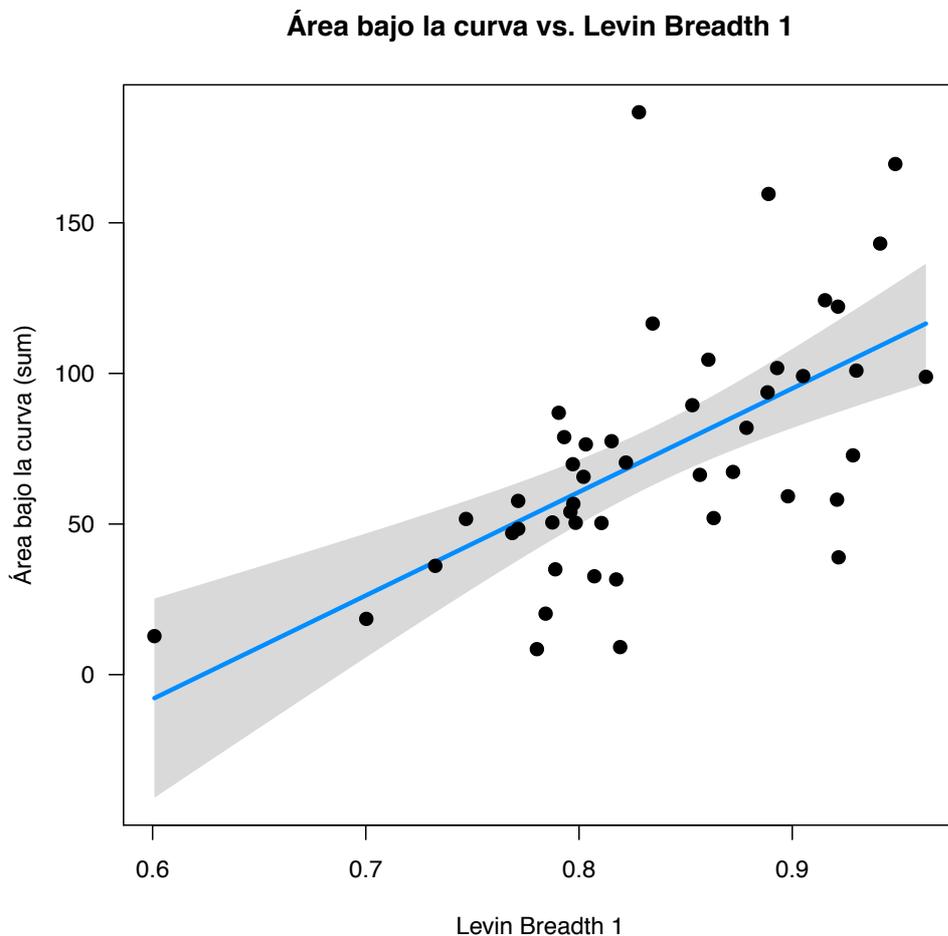
Finalmente, los valores de AUC sum representan una medida de amplitud de nicho basada directamente en los puntos de distribución como lo proponen Broennimann, *et al.* (2012). En este caso, los valores más altos corresponden a amplitudes de nicho mayores. Entre las especies con nichos de mayor amplitud se encuentran *Stanleya pinnata*, *Streptanthus*

*tortuosus*, *Streptanthella longirostris*, y entre las especies con nichos reducidos destacan *Streptanthus batrachopus*, *S. albidus* y *Caulanthus californicus*, todas las especies microendémicas (Tabla 8).

**Tabla 8.** Valores obtenidos para la amplitud del nicho utilizando las dos métricas de Levin (lev breadth1 y lev breadth2), la D de Schoener con respecto a los primeros tres PCs (SchDpc1, SchDpc2 y SchDpc3), el 20% de los valores que se utilizaron para probar el modelo (AUC test), los valores con los que se construyeron los modelos (AUC train) y el cálculo de la amplitud basao en los puntos de distribución de las especies (AUC sum).

<i>Especie</i>	<i>lev breadth1</i>	<i>lev breadth2</i>	<i>schD pc1</i>	<i>schD pc2</i>	<i>schD pc3</i>	<i>auc test</i>	<i>auc train</i>	<i>sum AUC</i>
<i>Caulanthus amplexicaulis</i>	0.83	0.05	0.54	0.82	0.39	0.94	0.94	115.09
<i>Caulanthus anceps</i>	0.80	0.03	0.34	0.82	0.38	0.97	0.97	28.36
<i>Caulanthus californicus</i>	0.82	0.04	0.32	0.62	0.53	0.99	0.99	9.15
<i>Caulanthus cooperi</i>	0.86	0.08	0.55	0.52	0.75	0.95	0.96	66.49
<i>Caulanthus coulteri</i>	0.80	0.03	0.35	0.78	0.41	0.97	0.97	65.06
<i>Caulanthus crassicaulis</i>	0.92	0.24	0.64	0.63	0.57	0.96	0.96	122.44
<i>Caulanthus glaucus</i>	0.86	0.09	0.40	0.52	0.54	0.99	0.99	51.27
<i>Caulanthus hallii</i>	0.82	0.04	0.48	0.70	0.60	0.99	0.99	70.17
<i>Caulanthus heterophyllus</i>	0.80	0.02	0.35	0.72	0.30	1.00	1.00	53.62
<i>Caulanthus inflatus</i>	0.81	0.03	0.35	0.62	0.55	0.96	0.95	32.33
<i>Caulanthus lemmonii</i>	0.78	0.02	0.34	0.73	0.33	0.96	0.96	20.61
<i>Caulanthus major</i>	0.85	0.07	0.59	0.76	0.28	0.94	0.94	94.73
<i>Caulanthus pilosus</i>	0.87	0.10	0.46	0.58	0.51	0.96	0.95	68.9
<i>Caulanthus simulans</i>	0.80	0.02	0.47	0.74	0.40	0.99	0.99	71.85
<i>Guillenia flavescens</i>	0.77	0.02	0.32	0.73	0.28	0.99	1.00	15.07
<i>Guillenia lasiophylla</i>	0.89	0.14	0.42	0.67	0.83	0.97	0.97	100.73
<i>Sibaropsis hammittii</i>	0.92	0.19	0.60	0.79	0.57	0.88	0.88	37.75
<i>Stanleya elata</i>	0.86	0.09	0.48	0.59	0.60	0.85	0.85	103.01
<i>Stanleya pinnata</i>	0.95	0.34	0.77	0.69	0.79	0.95	0.96	168.24
<i>Streptanthella longirostris</i>	0.89	0.13	0.75	0.38	0.72	0.98	0.99	155.25
<i>Streptanthus albidus</i>	0.77	0.02	0.33	0.72	0.21	0.99	0.99	35.34
<i>Streptanthus barbatus</i>	0.77	0.02	0.48	0.35	0.12	0.98	0.99	46.46
<i>Streptanthus barbiger</i>	0.75	0.01	0.39	0.38	0.19	0.94	0.95	51.54
<i>Streptanthus batrachopus</i>	0.60	0.00	0.19	0.26	0.07	0.98	0.98	12.72
<i>Streptanthus bernardinus</i>	0.79	0.02	0.49	0.62	0.24	0.99	0.99	79.22
<i>Streptanthus brachiatus</i>	0.78	0.02	0.41	0.60	0.31	0.87	0.87	8.23
<i>Streptanthus breweri</i>	0.82	0.04	0.48	0.72	0.28	0.91	0.91	32.14
<i>Streptanthus callistus</i>	0.86	0.07	0.51	0.87	0.47	0.89	0.88	7.34
<i>Streptanthus campestris</i>	0.81	0.03	0.43	0.85	0.34	0.99	1.00	47.98
<i>Streptanthus carinatus</i>	0.96	0.47	0.63	0.81	0.76	1.00	1.00	97.82
<i>Streptanthus cordatus</i>	0.93	0.26	0.67	0.75	0.62	0.92	0.92	102.89
<i>Streptanthus diversifolius</i>	0.77	0.02	0.37	0.73	0.34	0.96	0.96	56.38
<i>Streptanthus drepanoides</i>	0.79	0.02	0.39	0.54	0.25	0.98	0.97	51.99
<i>Streptanthus farnsworthianus</i>	0.80	0.02	0.45	0.62	0.38	0.99	0.98	50.31
<i>Streptanthus fenestratus</i>	0.91	0.17	0.81	0.91	0.44	0.90	0.90	97.78
<i>Streptanthus glandulosus</i>	0.79	0.03	0.26	0.73	0.22	0.98	0.98	67.62
<i>Streptanthus gracilis</i>	0.73	0.01	0.65	0.48	0.18	0.97	0.98	36.69
<i>Streptanthus hesperidis</i>	0.70	0.01	0.31	0.37	0.24	0.94	0.95	18.25
<i>Streptanthus hispidus</i>	0.74	0.01	0.35	0.56	0.22	1.00	1.00	19.75
<i>Streptanthus howelli</i>	0.82	0.03	0.64	0.51	0.19	0.94	0.93	78.95
<i>Streptanthus hyacinthoides</i>	0.92	0.19	0.62	0.58	0.52	0.97	0.99	124.45
<i>Streptanthus insignis</i>	0.71	0.01	0.31	0.63	0.35	0.98	0.98	15.00
<i>Streptanthus longisiliquus</i>	0.79	0.02	0.47	0.44	0.20	0.97	0.96	88.47
<i>Streptanthus morrisonii</i>	0.77	0.02	0.37	0.49	0.26	0.96	0.96	49.16
<i>Streptanthus platycarpus</i>	0.92	0.23	0.47	0.89	0.69	1.00	0.99	56.66
<i>Streptanthus polygaloides</i>	0.79	0.02	0.34	0.70	0.29	0.96	0.96	34.34
<i>Streptanthus tortuosus</i>	0.83	0.05	0.61	0.55	0.22	0.94	0.95	191.79
<i>Thelypodium crispum</i>	0.80	0.03	0.45	0.78	0.32	0.97	0.97	75.72
<i>Thelypodium flexuosum</i>	0.90	0.15	0.47	0.66	0.46	0.96	0.95	59.26
<i>Thelypodium integrifolium</i>	0.94	0.31	0.72	0.59	0.69	0.94	0.94	146.09
<i>Thelypodium laciniatum</i>	0.88	0.11	0.46	0.68	0.42	0.94	0.95	78.74
<i>Thysanocarpus curvipes</i>	0.93	0.24	0.55	0.83	0.75	0.98	0.97	73.61
Promedio	0.83	0.09	0.47	0.65	0.41	0.96	0.96	

Se comparó la métrica de Levin 1 (levbreadth1) con la medida de sum\_AUC, que representan el valor de amplitud de nicho para cada especie obtenido a partir del ENM y de los puntos de ocurrencia, respectivamente (Fig. 9). Se encontró que existe cierta correlación entre ambas medidas (Fig. 9), reflejado en una  $R^2$  ajustada = 0.35 ( $p < 0.001$ ). Las siguientes especies presentan un modelo robusto de la amplitud de nicho y una distribución geográfica limitada: *C. anceps*, *C. californicus*, *C. inflatus*, *C. lemmonii*, *G. flavescens*, *Sibaropsis hammittii*, *S. albidus*, *S. barbatus*, *S. batrachopus*, *S. brachiatus*, *S. breweri*, *S. callistus*, *S. campestris*, *S. gracilis*, *S. hesperidis*, *S. hispidus*, *S. insignis*, *S. morrisonii* y *S. polygaloides* (Tabla 8, Fig. S40).



**Figura 9.** Comparación de las medidas de amplitud de nicho: métrica de Levin 1 y sum\_AUC para las 52 especies modeladas.  $AUC = 343.66 * \text{levin breadth 1} - 214.29$ ;  $R^2$  ajustada = 0.3532,  $p = 0.37 \times 10^{-6}$   $F = 26.11$ ,  $GL = 45$ .

### *Evolución de la amplitud del nicho ecológico*

Los análisis de señal filogenética sugieren que  $\text{sum\_AUC}$  tiene una señal filogenética moderada  $K=0.626$  ( $p=0.024$ ), mientras que la  $D$  de Schoener en relación al PC3 ( $\text{schD\_pc3}$ ) tiene una señal filogenética fuerte  $K=1.237$  ( $p \leq 0.01$ ); Tabla 9). Las medidas donde es posible detectar señal filogenética (significativa a un nivel de  $\alpha \leq 0.05$ ) son:  $\text{lev\_breadth1}$ ,  $\text{lev\_breadth2}$ ,  $\text{schD\_1}$ ,  $\text{schD\_3}$  y  $\text{sum\_AUC}$  (Tabla 9). Estos análisis de señal filogenética revelan que las medidas de amplitud de nicho influyen el grado de señal filogenética inferida para la amplitud de nicho ecológico.

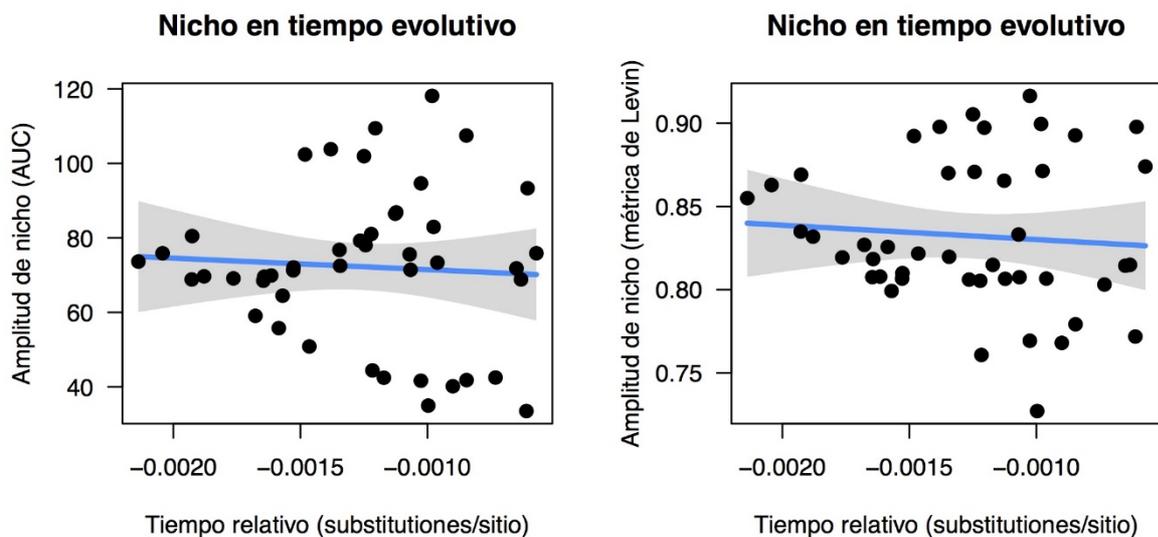
No se encontraron trayectorias evolutivas significativas de incremento o decremento evolutivo en la amplitud de nicho utilizando modelos lineales sobre la reconstrucción de estados ancestrales ( $p_{\text{AUC\_sum}}=0.69$ ;  $p_{\text{lev\_breadth1}}=0.61$ , Tabla 10, Fig. 10).

**Tabla 9.** Parámetros obtenidos para la  $K$  de Blomberg y los valores de  $P$ .  $K > 1$ , indica que las especies que son parientes cercanos son más parecidas de lo esperado por movimiento browniano (BM).  $K < 1$ , indica que la evolución del carácter es independiente a la filogenia.  $P < 0.05$ , indica que es posible detectar señal filogenética. Se muestran los intervalos de confianza para la  $K$  de Blomberg (95%ICK) y para  $P$  (95%ICP).

Variable	K (mediana)	95%IC para K	P mediana	95%IC para P
$\text{lev\_breadth1}$	1.141	(0.959-1.279)	0.001	(0.001-0.002)
$\text{lev\_breadth2}$	0.983	(0.849-1.118)	0.002	(0.001-0.010)
$\text{schD\_pc1}$	0.743	(0.630-0.845)	0.002	(0.001-0.006)
$\text{schD\_pc2}$	0.709	(0.599-0.789)	0.103	(0.034-0.390)
$\text{schD\_pc3}$	1.240	(1.105-1.357)	0.001	(0.001-0.002)
$\text{auc\_test}$	0.499	(0.420-0.571)	0.509	(0.329-0.736)
$\text{auc\_train}$	0.494	(0.416-0.567)	0.524	(0.322-0.753)
$\text{sum\_AUC}$	0.626	(0.521-0.720)	0.024	(0.008-0.076)

**Tabla 10.** Parámetros obtenidos para modelos lineales de dos métricas de amplitud de nicho en función del tiempo evolutivo. No se detectaron tendencias significativas en la evolución de la amplitud del nicho ecológico.

Métrica		Estimado	Error estándar	Valor de t	P_val
AUC_sum	Intercepto	68.41	10.15	6.738	0
	Edad	-3072.41	7660.08	-0.401	0.69
Valores del modelo		F= 0.1609, en 1 y 43 DF, R <sup>2</sup> ajustada = -0.019, p=0.69			
Lev_breadth1	Intercepto	0.82	0.022	37.468	0
	Edad	-8.63	16.54	-0.522	0.61
Valores del modelo		F= 0.2722, en 1 y 43 DF, R <sup>2</sup> ajustada = -0.017, p=0.60			



**Figura 10.** Amplitud de nicho a través del tiempo evolutivo. No existe una tendencia clara (aumento o decremento) en la evolución de la amplitud de nicho.

## DISCUSIÓN

La inclusión de las nuevas secuencias vuelve a este estudio el estudio filogenético más completo para el complejo *Streptanthoide*, que incluye 16 de las 17 especies reportadas para el género *Caulanthus* y 33 de las 35 especies para el género *Streptanthus*. Con base en los resultados de los análisis filogenéticos, se reportan dos nuevas especies potenciales para el complejo. Esto sugiere que la evaluación continua de ejemplares, especialmente aquellos con morfologías o ecologías peculiares continúa siendo importante para documentar la diversidad en este grupo, y es posible que esto sea cierto para otros grupos de plantas.

En cuanto a las relaciones filogenéticas hipotetizadas para las especies incluidas en este estudio que no habían sido evaluadas previamente desde un punto de vista filogenético, en general, fueron acertadas. Esto refleja que la taxonomía tradicional tiene un poder predictivo importante en este grupo, a pesar de no poder ofrecer un carácter o combinación de caracteres que definan una relación entre dos entidades, o un clado. Así mismo, el grupo en general debe ser revisado taxonómicamente a la luz de los resultados obtenidos con base en estudios moleculares, fortaleciendo la visión de que los estudios filogenéticos se benefician de la integración y complementación de enfoques moleculares y tradicionales.

Se evaluaron algunas características morfológicas con la intención de identificar caracteres de utilidad taxonómica potencial en este grupo de gran diversidad morfológica y en el cual existe discordancia entre la determinación de especies por caracteres morfológicos y por información molecular (Al-Shehbaz *et al.* 2006; Warwick *et al.* 2009; Burrell 2010; Burrell *et al.* 2011). El carácter que presentó mayor número de cambios fue la presencia/ausencia de indumento floral glauco (número promedio de cambios = 17.85). Otros caracteres que también presentan un alto número de cambios son el color del cáliz (número promedio de cambios = 16.29) y la tolerancia a suelos de serpentina (número promedio de cambios = 17.85). Con base en la gran diversidad floral que caracteriza al complejo

Streptanthoide, se hipotetizó que los caracteres florales serían más variables que los vegetativos. Nuestra comparación usando análisis de varianza (ANOVA) no apoya esta hipótesis (valores de  $p > 0.05$ , ver Fig. 5). Que los caracteres vegetativos, florales y ecológicos no difieran en el número de cambios que presentan puede deberse a que en este grupo hay presiones de selección actuando no sólo sobre las flores, como proponía Berg (1959, 1960), sino también sobre los caracteres vegetativos y ecológicos. En apoyo a esta idea, en *Streptanthus* y géneros afines hay gran especialización ecológica, en particular asociada a suelos de serpentina (Cacho y Strauss 2014). También, las brassicáceas han evolucionado sistemas de defensa complejos en respuesta a herbívoros especialistas y generalistas (Cacho *et al.* 2015; Edger *et al.* 2016). Tanto la especialización edáfica como la interacción con herbívoros influyen a su vez en características morfológicas vegetativas y posiblemente florales. Es decir, las propiedades variables de los caracteres pueden depender de una gran cantidad de factores (e.g. ambientales, depredación, polinizadores, entre otros). La poca o reducida correlación entre caracteres vegetativos y florales se ha reportado para varios taxones de Angiospermas (Hansen *et al.* 2007).

Entender el dinamismo histórico que da lugar a los escenarios geográficos donde los linajes de plantas evolucionan es central para entender el origen y evolución de las plantas. La historia evolutiva de los distintos grupos de plantas ilumina su ecología y diversidad, las preferencias de nicho, su distribución geográfica, y las características de historia de vida (Baldwin y Goldman 2012). Obtener un marco temporal nos permite evaluar estos procesos de generación de diversidad en relación con el tiempo. En este estudio se usó como base un árbol ultramétrico fechado con un reloj molecular relajado y una calibración secundaria (García-Sandoval, datos no publicados) para contextualizar la biogeografía del grupo. Nuestros resultados sugieren que el complejo Streptanthoide y géneros afines divergieron de *Sisymbrium* y *Thysanocarpus* hace aproximadamente 21.24 mya (20-23mya; S39) durante el

Oligoceno-Mioceno. En esta época, las especies de plantas de California y sus comunidades fueron fuertemente influenciadas por eventos climáticos y geológicos (Raven y Axelrod 1978; Baldwin y Goldman 2012). El complejo *Streptanthoide* comenzó a diversificarse hace aproximadamente 11 millones de años (7.5-14.5 mya; S39). Este estimado de edad es consistente con la evolución de la corriente oceánica de California y el origen del clima mediterráneo. La corriente oceánica de California está asociada a la pérdida de las lluvias en verano y la extensión del periodo de sequía durante el verano, y tuvo una fuerte influencia en la evolución de la flora moderna de California (Baldwin y Goldman 2012).

Los análisis de biogeografía realizados en este estudio sugieren que el origen del complejo *Streptanthoide* fue en el suroeste de California y que, posteriormente, hubo una expansión posterior hacia el noroeste (Fig. 6). Estos resultados son congruentes con escenarios sugeridos por otros autores, quienes han propuesto que el clima mediterráneo en la CA-FP ha facilitado la expansión hacia el norte de taxones adaptados a climas cálidos (Raven y Axelrod 1978; Baldwin y Goldman 2012; Cacho *et al.* 2014). Los resultados de los análisis biogeográficos de este estudio también sugieren un área ancestral amplia que abarca el sur y centro de California así como regiones fuera de la provincia CA-FP, es decir un área muy extensa a partir de la cual las distribuciones actuales se derivaron. Es posible que esta extensa área no refleje la historia biogeográfica adecuadamente, ya que los modelos aquí utilizados para evaluar la historia biogeográfica de *Streptanthus* y géneros afines (DEC y DEC+J) pueden no contemplar aspectos importantes sobre la manera en que estos linajes evolucionan, se dispersan y especian. En particular, muy posiblemente los modelos no contemplan adecuadamente las variaciones en la capacidad y tasas de migración y la susceptibilidad a la extinción de las especies. Direcciones futuras pueden incluir la incorporación de una matriz de adyacencias para hacer explícito lo que se aume sobre el proceso de expansión geográfica con base en el conocimiento de los linajes, y la implementación de un mayor número de

métodos que permitan ser más explícitos sobre lo que se asume del proceso evolutivo (p.ej. Geological State Speciation and Extinction, GeoSSE; Ronquist y Sanmartín 2011).

Caracterizar el nicho ecológico de las especies permite identificar las condiciones ambientales que determinan su distribución. A su vez, los registros sobre distribución de las especies son la base para generar modelos que permitan evaluar la cobertura climática de las mismas (Soberón y Nakamura 2009; López-Álvarez *et al.* 2015). Con base en registros geográficos y datos climáticos, en este trabajo se caracterizó el nicho ecológico para las especies de *Streptanthus* y géneros afines. Posteriormente, usando como marco la filogenia estimada en este estudio, también se evaluó la historia evolutiva de la amplitud del nicho climático en este clado. Nuestros modelos indican que los factores con mayor influencia en las preferencias climáticas de *Streptanthus* y géneros afines son la temperatura (PC1) y su estacionalidad (PC1), y la precipitación (PC2, Tabla 7, Fig.7, Fig. 8). Es decir, nuestros modelos son consistentes con la idea de que el surgimiento del clima Mediterráneo y una estacionalidad marcada han tenido una gran influencia en la diversificación y adaptación de los linajes de plantas en la CA-FP (Baldwin 2014).

La amplitud de nicho se ha utilizado como una medida inversa a la especialización ecológica (Colwell y Futuyma 1971; Smith 1982). Nuestros resultados de amplitud del nicho ecológico (métrica de Levin  $levbreadth1$ ), indican que las especies con una distribución geográfica amplia tienen nichos amplios, como lo sugiere la teoría (Brown 1984). Sin embargo, también los resultados aquí obtenidos reflejan que hay especies con un nicho amplio a pesar de tener una distribución geográfica limitada (por ejemplo, *Sibaropsis hammitti*, *Guillenia flavescens*, *Streptanthus albidus*, *Streptanthus gracilis*; Tabla 8, Fig. 9; Fig. S40). Estas diferencias pueden deberse a que los modelos de nicho ecológico implementados aquí únicamente consideran variables climáticas, y se sabe que éstas no son los únicos factores que influyen en la distribución de las especies. Las especies del complejo *Streptanthoide* y

géneros afines se caracterizan por presentar un alto grado de especialización edáfica, particularmente asociado a suelos de serpentina, la cual tiene una fuerte influencia en la distribución de las especies (Brady *et al.* 2005; Cacho *et al.* 2014). La inclusión de esta variable en un análisis de ENMs podría ayudar a obtener medidas de nicho mucho más precisas. Actualmente, existen métodos que pueden incorporar variables más allá de las climáticas (Mainali *et al.* 2015), y sería deseable implementar este tipo de métodos y modelos en estudios futuros.

La amplitud del nicho presenta una señal filogenética de moderada a fuerte en el complejo *Streptanthoide* y géneros afines (Tabla 9, Tabla 10, Fig. 10), pero no tan fuerte como la reportada para otras variables ecológicas, como la afinidad a serpentina y lo yermo del hábitat en el complejo *Streptanthoide* y géneros afines (Cacho *et al.* 2014; Cacho y Strauss 2014). El conservadurismo de nicho establece que los nichos tienden a evolucionar relativamente lento dentro de los linajes, por lo que especies cercanamente emparentadas tendrán nichos más parecidos que las especies lejanamente emparentadas (Soberón y Nakamura 2009). Los resultados de este estudio son consistentes con estas ideas y, sugieren que las especies de *Streptanthus* y géneros afines tienen amplitudes de nicho moderadamente similares ( $K=0.6-1.0$ ). Sin embargo, es importante señalar que nuestros resultados no excluyen escenarios en los que las especies pudieran haber divergido reflejando diferentes condiciones ecológicas (Burns y Barhoum 2005). Graham, *et al.* (2004) sugirieron que especies cercanamente emparentadas no necesariamente deben tener nichos ambientales iguales y que puede existir una selección diferencial con base en gradientes climáticos entre especies hermanas. Un elemento que hay que considerar es que nuestras estimaciones de amplitud de nicho ignoran el factor edáfico que es muy importante en este sistema biológico, donde el 30% de las especies de *Streptanthus* son endémicas a serpentina (Cacho *et al.* 2014). La inclusión de este eje de variación ecológica podría homogeneizar nuestros estimados de

amplitud de nicho ecológico en el grupo. Por ejemplo, el estimado de la amplitud de nicho ecológico puede verse reducido drásticamente si la especie está asociada a suelos de serpentina, incrementando así los valores de  $K$  obtenidos aquí. También, incluir explícitamente características como la especialización a distintos tipos de suelos, así como otros factores biológicos (p. ej. patógenos, depredación por herbívoros, polinizadores) puede ser una dirección futura en la estimación de nicho ecológico en este sistema.

## CONCLUSIONES

La inclusión de las nuevas secuencias que representan especies que no habían sido evaluadas desde una perspectiva filogenética vuelve a este estudio el estudio filogenético más completo para el complejo *Streptanthoide* a la fecha. Nuestros resultados revelan que la evaluación continua de accesiones en un marco filogenético, especialmente aquellas con ecología o morfologías peculiares, es una práctica importante para documentar la diversidad biológica.

Dentro del complejo *Streptanthoide* existe una gran labilidad evolutiva en caracteres vegetativos, florales y ecológicos. Esto puede reflejar que la evolución de los caracteres es influenciada por una gran cantidad de factores (e.g. ambientales, depredación, polinizadores, entre otros) y que estos pueden estar interconectados.

El modelo biogeográfico DEC+J sugiere que el origen biogeográfico del complejo *Streptanthoide* fue el sur-centro-oeste de California, con subsecuente expansión hacia el noroeste. Estos resultados son consistentes con la idea de que el clima mediterráneo en la CA-FP ha facilitado que taxones adaptados a climas cálidos puedan migrar hacia el norte.

Los modelos de nicho ecológico son consistentes con el surgimiento de un clima de estacionalidad marcada (como el Mediterráneo), el cual ha tenido una gran influencia en la diversificación y adaptación de los linajes de plantas en la CA-FP. Sin embargo, factores como la especialización a suelos, patógenos, herbívoros y polinizadores pueden estar jugando un papel importante en la determinación de la distribución de las especies, y es importante su inclusión en la caracterización de nichos ecológicos. La falta de señal filogenética en la evolución del nicho puede reflejar constancia del nicho, pero también que especies cercanamente emparentadas pueden responder de forma similar a ciertos eventos (p.ej., variación climática).

## REFERENCIAS

- Ackerly, D. D. 2009. Evolution, origin and age of lineages in the Californian and Mediterranean floras. *Journal of Biogeography*. 36: 1221-1233.
- Al-Shehbaz, A., M. A. Beilstein and E. A. Kellogg. 2006. Systematics and phylogeny of the Brassicaceae (Cruciferae): an overview. *Plant Systematics and Evolution*. 259: 89-120.
- Al-Shehbaz, A. 2010. Brassicaceae. In Flora of North America Editorial Committee, ed. Flora of North America. New York and Oxford: Oxford University Press, 224-746.
- Al-Shehbaz, A. 2012a. A generic and tribal synopsis of the Brassicaceae (Cruciferae). *Taxon*. 61 (5): 931-954.
- Al-Shehbaz, A. 2012b. Notes on miscellaneous species of the Tribe Thelypodieae (Brassicaceae). *Harvard Papers in Botany*. 17(1): 3-10.
- Anacker, B. L. and S. Y. Strauss. 2013. The geography and ecology of plant speciation: range overlap and niche divergence in sister species. *Proceedings of the Royal Society*. 281:20132980.
- Anderson, R. A. 2015. El modelo de nicho y distribuciones: no simplemente es clic, clic, clic. *Biogeografía*. 8:5-27.
- Bailey, C. D., R. A. Price and J. T. Doyle. 2002. Systematics of the Halimolobine Brassicaceae: evidence from three loci and morphology. *Systematic Botany*. 27(2): 318-322.
- Bailey, C. D., M. A. Koch, M. Mayer, K. Mummenhoff, S. L. O'Kane, S. I. Warwick, M. D. Windham and I. A. Al-Shehbaz. 2006. Toward a global phylogeny of the Brassicaceae. *Molecular Biology and Evolution*. 23(11): 2142-2160.
- Baldwin, B. G. 2014. Origins of plant diversity in the California Floristic Province. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 45:347-369.
- Baldwin, B. G. and D. H. Goldman. 2012. *The Jepson Manual: vascular plants of California*. Second Edition. University of California Press. California. pp. 535-538, 564-576.
- Beilstein, M. A., I. A. Al-Shehbaz and E. A. Kellogg. 2006. Brassicaceae phylogeny and thricome evolution. *American Journal of Botany*. 93(4): 607-619.
- Beilstein, M. A., I. A. Al-Shehbaz, S. Mathews and E. A. Kellogg. 2008. Brassicaceae phylogeny inferred from phytochrome A and *ndhF* sequence data: tribes and thricome revisited. *American Journal of Botany*. 95(10): 1307-1327.
- Berg, R. L. 1959. A general evolutionary principle underlying the origin of developmental homeostasis. *American Naturalist*. 93: 103-105
- Berg, R. L. 1960. The ecological significance of correlation Pleiades. *Evolution*. 17:171-180.
- Blomberg, S. P., T. Garland Jr., A. R. Ives. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*. 57(4): 717-745.
- Brady, K. U., A. R. Kruckeberg, and H. D. Bradshaw Jr. 2005. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 36: 243-266.
- Broennimann, O., M. C. Fitzpatrick, P. B. Pearman, B. Petitpierre, L. Pellissier, N. G. Yoccoz, W. Thuiller, M. J. Fortin, C. Randin, N. E. Zimmermann, G. H. Graham and A. Guisan.

2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*. 21: 481-497.
- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*. 124(2): 255-279.
- Burns, K. J. and D. N. Barhoum. 2005. Population-level history of the wrenit (*Chamaea fasciata*): implication for comparative phylogeography in the California Floristic Province. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 38: 117-129.
- Burrell, A. M. 2010. Molecular and genetic analysis of adaptive evolution in the rare serpentine endemic, *Caulanthus amplexicaulis* var. *barbarae* (J. Howell) Munz. PhD Dissertation. Texas A&M University.
- Burrell, A. M. and A. E. Pepper. 2006. Primers for 10 polymorphic microsatellites from *Caulanthus amplexicaulis* var. *barbarae*, and cross-amplification in other species within the Streptanthoid Complex (Brassicaceae). *Molecular Ecology Notes*. 6: 770-772.
- Burrell, A. M., K. G. Taylor, R. J. Williams, R. T. Cantrell, M. A. Menz and A. E. Pepper. 2011. A comparative genomic map for *Caulanthus amplexicaulis* and related species (Brassicaceae). *Molecular Ecology*. 20: 784-798.
- Cacho, N. I. y S. Y. Strauss. 2013. Single-copy nuclear gene primers for *Streptanthus* and other Brassicaceae from genomic scans, published data and ESTs. *Applications in Plant Sciences*. 1 (7): 1200002.
- Cacho, N. I., A. M. Burrell, A. E. Pepper and S. Y. Strauss. 2014. Novel nuclear markers inform that the systematics and the evolution of the serpentine use in *Streptanthus* and allies (Thelypodieae, Brassicaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 72: 71-81.
- Cacho NI, Strauss SY. 2014. Occupation of bare habitats, an evolutionary precursor to soil specialization in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 111: 15132–15137.
- Cacho NI, Kliebenstein DJ, Strauss SY. 2015. Macroevolutionary patterns of glucosinolate defense and tests of defense-escalation and resource availability hypotheses. *New Phytologist*. 208(3):915-27
- Calsbeek, R., J. N. Thompson and J. E. Richardson. 2003. Patterns of molecular evolution and diversification in a biodiversity hotspot: the California Floristic Province. *Molecular Ecology*. 12: 1021-1029.
- Couvreur, T. L., A. Franzke, I. A. Al-Shehbaz, F. T. Bakker, M. A. Koch and K. Mummenhoff. 2010. Molecular phylogenetics, temporal diversification, and principles of evolution in the mustard family (Brassicaceae). *Molecular Biology and Evolution*. 27(1):55-71.
- Colwell, R. K. and D. J. Futuyma. 1971. On the measurement of the niche breadth and overlap. *Ecology*. 52(4): 567-576
- Crespo, M. B., M. D. Lledó, M. F. Fay and M. W. Chase. 2000. Subtribe Vellinae (Brassicaceae, Brassicaceae): a combined analysis of ITS nrDNA sequences and morphological data. *Annals of Botany*. 86: 53-62.
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R. and Posada, D. 2012. jModelTest2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9(8), 772.

- Drummond, A. J., M. A. Suchard, D. Xie and A. Rambaut. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUTi and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*. 22:1969-1973
- Doe, J. 2012. SNIDIND: Mesquite module for calculating the Snidely Index, version 3.5.
- Edgar, R. C. 2004a. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*. 32(5): 1792-1797.
- Edgar, R. C. 2004b. MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. *BMC Bioinformatics*. (5): 113.
- Edger, P. P., H. M. Heide-Fischer, M. Bekaert, J. Rota, G. Glöckner, A. E. Platts, D. G. Heckel, J. P. Der, E. K. Wafula, M. Tang, J. A. Hofberger, A. Smithson, J. C. Hall, M. Blanchette, T. E. Bureau, S. I. Wright, C. W. dePamphilis, M. E. Schranz, M. S. Barker, G. C. Conant, N. Wahlberg, H. Vogel, J. C. Pires and C. W. Wheat. 2015. The butterfly plant arms-race escalated by gene and genome duplications. *Proceeding of the National Academy of Sciences*. USA 112: 8362-8366.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, *et al.* 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*. 29: 129-151.
- Elith, J. and J. R. Leathwick. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 40:677-697.
- Evans, M. E., S. A. Smith, R. S. Flynn and M. J. Donoghue. 2009. Climate, niche evolution, and diversification of the "bird-cage" evening primroses (*Oenothera*, sections *Angora* and *Kleinia*). *The American Journalist*. 173(2): 225-240.
- Feinsinger, P., E. E. Spears and R. W. Poole. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology*. 62(1): 27-32.
- Francisco-Ortega, J., J. Fuertes-Aguilar, C. Gómez-Campo, A. Santos-Guerra and R. K. Jansen. 1999. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 11(3): 361-380.
- Franzke, A., D. German, I. A. Al-Shehbaz and K. Mummenhoff. 2009. *Arabidopsis* family ties: molecular phylogeny and age estimates in Brassicaceae. *Taxon*. 58(2): 425-437.
- Franzke, A., M. A. Lysak, I. A. Al-Shehbaz, M. A. Koch and K. Mummenhoff. 2011. Cabbage family affairs: the evolutionary history of Brassicaceae. *Trends in Plant Science*. 16 (2): 108-116.
- Galloway, G. L., R. L. Malmberg and R. A. Price. 1998. Phylogenetic utility of the nuclear gene arginine decarboxylase: an example from Brassicaceae. *Molecular Biology and Evolution*. 15(10): 1312-1320.
- Graham, C. H., S. R. Ron, J. C. Santos, C. J. Schneider and C. Moritz. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*. 58:1781-1793.
- Guindon, S. and Gascuel, O. 2003. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood. *Systematic Biology*. 52: 696-704.
- Hall, J. C., K. J. Sytsma and H. H. Iltis. 2002. Phylogeny of Capparaceae and Brassicaceae based on chloroplast sequence data. *American Journal of Botany*. 89(11): 1826-1842.

- Hansen, T. F., C. Pélabon and W. S. Armbruster. 2007. Comparing variational properties of homologous floral and vegetative characters in *Dalechampia scandens*: testing the Berg hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*. 34: 86-98.
- Hauser, L. A. and T. J. Crovello. 1982. Numerical analysis of generic relationships in Thelypodieae (Brassicaceae). *Systematic Botany*. 7(3):249-268.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25: 1965-1978.
- Hijmans, R. J., S., Phillips, J. Leathwick and J. Elith. 2011. Package “dismo”. Available online at: <http://cran.r-project.org/web/packages/dismo/index.html>.
- Huang, et al. 2015. Resolution of Brassicaceae phylogeny using nuclear genes uncover nested radiations and supports convergent morphological evolution. *Molecular Biology and Evolution*. 33(2):394-412
- Huelsenbeck, J. P. and Ronquist, F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*. 17(8): 754-755. doi:10.1093/bioinformatics/17.8.754. PMID:11524383.
- Huelsenbeck, J. P., R. Nielsen and J. P. Bollback. 2003. Stochastic mapping of morphological characters. *Systematic Biology*. 52: 131-158.
- Huelsenbeck, J. P., B. Larget, M. E. Alfaro. 2004. Bayesian phylogenetic model selection using reversible jump Markov chain Monte Carlo. *Molecular Biology and Evolution* 21:1123–1133
- Kembel, S. W., P. D. Cowan, M. R. Helmus, W. K. Cornwell, H. Morlon, D. D. Ackerly, S. P. Blomberg and C. O. Webb. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*. 26: 1463-1464.
- Keck, F., F. Rimet, A. Bouchez and A. Franc. 2016. PhyloSignal: an R package to measure, test, and explore the phylogenetic signal. *Ecology and Evolution*. 6(9): 2774-2780.
- Koch, M., H. Hurka and K. Mummenhoff. 1996. Chloroplast DNA restriction site variation and RAPD-analyses in *Cochlearia* (Brassicaceae): biosystematics and speciation. *Nord. J. Bot.* 16:585-603.
- Koch, M. and H. Hurka. 1999. Isoenzyme analysis in the polyploid complex *Microthalspi perfoliatum* (L.) F. K. Meyer: morphology, biogeography and evolutionary history. *Flora*. 194: 33-48.
- Koch, M., K. Mummenhoff and H. Hurka. 1999. Molecular phylogenetics of *Cochlearia* (Brassicaceae) and allied genera based on nuclear ribosomal ITS DNA sequence analysis contradict traditional concepts of their evolutionary relationship. *Plant Systematics and Evolution*. 216: 207-230.
- Koch, M. and I. A. Al-Shehbaz. 2000. Molecular systematics of the Chinese *Yinshania* (Brassicaceae): evidence from plastid and nuclear ITS DNA sequence data. *Missouri Botanical Garden Press*. 87(2): 246-272.
- Koch, M., B. Haubold and T. Mitchell-Olds. 2000. Comparative evolutionary analysis of chalcone synthase and alcohol dehydrogenase loci in *Arabidopsis*, *Arabis*, and Related Genera (Brassicaceae). *Molecular Biology and Evolution*. 17(10): 1483-1498.

- Koch, M., B. Haubold and T. Mitchell-Olds. 2001a. Molecular systematics of the Brassicaceae: evidence from coding plastidic *MatK* and nuclear *Chs* sequences. *American Journal of Botany*. 88(2): 534-544.
- Koch, M. B. Weisshaar, J. Kroymann, B. Haubold and T. Mitchell-Olds. 2001b. Comparative genomics and regulatory evolution: conservation and function of the *Chs* and *Apetala3* promoters. *Molecular Biology and Evolution*. 18(1):1882-1891.
- Koch, M., I. A. Al-Shehbaz and K. Mummenhoff. 2003. Molecular systematics, evolution, and population biology in the mustard family (Brassicaceae). *Annals of Missouri Botanical Garden*. 90(2): 151-171.
- Kruckeberg, A. R. and D. Rabinowitz. 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 16: 447-479.
- Lanfear, R., B. Calcott, S. Y. E. Ho and S. Guindon. 2012. PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*. 29 (6): 1695-1701. doi:101093/molbev/mss020.
- López-Álvarez, D., A. J. Manzaneda, P. J. Rey, P. Giraldo, E. Benavente, J. Allainguillaume, L. Mur, A. L. Caicedo, S. P. Hazen, A. Breiman, S. Ezrati and P. Catalán. 2015. Environmental niche variation and evolutionary diversification of the *Brachypodium distachyon* grass complex species in their native circum-Mediterranean range. *American Journal of Botany*. 102(7): 1073-1088.
- Maddison, D. R. and Maddison, W. P. 2005. MacClade 4: Analysis of phylogeny and character evolution. Version 4.08a. <http://macclade.org>.
- Mainali, K. P., D. L. Warren, K. Dhileepan, A. Mcconnachie, L. Strathie, G. Hassan, D. Karki, B. B. Shrestha and C. Parmesan. 2015. Projecting future expansion of invasive species: comparing and improving methodologies for species distribution modeling. *Global Change Biology*. 21: 4464-4480.
- Matzke, N. J. 2012. Founder-event speciation in BioGeoBEARS package dramatically improves likelihoods and alters parameter inference in Dispersal-Extinction-Cladogenesis (DEC) analyses. *Frontiers of Biogeography*, 4(suppl. 1): 210, December 2012. <http://CRAN.R-project.org/package=BioGeoBEARS>.
- Matzke, N. J. 2014. Model selection in historical biogeography reveals founder-event speciation is a crucial process in island clades. *Systematic Biology*. 63(3): 951-970.
- Meier, R., S. Kwong, G. Vaidya and P. K. L. Ng. 2006. DNA Barcoding and taxonomy in Diptera: a tale of high intraspecific variability and low identification success. *Systematic Biology*. 55: 715-728.
- Miller, M. A. 2009. The CIPRES Portals. CIPRES. Arch. by WebCite(r) <<http://www.webcitation.org/5minQIJJeQa>>.
- Miller, M. A., W. Pfeiffer and T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In, Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE), 14 Nov. 2010, New Orleans, LA pp 1-8.
- Mitchell-Olds, T., I. A. Al-Shehbaz, M. A. Koch and T. F. Sharbel. 2005. Crucifer evolution in the post-genomic era. In: Henry R. J. (ed.) Plant diversity and evolution: genotypic and phenotypic variation in higher plants. CAB International. 119-137.

- Mummenhoff, K., A. Franzke and M. Koch. 1997. Molecular phylogenetics of *Thalyspi* s.l. (Brassicaceae) based on chloroplast DNA restriction site variation and sequences of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA. *Canadian Journal of Botany*. 75: 469-482.
- Mummenhoff, K. A., I. A. Al-Shehbaz, F. T. Bakker, H. P. Linder and A. Mühlhausen. 2005. Phylogeny, morphological evolution, and speciation of endemic Brassicaceae genera in the cape flora of Southern Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 92(3): 400-424.
- Myers, E.A., J. A. Rodríguez-Robles, D. F. Denardo, R. E. Staub, A. Stropoli, S. Ruane and F. T. Burbrink. 2013. Multilocus phylogeographic assessment of the California Mountain Kingsnake (*Lampropeltis zonata*) suggests alternative patterns of diversification for the California Floristic Province. *Molecular Ecology*. 22: 5418-5429.
- O’Kane, S. L., Jr., B. A. Schaak and I. A. Al-Shehbaz. 1996. The origins of *Arabidopsis suecica* (Brassicaceae) as indicated by nuclear rDNA sequences. *Systematic Botany*. 21(4): 559-566.
- Payson, E. B. 1922. A monographic study of *Thelypodium* and its immediate allies. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 9(3): 233-324.
- Pélabon, C., N. C. Osler, M. Diekmann and B. J. Graae. 2013. Decouples phenotypic variation between floral and vegetative traits: distinguishing between developmental and environmental correlations. *Annals of Botany*. 111:935-944.
- Pepper, A. E. and L. E. Norwood. 2001. Evolution of *Caulanthus amplexicaulis* var. *barbarae* (Brassicaceae) a rare serpentine endemic plant: a molecular phylogenetic perspective. *American Journal of Botany*. 88(8): 1479-1489.
- Peterson, A. T. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional model. *Bioinformatics*. 3:59-72.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson and R.E. Schapire. 2006. Maxent entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190:231-259.
- Quantum GIS Development Team (2016). Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Rambaut, A., M. A. Suchard, D. Xie and A. J. Drummond. 2014. Tracer v1.6. Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>
- Raven, P.H., Axelrod, D.I., 1978. *Origin and Relationships of the California Flora*. University of California Press, Berkeley.
- Ree, R. H., B. R. Moore, C. O. Webb and M. J. Donoghue. 2005. A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. *Evolution*. 59(11):2299-2311.
- Ree, R. H. and A. Smith. 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*. 57(1):4-14.
- Revell, L. J. 2012. Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*. 3 217-223.

- Revell, L. J. 2013. Two new graphical methods for mapping trait evolution on phylogenies. *Methods in Ecology and Evolution*. 4: 754-759.
- Ronquist, F. R. and Huelsenbeck, J. P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*. 19(12): 1572-1574.  
doi:10.1093/bioinformatics/btg180.
- Ronquist, F. R. and I. Sanmartín. 2011. Phylogenetic methods in biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 42: 441-464.
- Rydberg, P. A. 1907. Studies on the Rocky Mountain Flora-XVIII. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 34(8): 417-437.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185:27-39.
- Schranz, M. E. and T. Mitchell-Olds. 2006. Independent ancient polyploidy events in the sister families Brassicaceae and Cleomaceae. *The Plant Cell*. 18:1152-1165.
- Sharbel, T. F., M.-L. Voigt, T. Mitchell-Olds, L. Kantama and H. de Jong. 2004. Is the aneuploidy chromosome in an apocytic *Boecheira holboellii* a genuine B chromosome? *Cytogenet. Genome Res.* 106: 173-183.
- Simillion, C., K. Vandepoele, M. C. E. Van Montagu, M. Zabeau and Y. Van de Peer. 2002. The hidden duplication past of *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 99(21):13627-13632.
- Smith, E. P. 1982. Niche breadth, resource availability and inference. *Ecology*. 63:1675-1681.
- Soberón, J. 2007. Ginnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecological Letters. Biogeography*. 16:449-459.
- Soberón, J. and M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 106: 19644-19650.
- Stamatakis, A. 2006a. RAxML-VI-HPC: Maximum Likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*. 22, 2688-2690.
- Stamatakis, A. 2006b. Phylogenetic models of rate heterogeneity: a high performance computing perspective. In: Proceedings of the 20th IEEE/ACM International Parallel and Distributed Processing Symposium (IPDPS2006), Rhodes, Greece.
- Stamatakis, A., P. Hoover and J. Rougemont. 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web-servers. *Systematic Biology*. 75, 758-771.
- Vision, T. J., D. G. Brown and S. D. Tanksley. 2000. The origins of genomic duplication in *Arabidopsis*. *Science*. 290:2114-2117.
- Warren, D. L., R. E. Glor and M. Turelli. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*. 62-11: 2868-2883.
- Warwick, S. I., I. A. Al-Shehbaz, R. A. Price and C. Sauder. 2002. Phylogeny of *Sisymbrium* (Brassicaceae) based on ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Canadian Journal of Botany*. 80: 1002-1017.
- Warwick, S. I., I. A. Al-Shehbaz, C. Sauder, J. G. Harris and M. Koch. 2004a. Phylogeny of *Braya* and *Neotorularia* (Brassicaceae) based on nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast *trnL* intron sequences. *Canadian Journal of Botany*. 82: 376-392.
- Warwick, S. I., I. A. Al-Shehbaz, C. Sauder, D. F. Murray and K. Mummenhoff. 2004b. Phylogeny of *Smelowskia* and related genera (Brassicaceae) based on nuclear ITS DNA

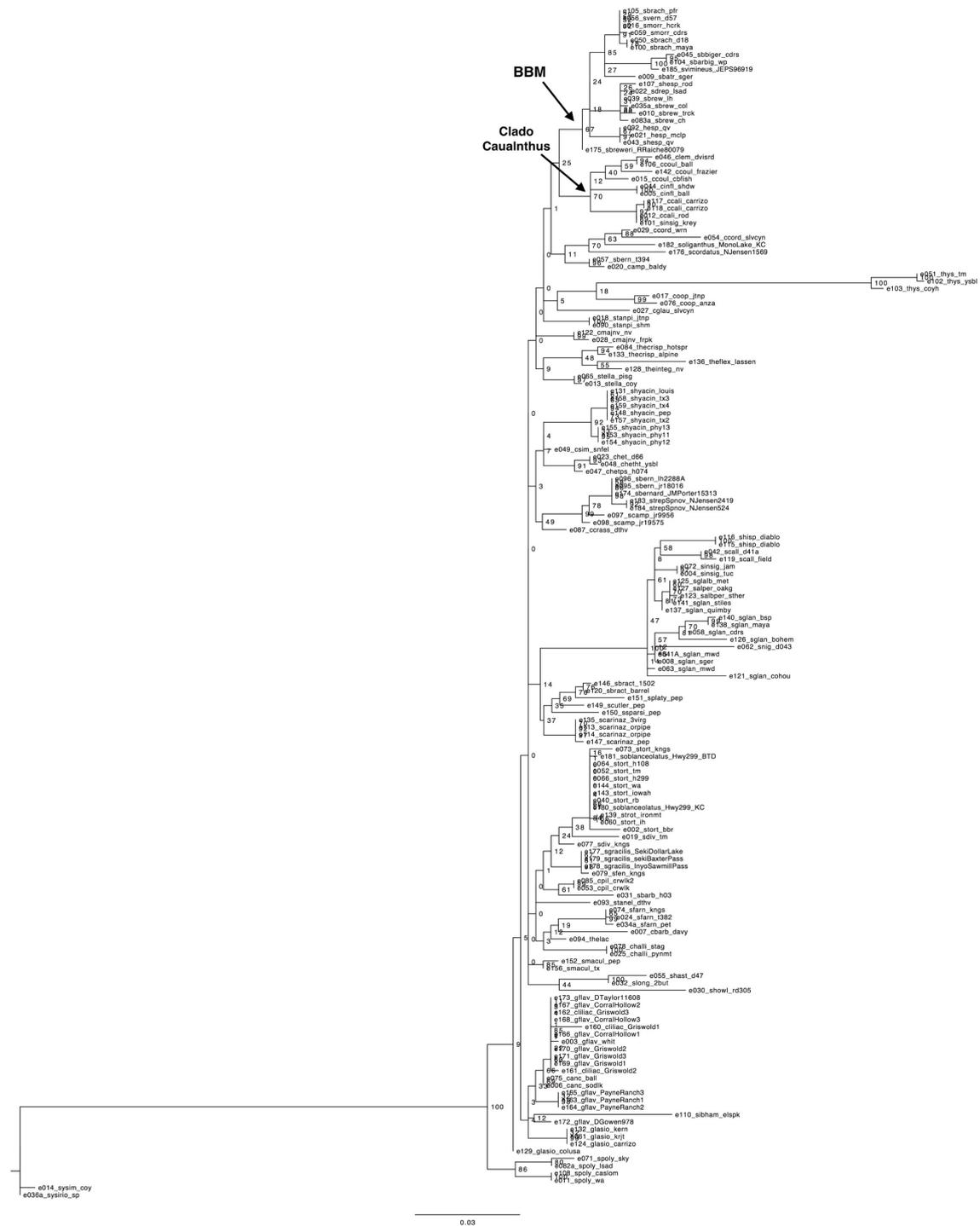
and chloroplast *trnL* intron DNA sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 91 (1): 99-123.

Warwick, S. I. and C. Sauder. 2005. Phylogeny of tribe Brassiceae (Brassicaceae) based on chloroplast restriction site polymorphisms and nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast *trnL* intron sequences. *Canadian Journal of Botany*. 83: 467-483.

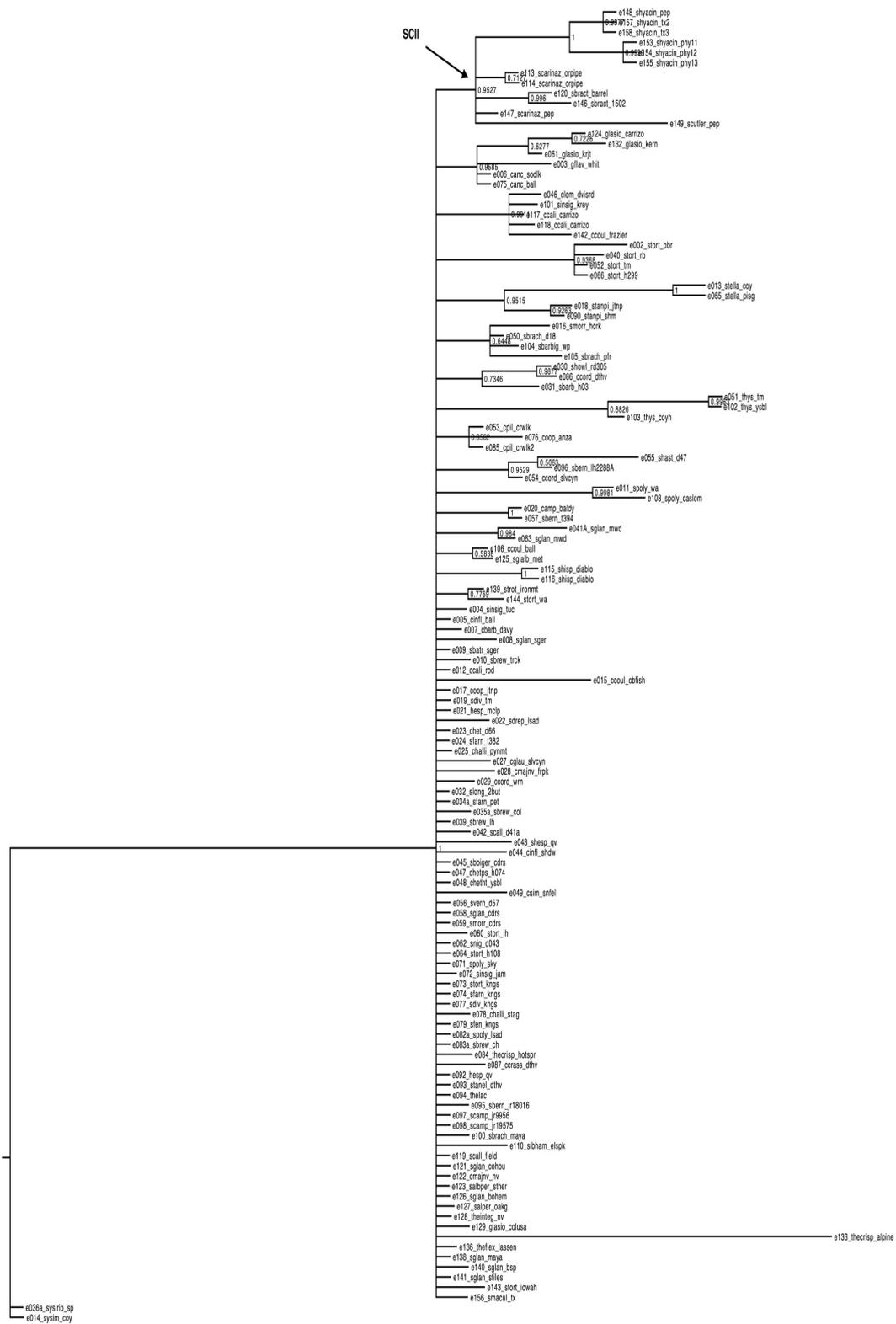
Warwick, S. I., C. A. Sauder, M. S. Mayer, and I. A. Al-Shehbaz. 2009. Phylogenetic relationships in the tribes Schizopetaleae and Thelypodieae (Brassicaceae) based on nuclear ribosomal ITS region and plastid *ndhF* DNA sequences. *Botany*. 87: 961-985.



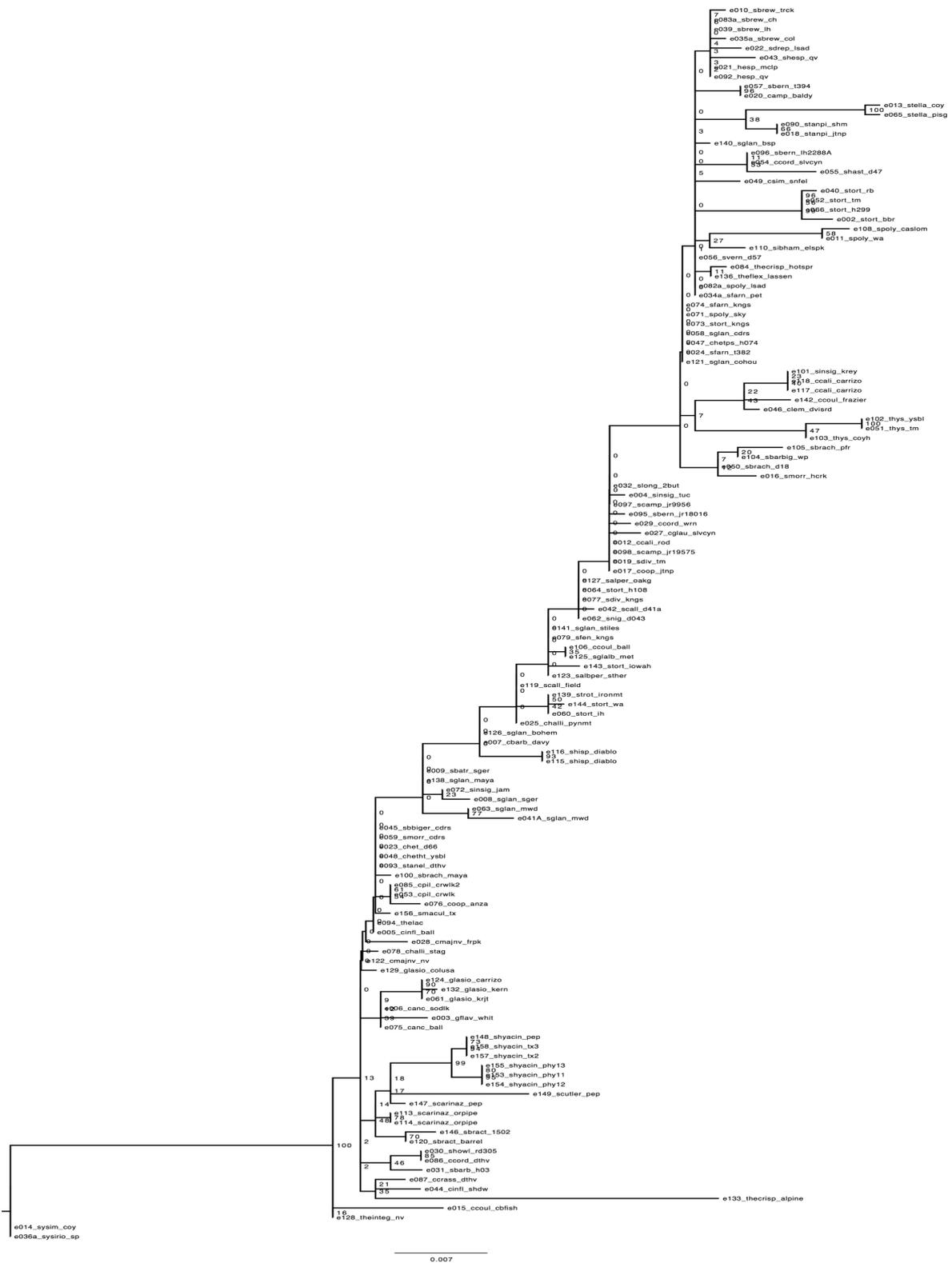
## S2. Árbol con valores de bootstrap (RAxML) para el gen AT3G41979.



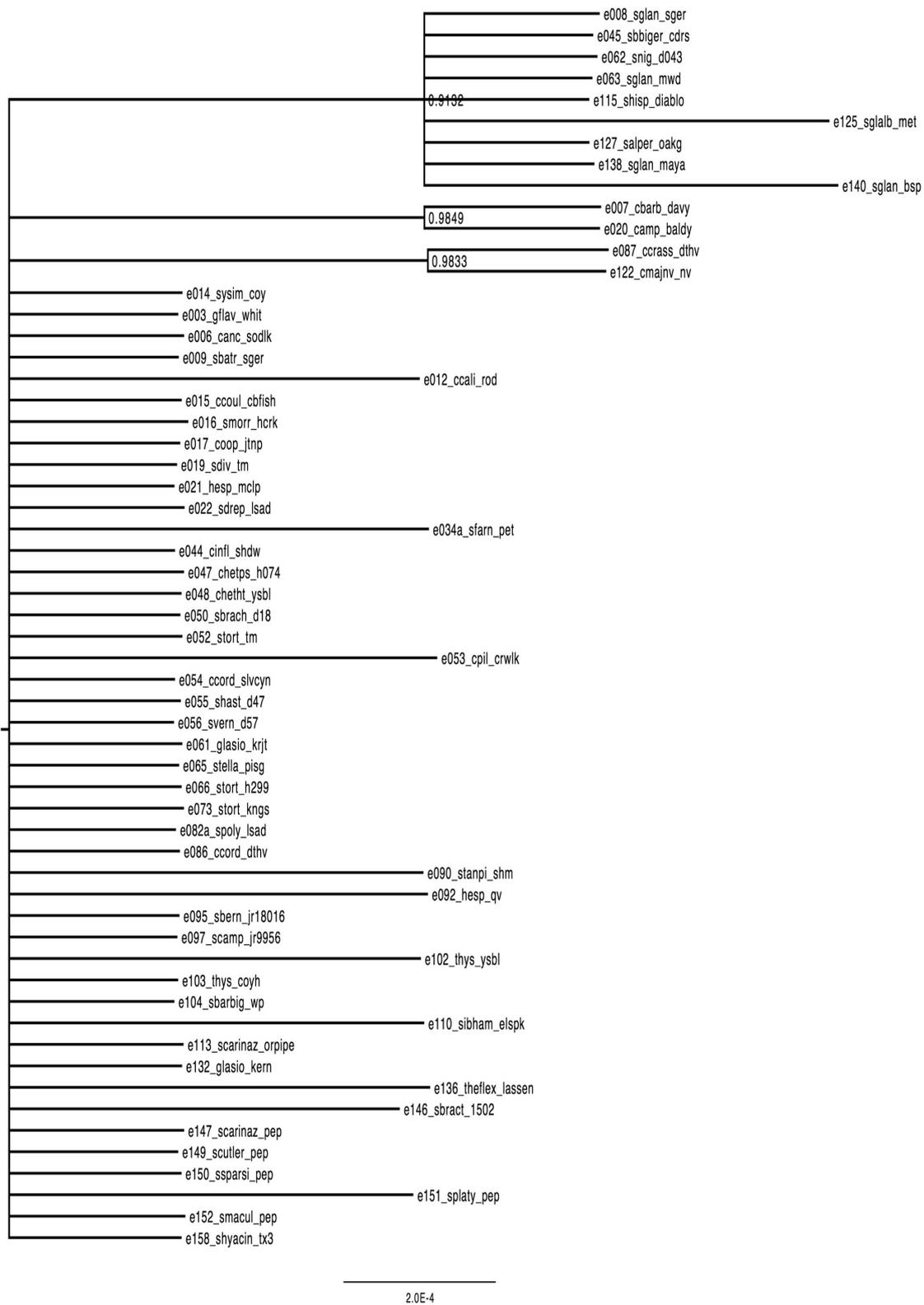
### S3. Árbol con probabilidades posteriores (MrBayes) para el gen AT1G09570.1.



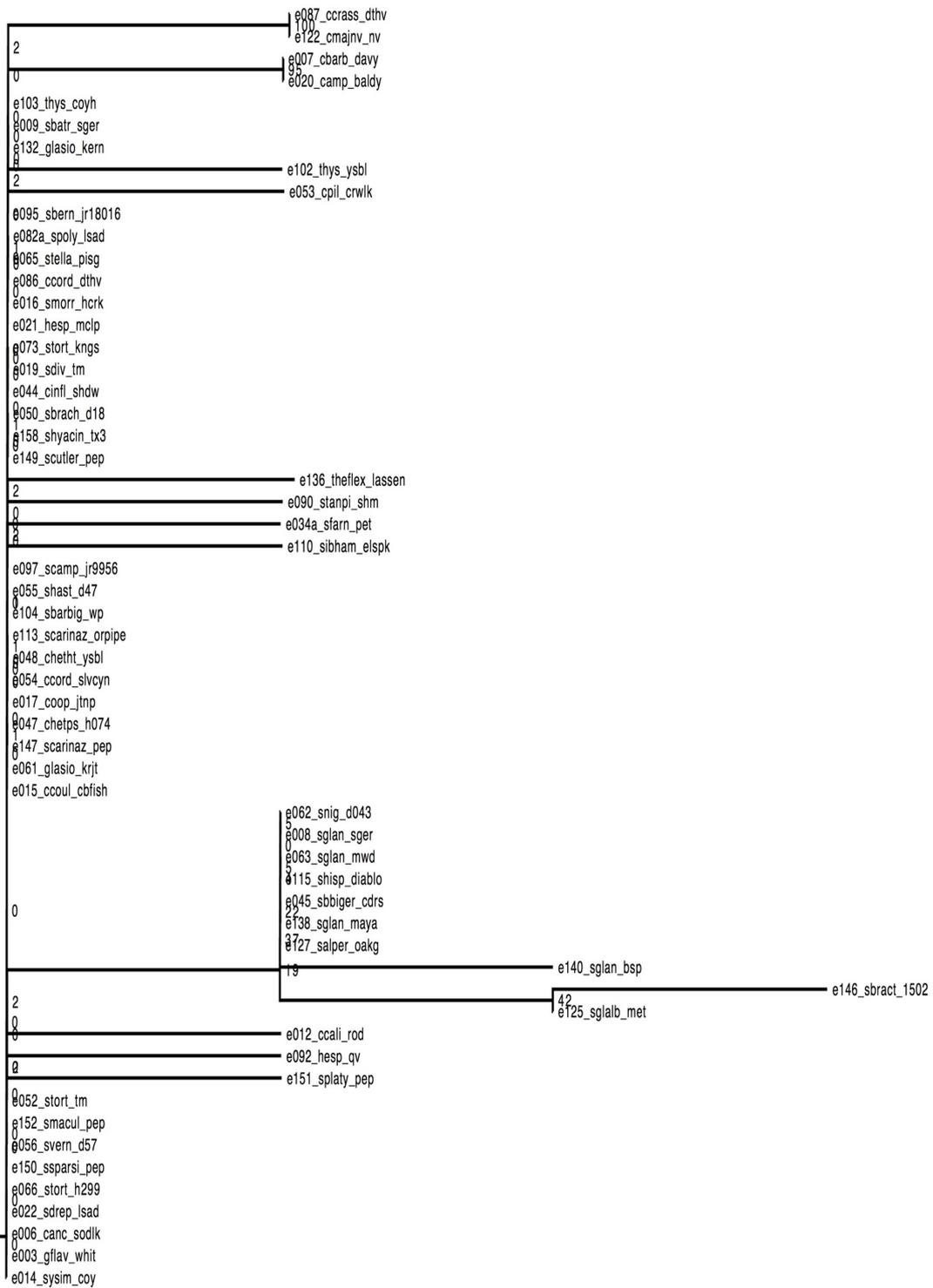
# S4. Árbol con valores de bootstrap (RAxML) para el gen AT1G09570.1



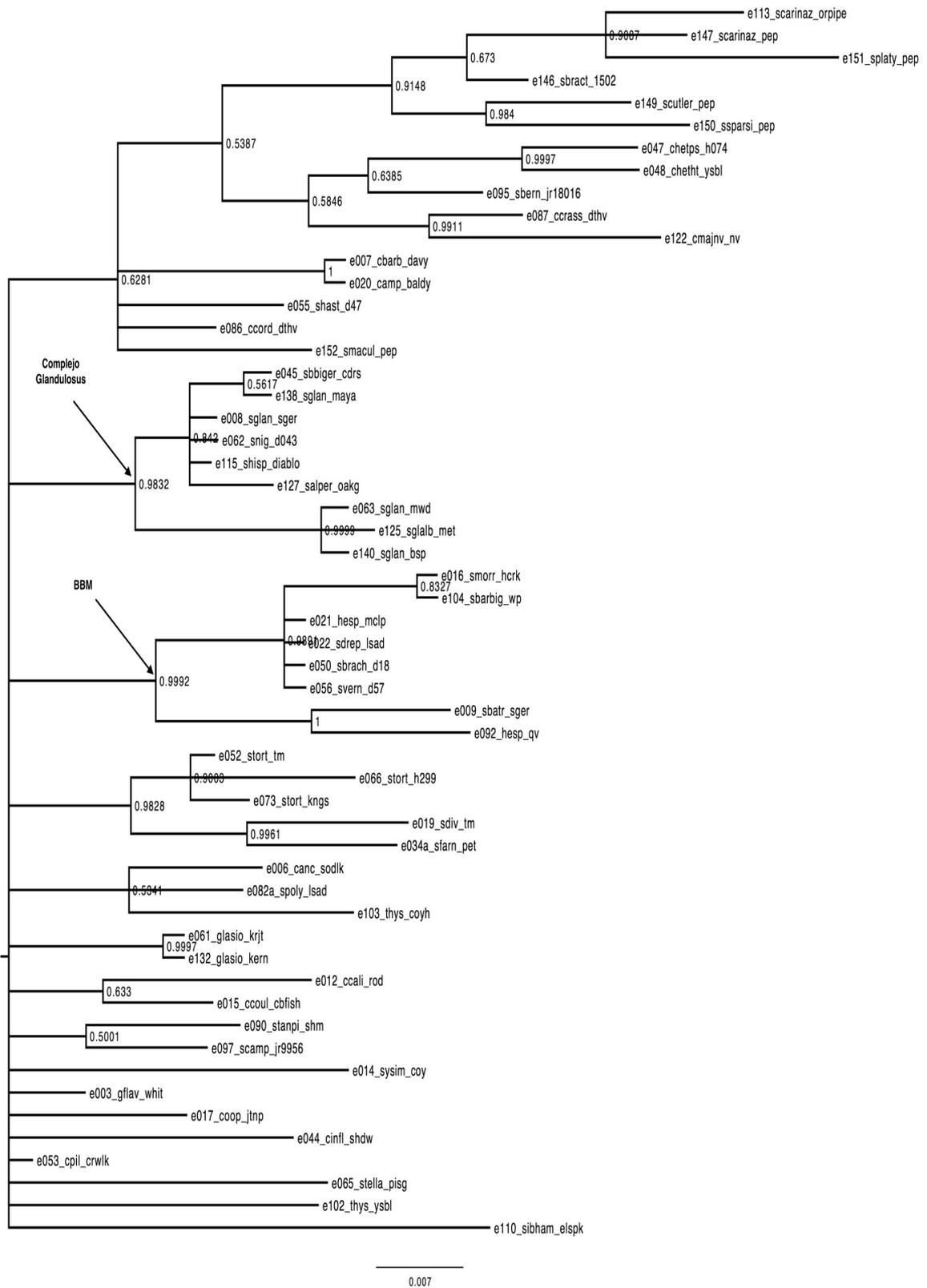
## S5. Árbol con probabilidades posteriores (MrBayes) para el gen trnL



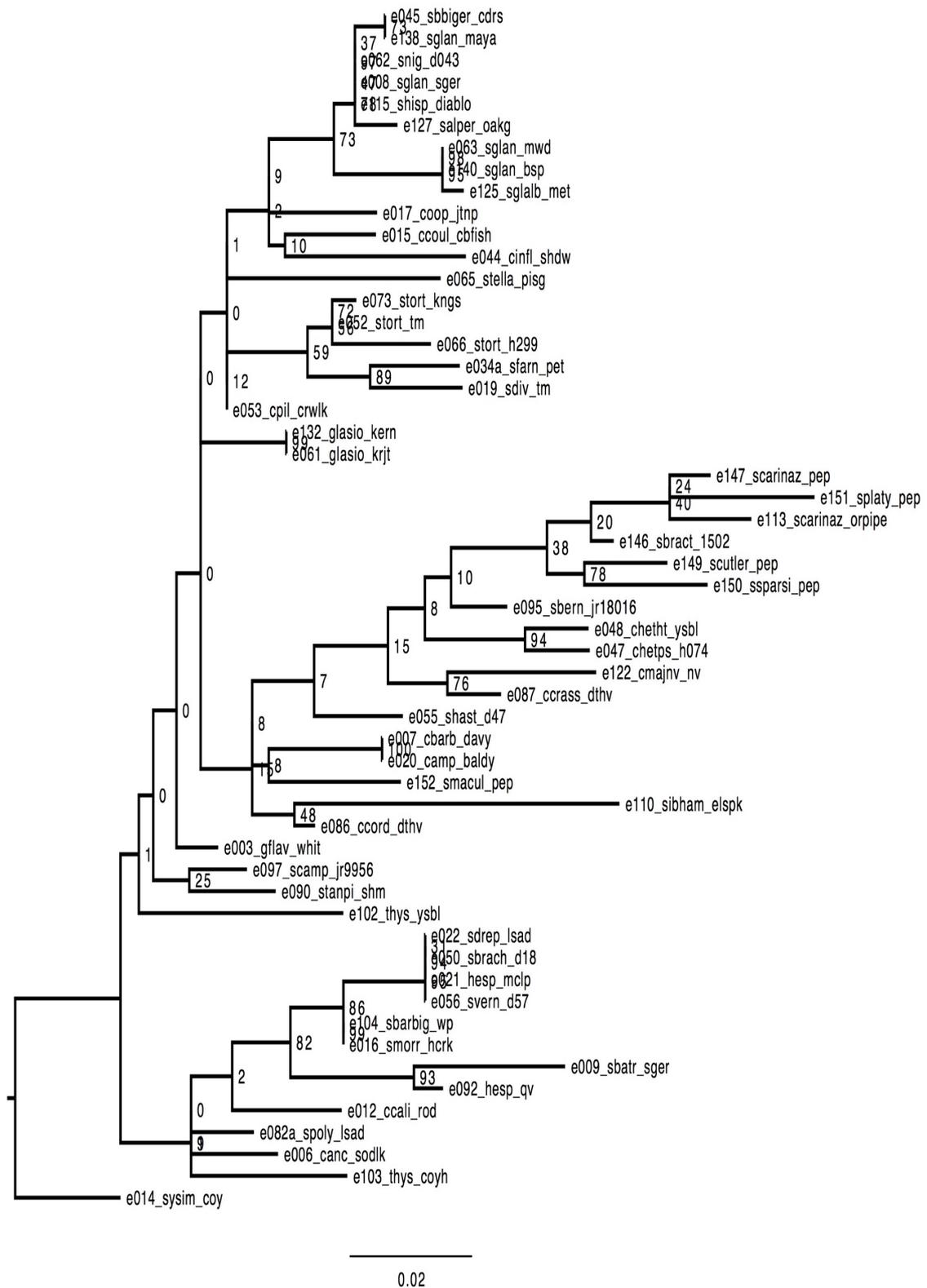
S6. Árbol con valores de bootstrap (RAxML) para el gen *trnL*



# S7. Árbol con probabilidades posteriores (MrBayes) para el gen trnH-psbA



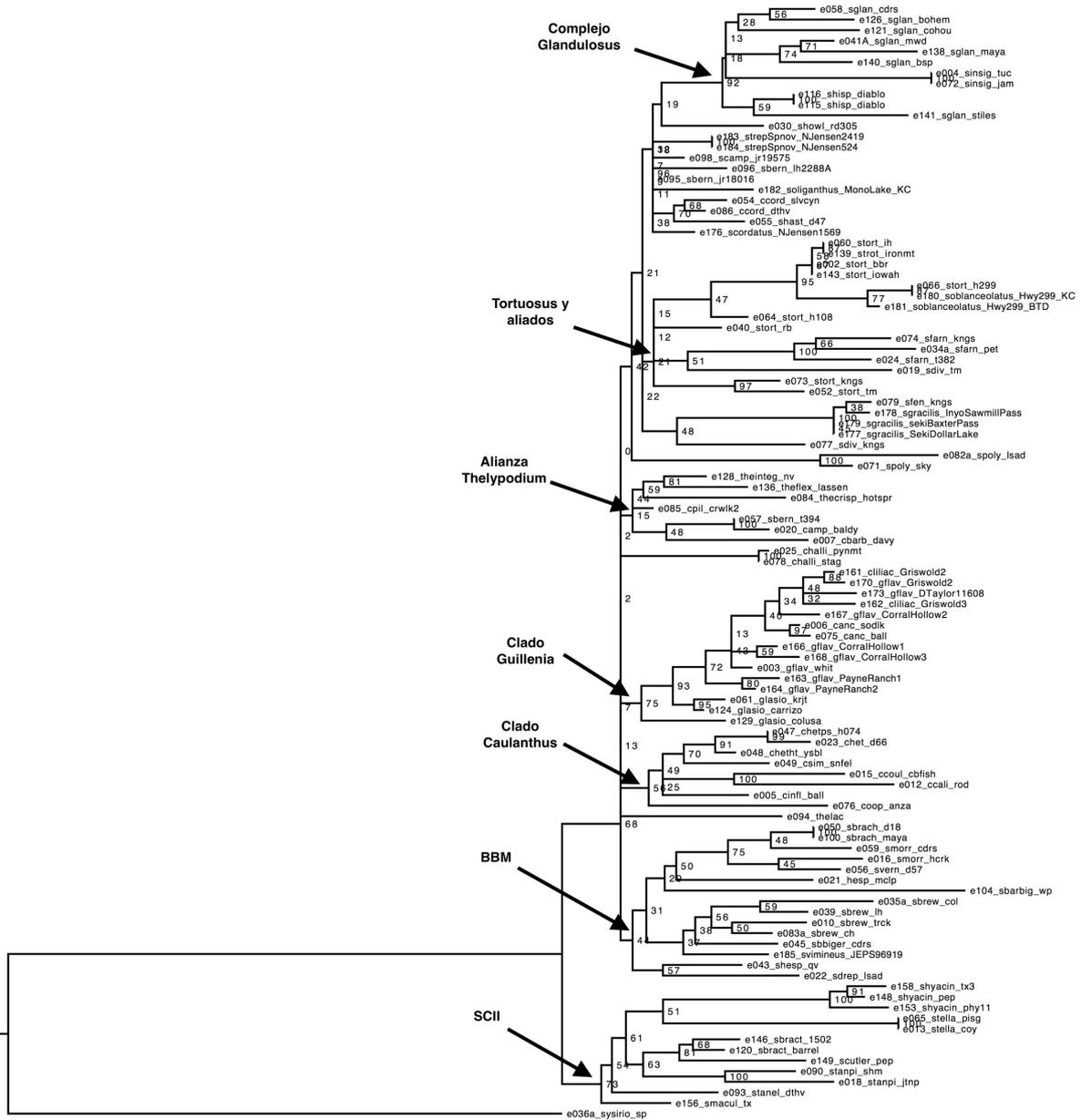
S8. Árbol con valores de bootstrap (RAxML) para el gen trnH-psbA



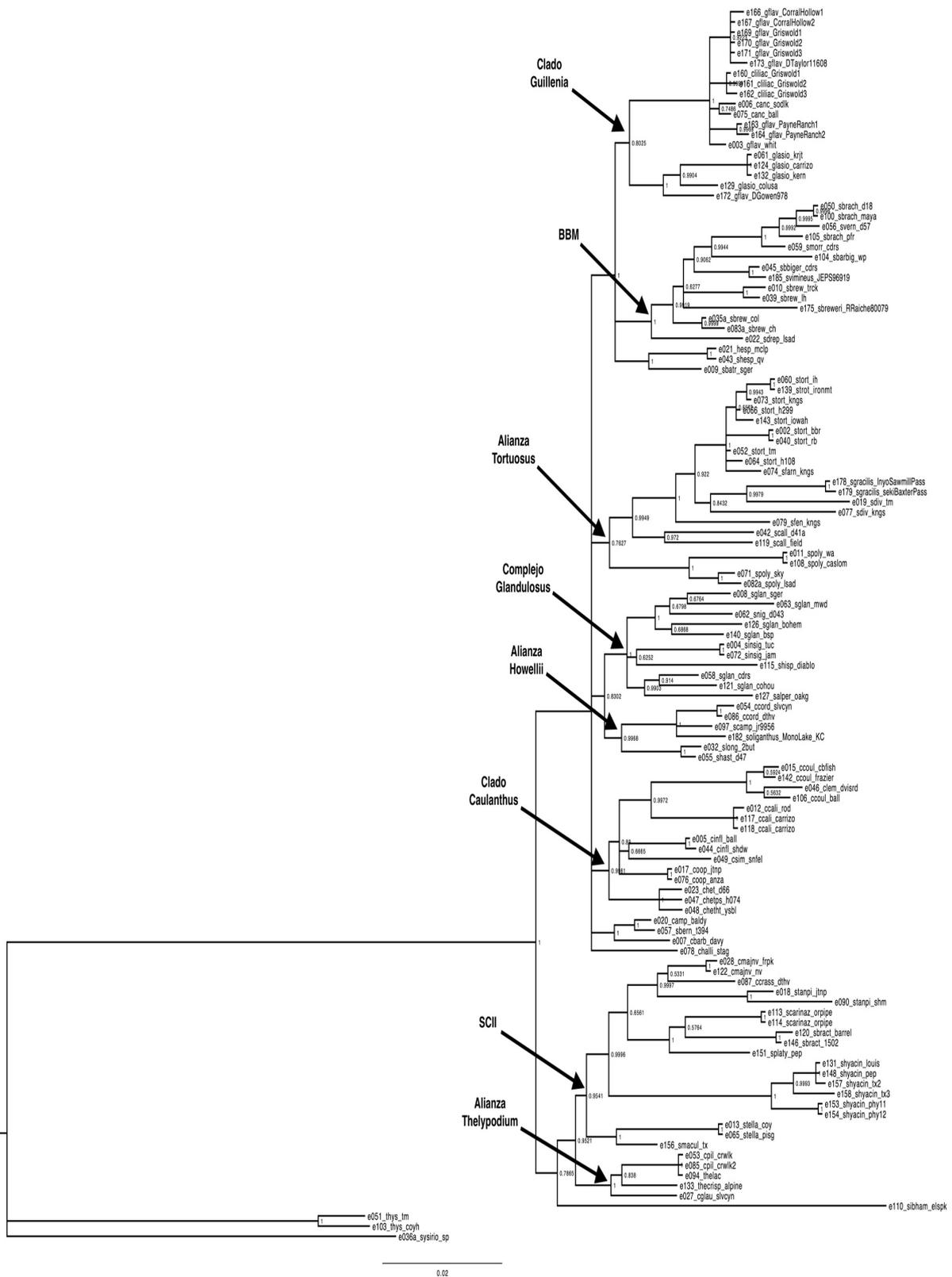
# S9. Árbol con probabilidades posteriores (MrBayes) para el gen AT4G34700



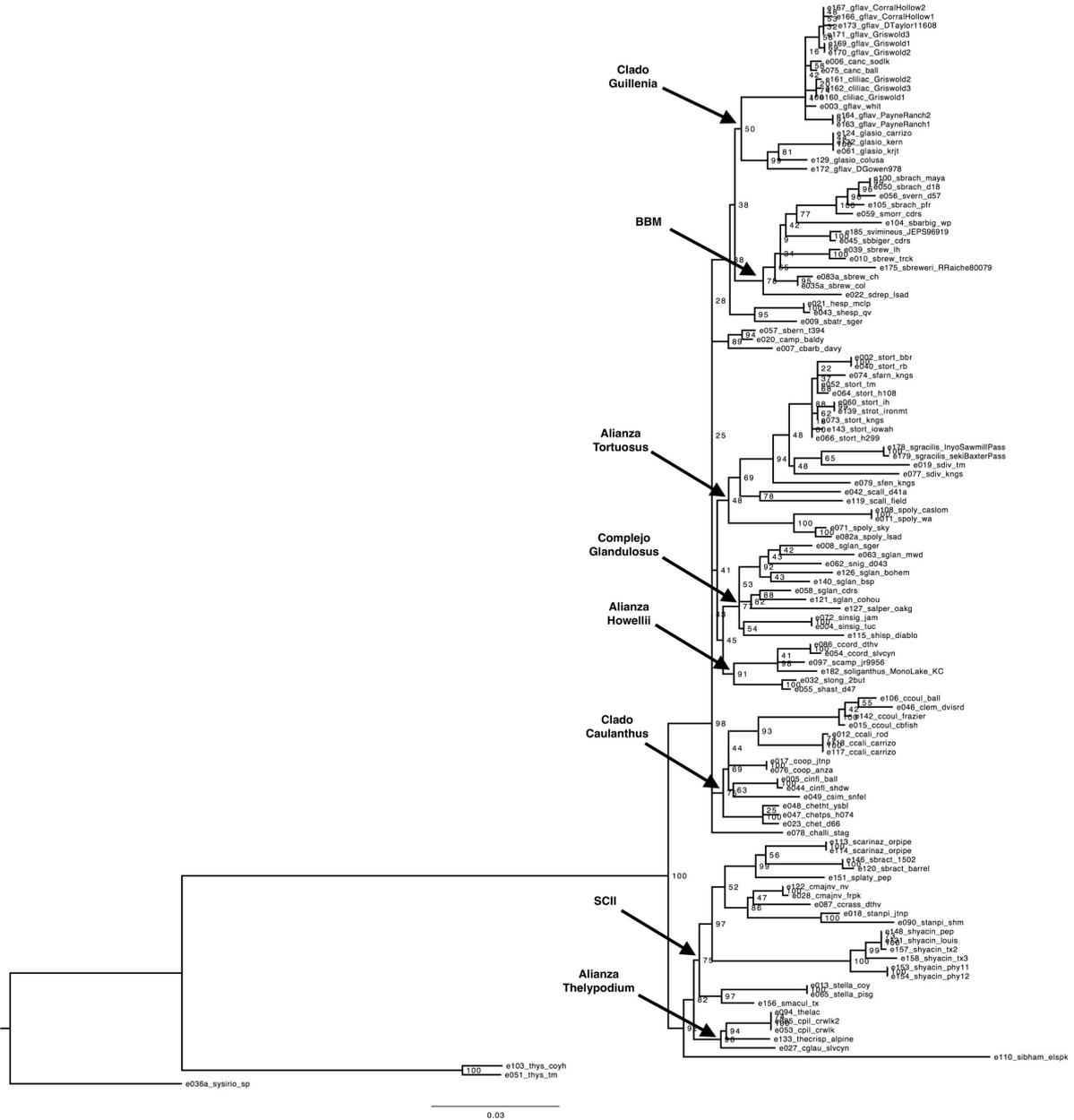
S10. Árbol con valores de bootstrap (RAxML) para el gen AT4G34700



# S11. Árbol con probabilidades posteriores (MrBayes) para el gen AT1G56590

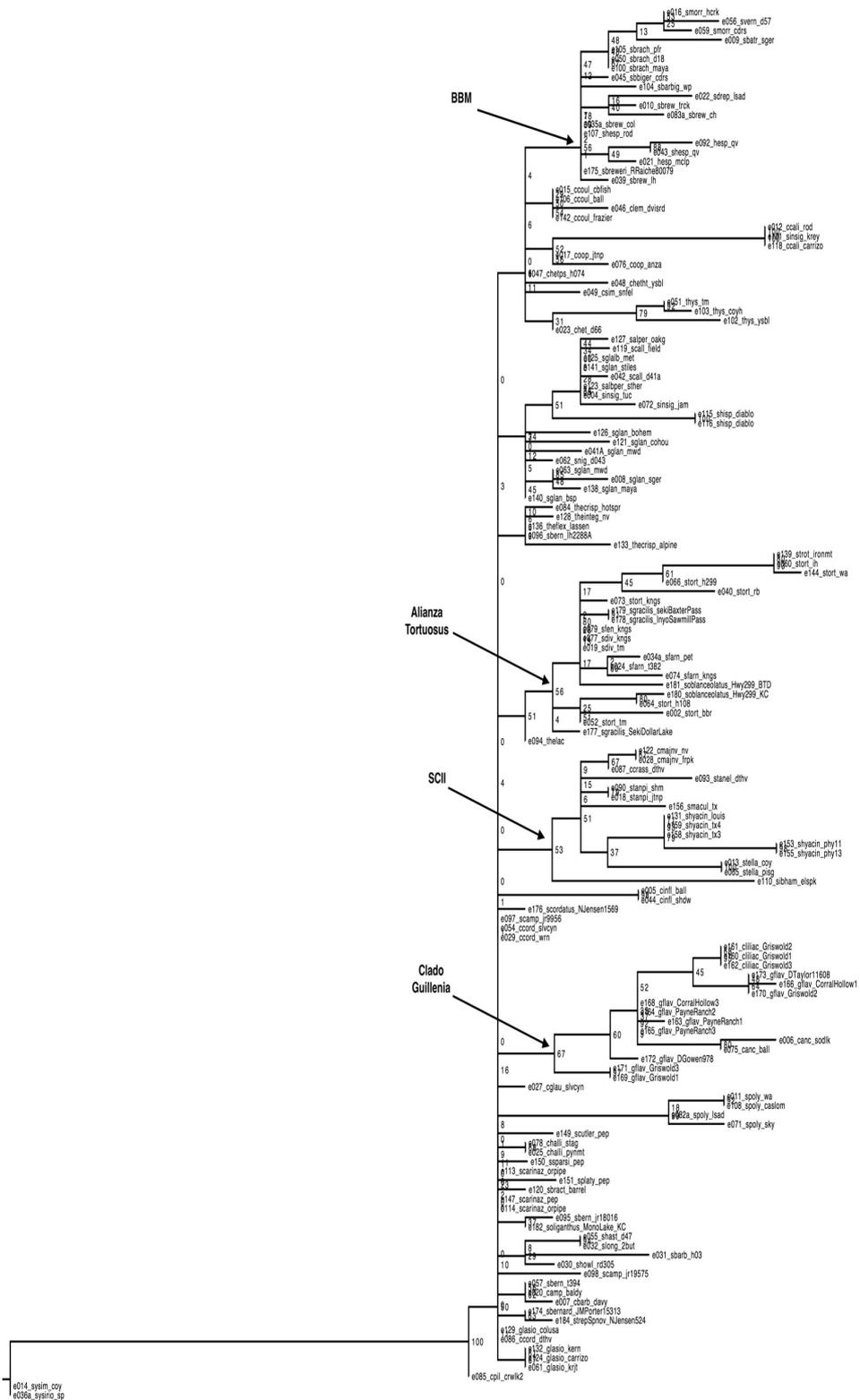


# S12. Árbol con valores de bootstrap (RAxML) para el gen AT1G56590





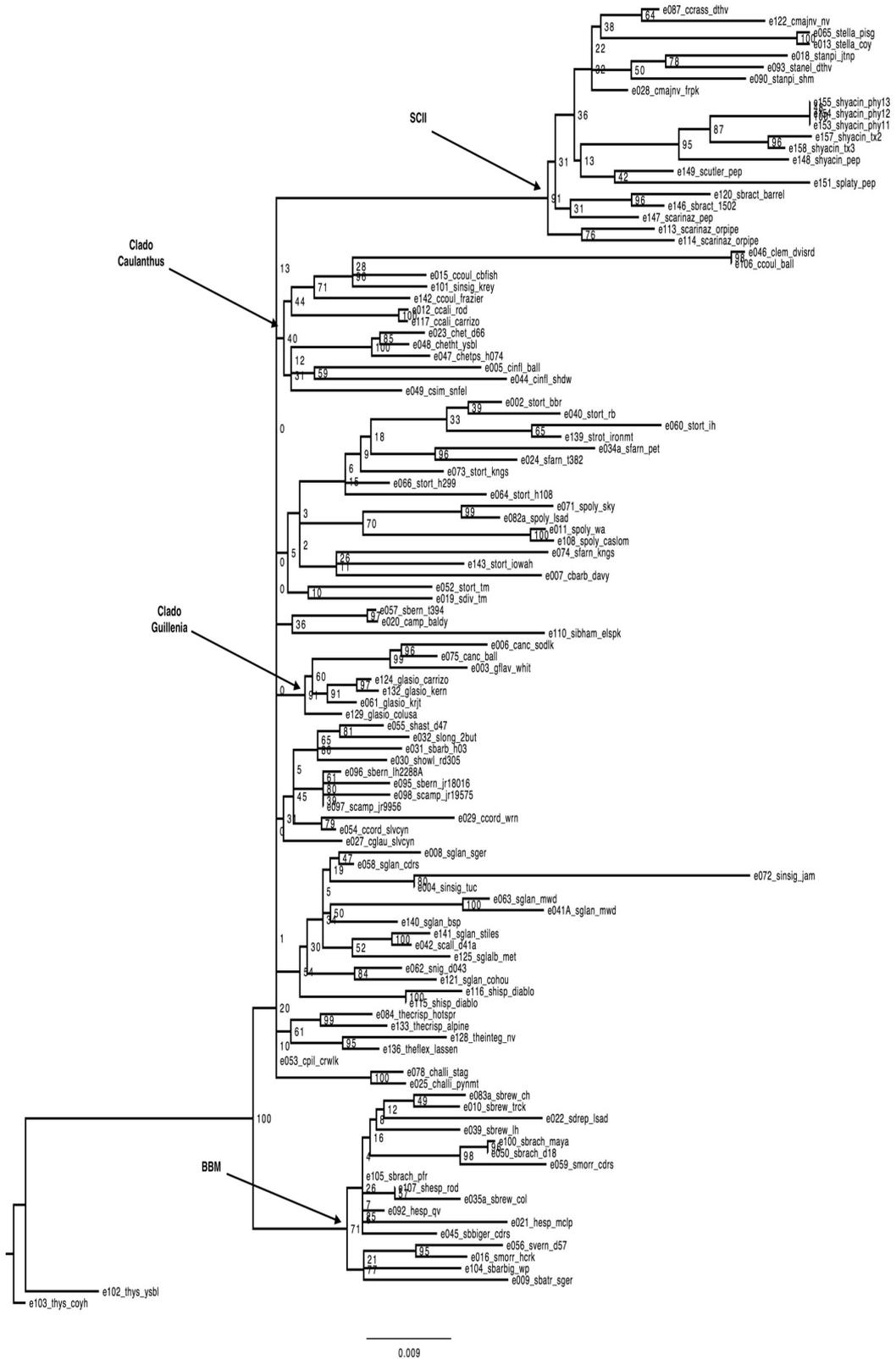
S14. Árbol con valores de bootstrap (RAxML) para el gen AT3G14940.1



# S15. Árbol con probabilidades posteriores (MrBayes) para el gen AT1G61620

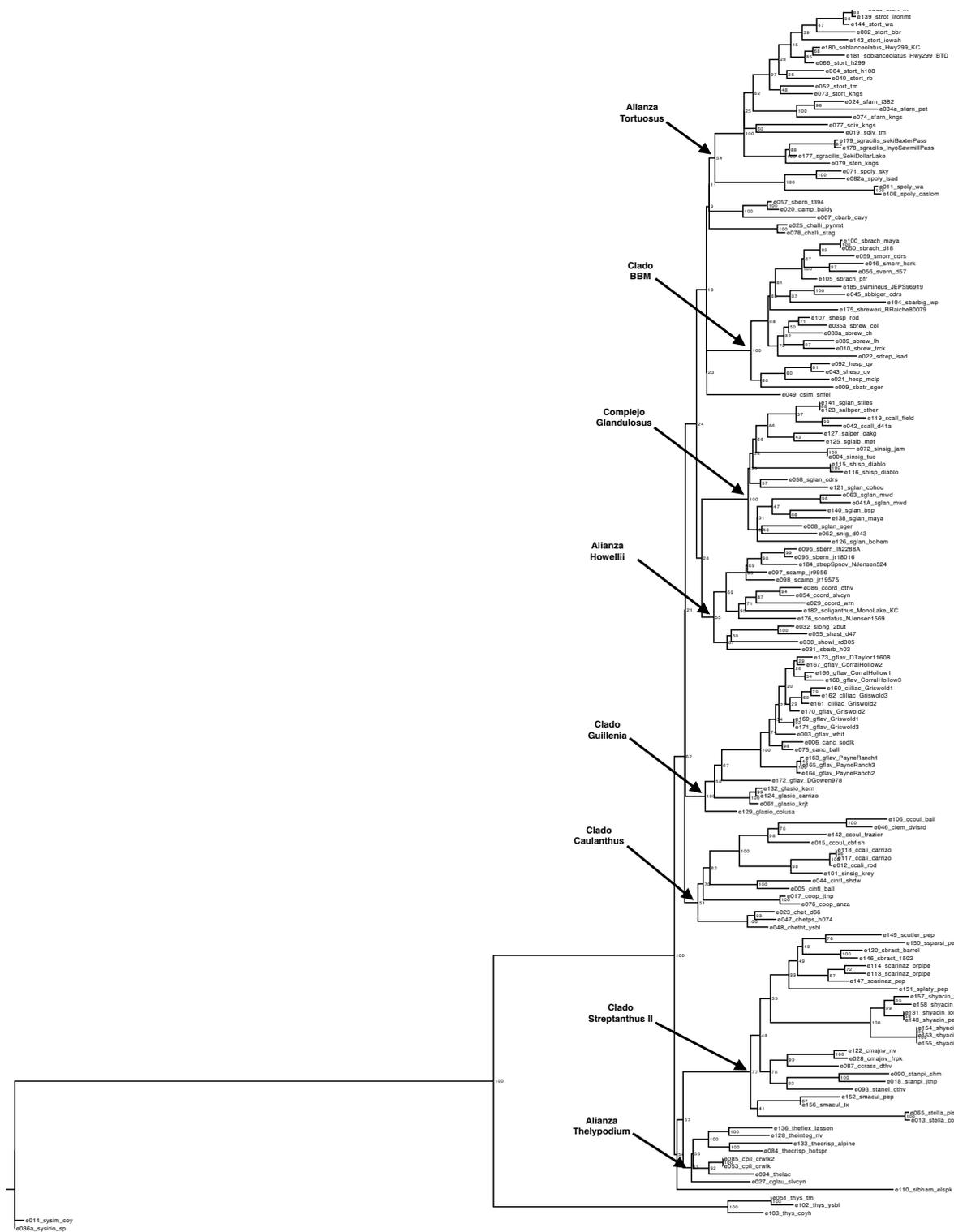


S16. Árbol con valores de bootstrap (RAxML) para el gen AT1G61620

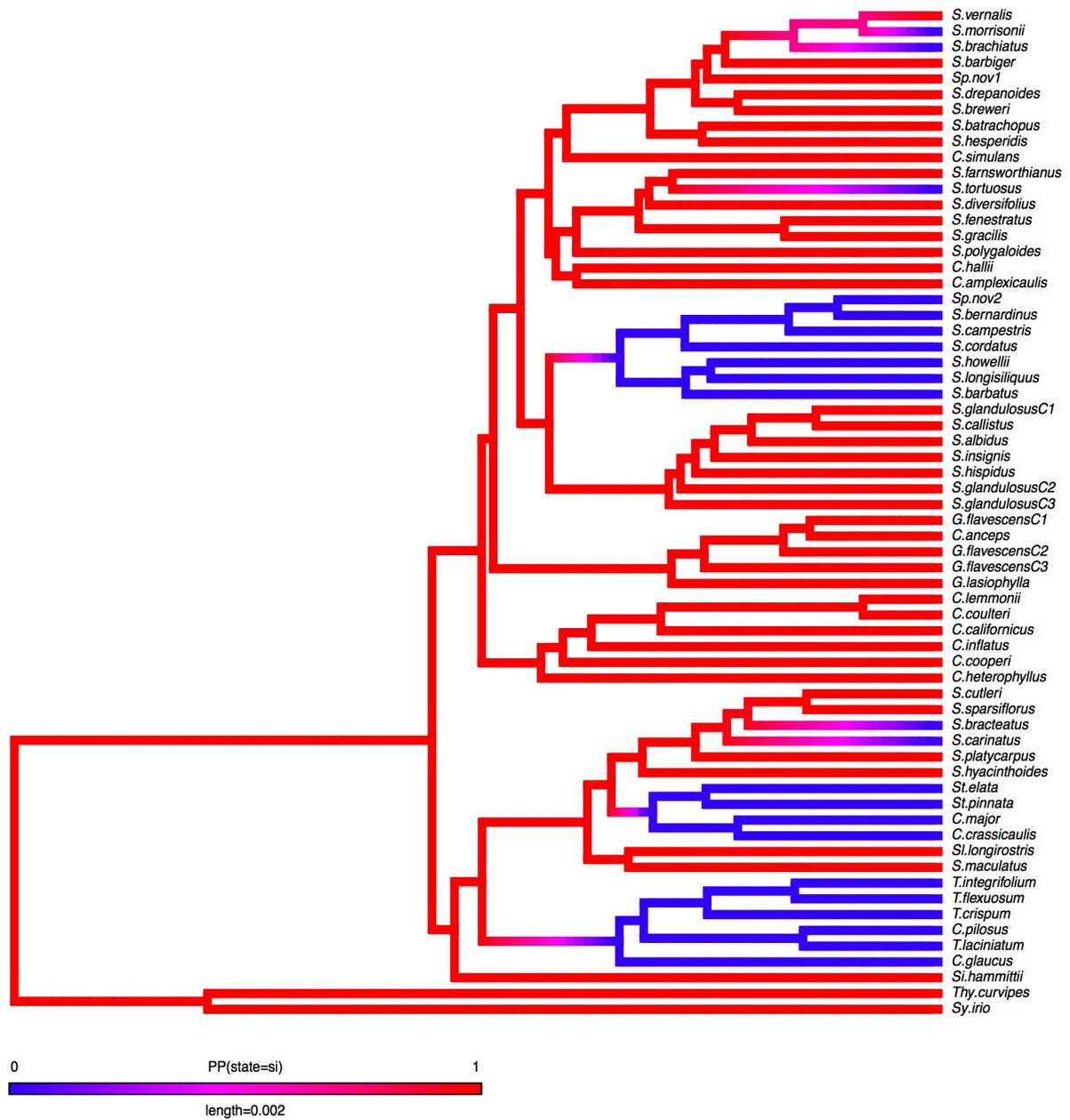




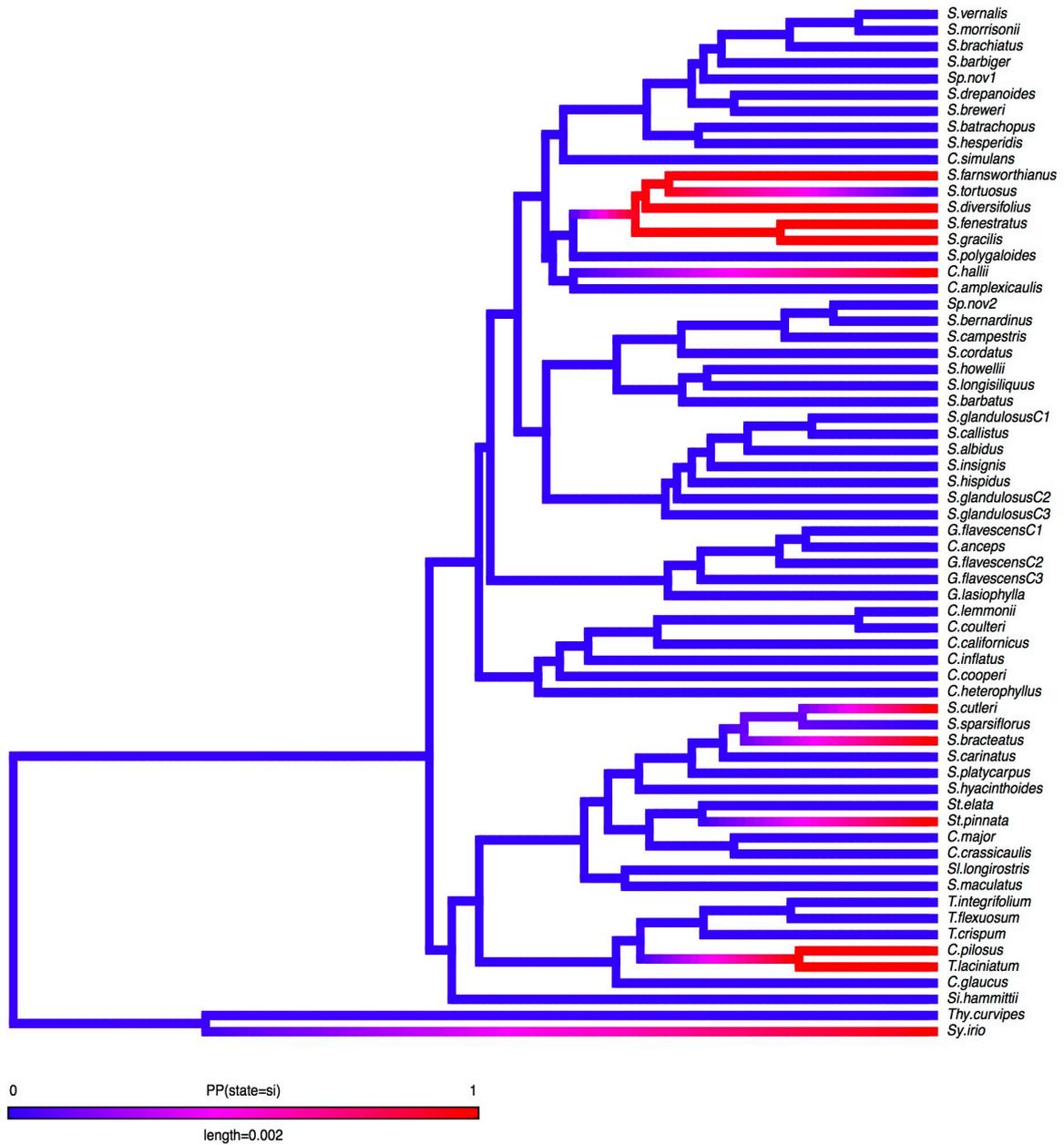
S18. Árbol con valores de bootstrap (RAxML) para la matriz completa.



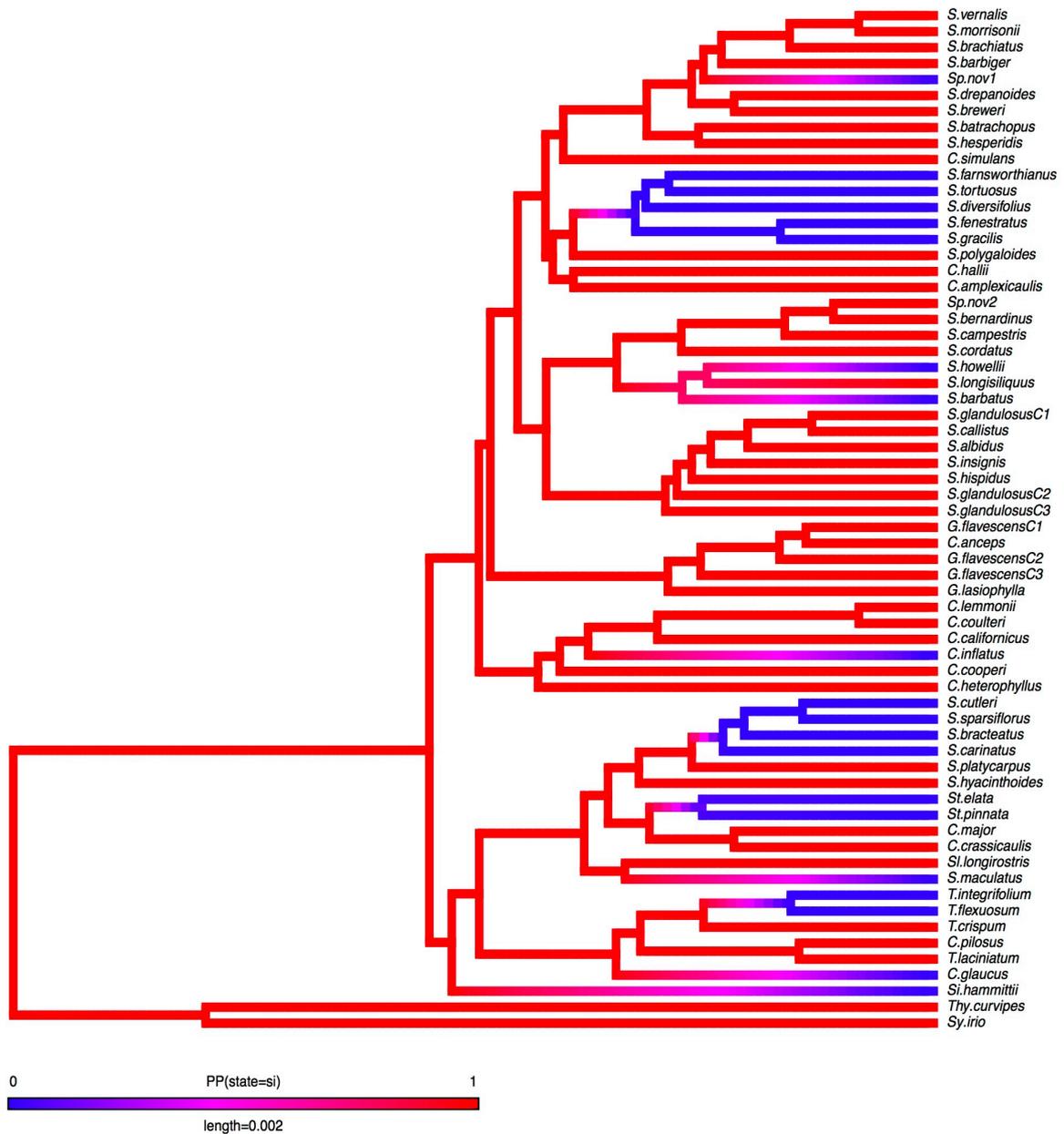
S19. Representación de los 1000 mapeos estocásticos del carácter “anual estricto”. El color de las puntas en el árbol representa la probabilidad posterior de la condición anual estricto (si/no) a través de la historia del clado. El rojo indica una probabilidad posterior alta de que exista la condición anual. La longitud de la barra inferior representa la longitud de las ramas.



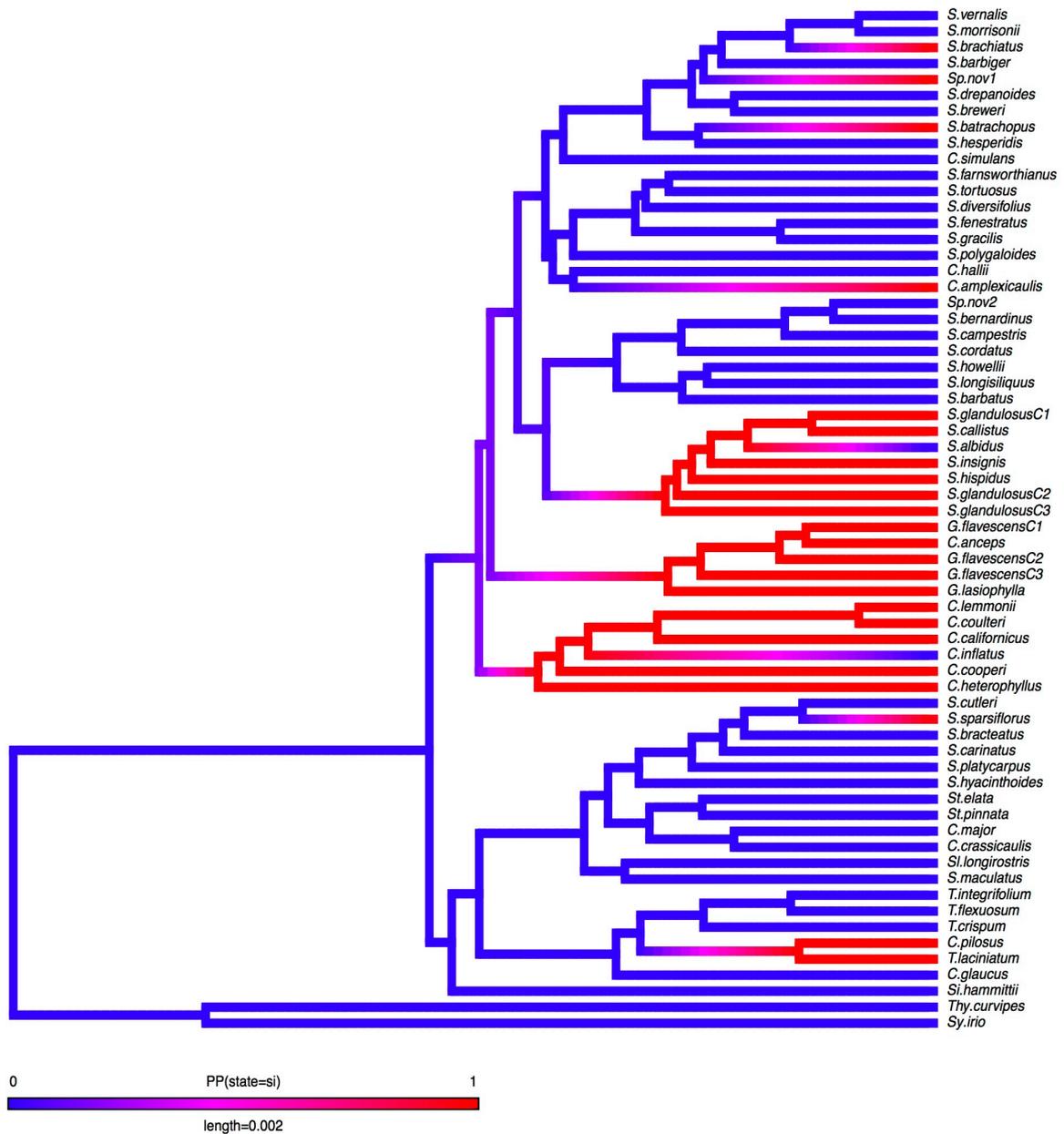
S20. Representación de los 1000 mapeos estocásticos del carácter “hoja dividida”. El color de las puntas en el árbol representa la probabilidad posterior de la condición hoja dividida (si/no) a través de la historia del clado. El rojo indica una probabilidad posterior alta de que exista la condición hoja dividida. La longitud de la barra inferior representa la longitud de las ramas.



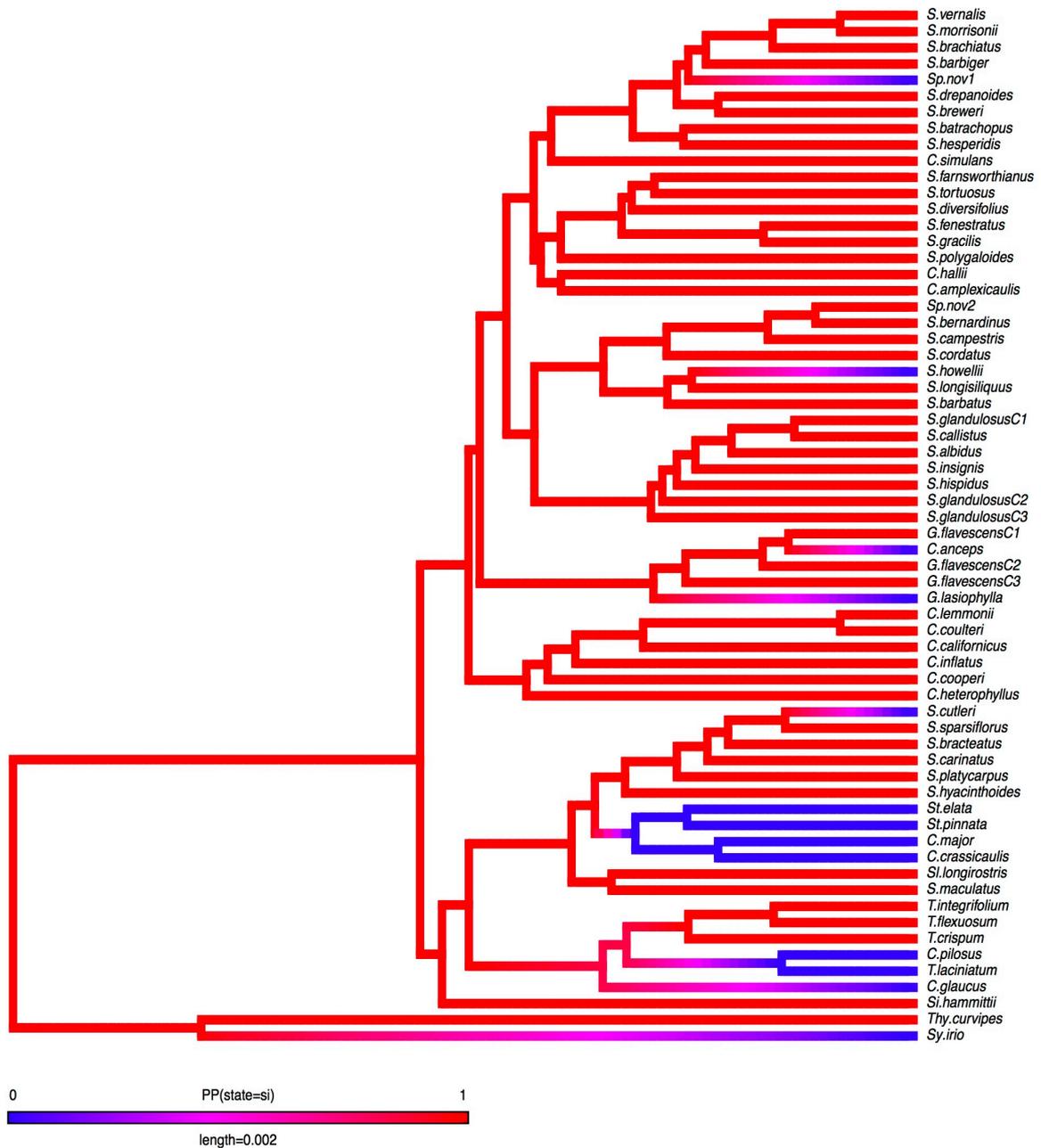
S21. Representación de los 1000 mapeos estocásticos del carácter “hoja basal dentada”. El color de las puntas en el árbol representa la probabilidad posterior de la condición hoja basal dentada (si/no) a través de la historia del clado. El rojo indica una probabilidad posterior alta de que exista la condición hoja basal dentada. La longitud de la barra inferior representa la longitud de las ramas.



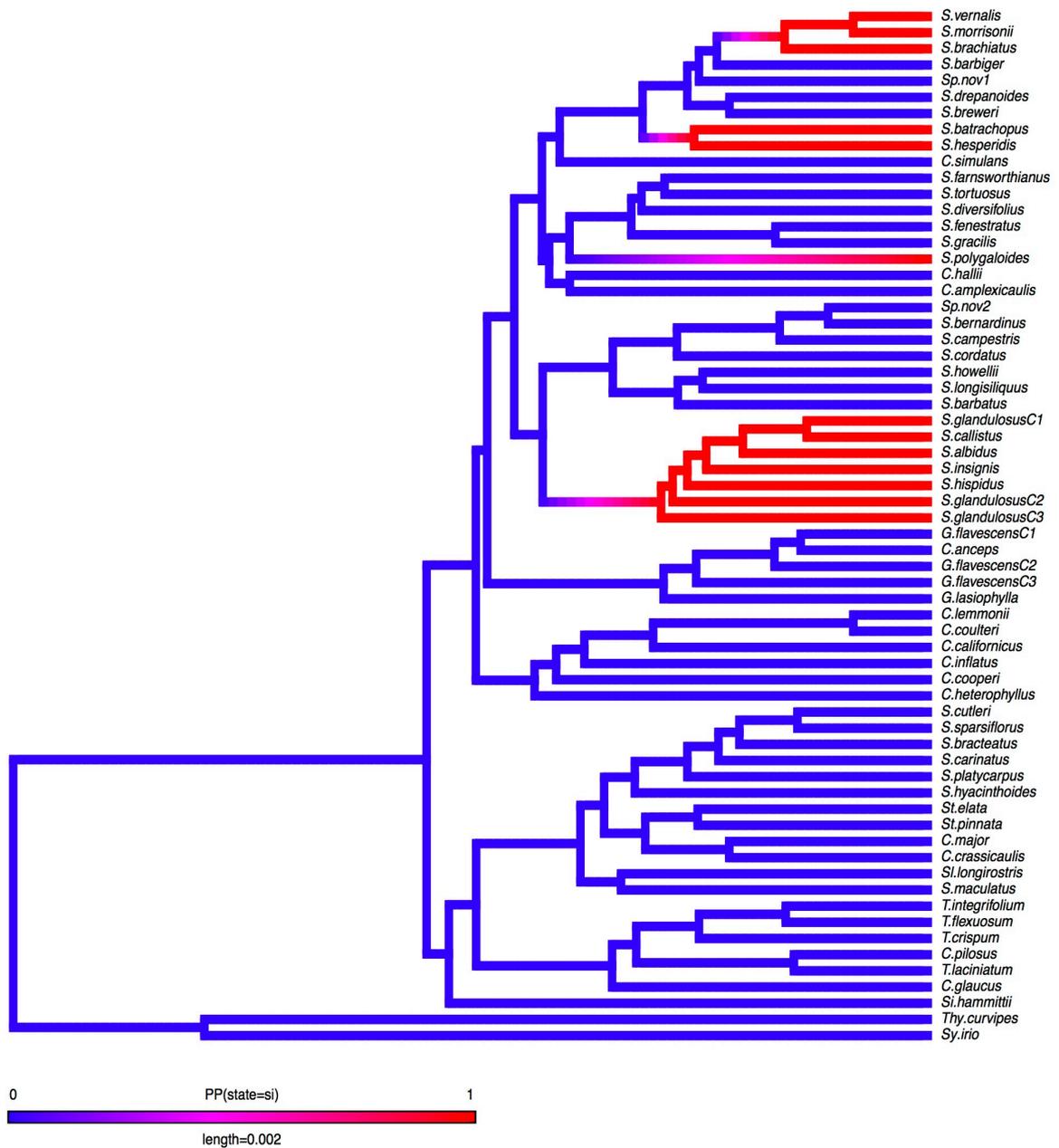
S22. Representación de los 1000 mapeos estocásticos del carácter “hoja caulina dentada”. El color de las puntas en el árbol representa la probabilidad posterior de la condición hoja caulina dentada (si/no) a través de la historia del clado. El rojo indica una probabilidad posterior alta de que exista la condición hoja caulina dentada. La longitud de la barra inferior representa la longitud de las ramas.



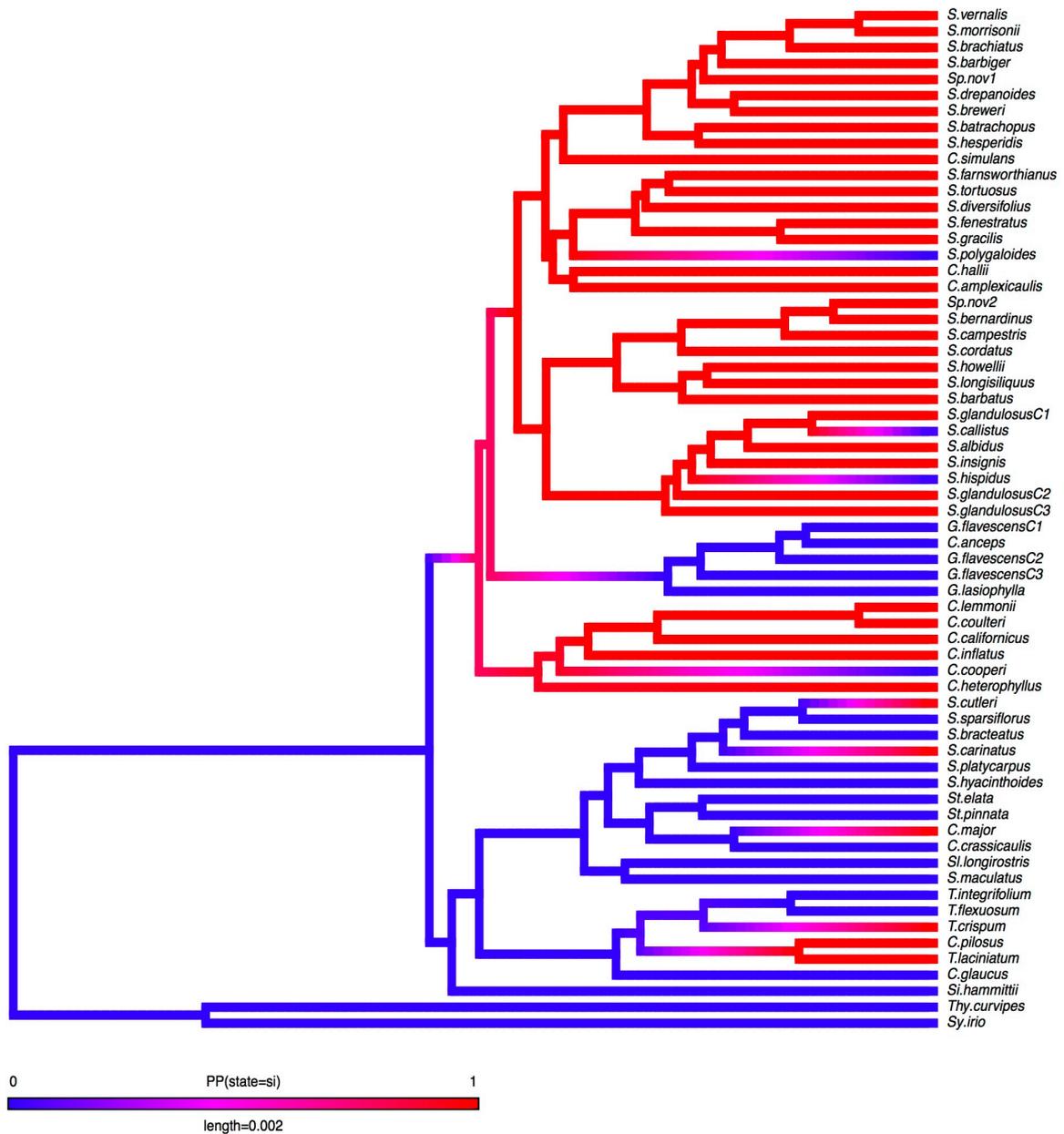
S23. Representación de los 1000 mapeos estocásticos del carácter “hoja caulina sésil”. El color de las puntas en el árbol representa la probabilidad posterior de la condición hoja caulina sésil (si/no) a través de la historia del clado. El rojo indica una probabilidad posterior alta de que exista la condición hoja caulina sésil. La longitud de la barra inferior representa la longitud de las ramas.



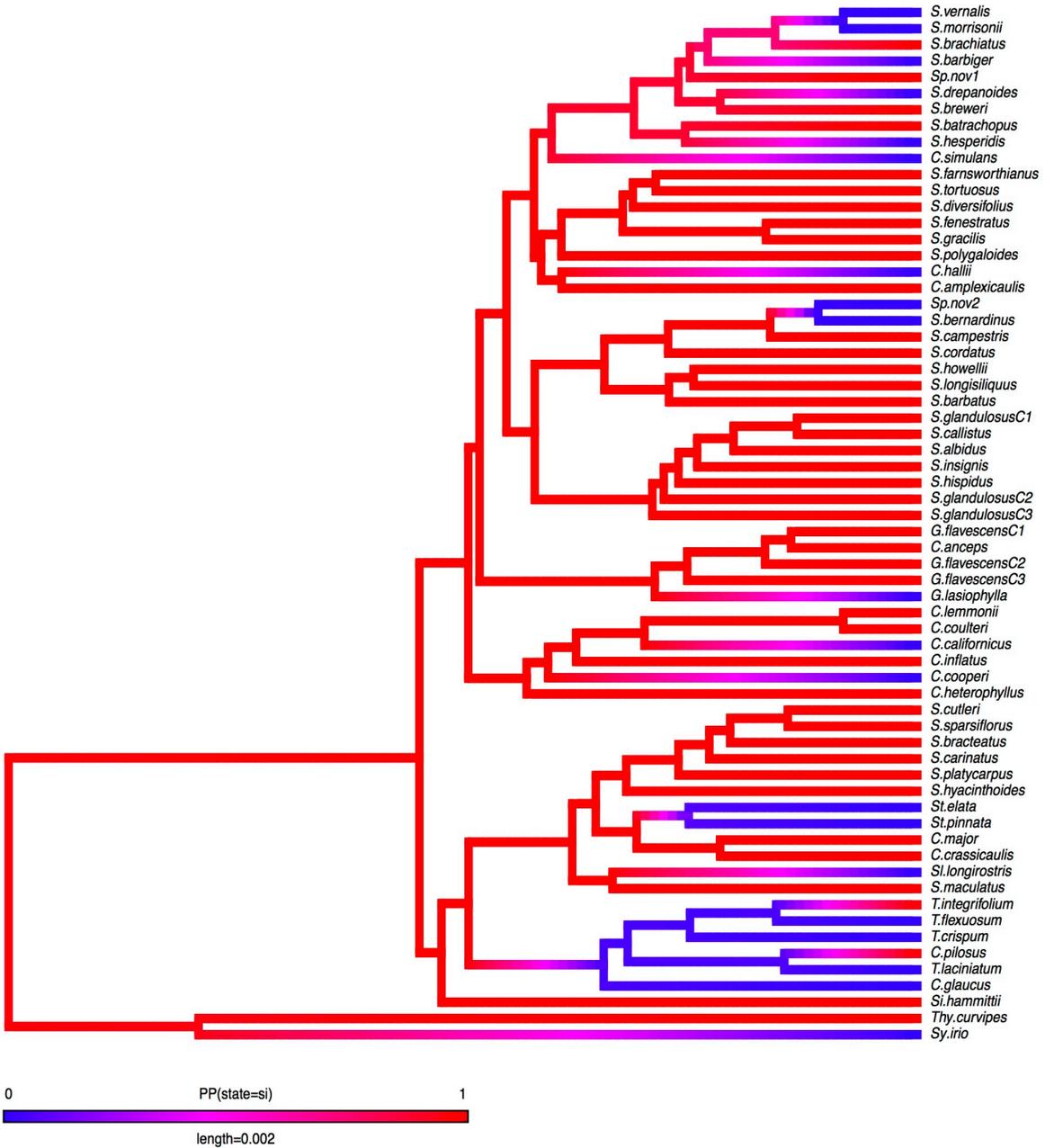
S24. Representación de los 1000 mapeos estocásticos del carácter “callosidades”. El color de las puntas en el árbol representa la probabilidad posterior de la condición callosidades (si/no) a través de la historia del clado. El rojo indica una probabilidad posterior alta de que exista la condición de presencia callosidades. La longitud de la barra inferior representa la longitud de las ramas.



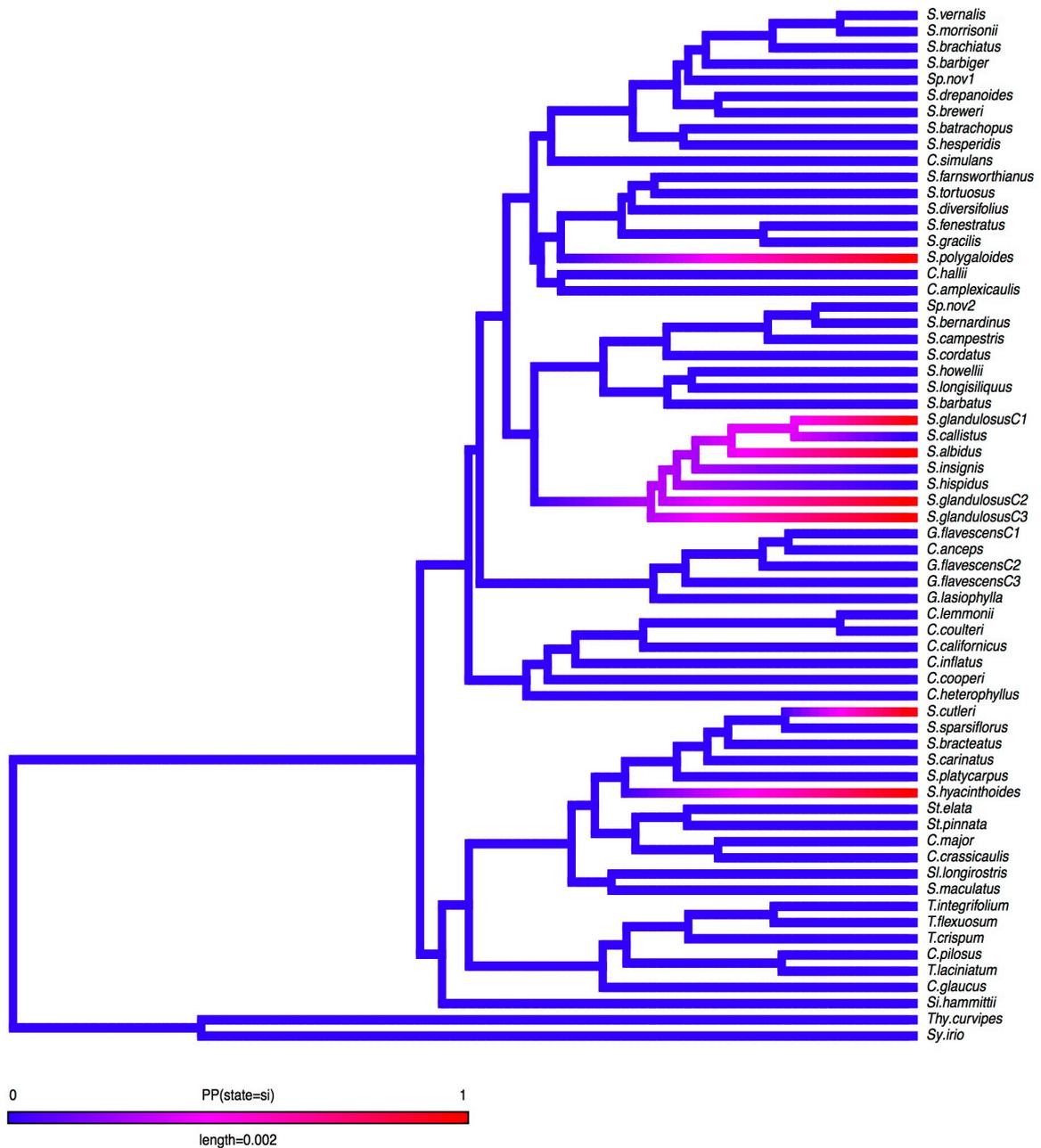
S25. Representación de los 1000 mapeos estocásticos del carácter “cáliz inflado”. El color de las puntas en el árbol representa la probabilidad posterior de la condición cáliz inflado (si/no) a través de la historia del clado. El rojo indica una probabilidad posterior alta de que exista la condición de presencia cáliz inflado. La longitud de la barra inferior representa la longitud de las ramas.



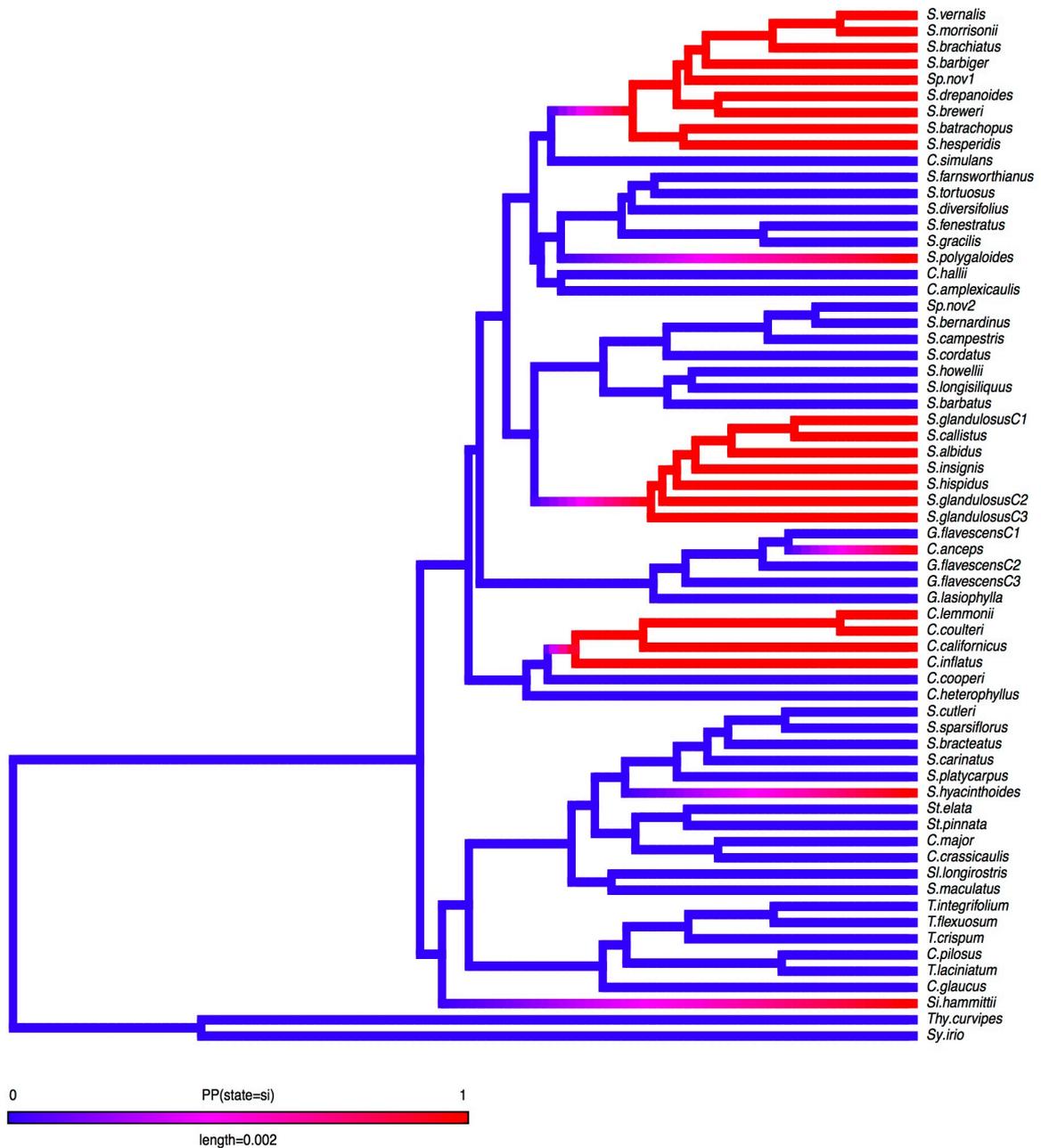
S26. Representación de los 1000 mapeos estocásticos del carácter “cáliz morado”. El color de las puntas en el árbol representa la probabilidad posterior de la condición cáliz morado (si/no) a través de la historia del clado. El rojo indica una probabilidad posterior alta de que exista la condición de cáliz morado. La longitud de la barra inferior representa la longitud de las ramas



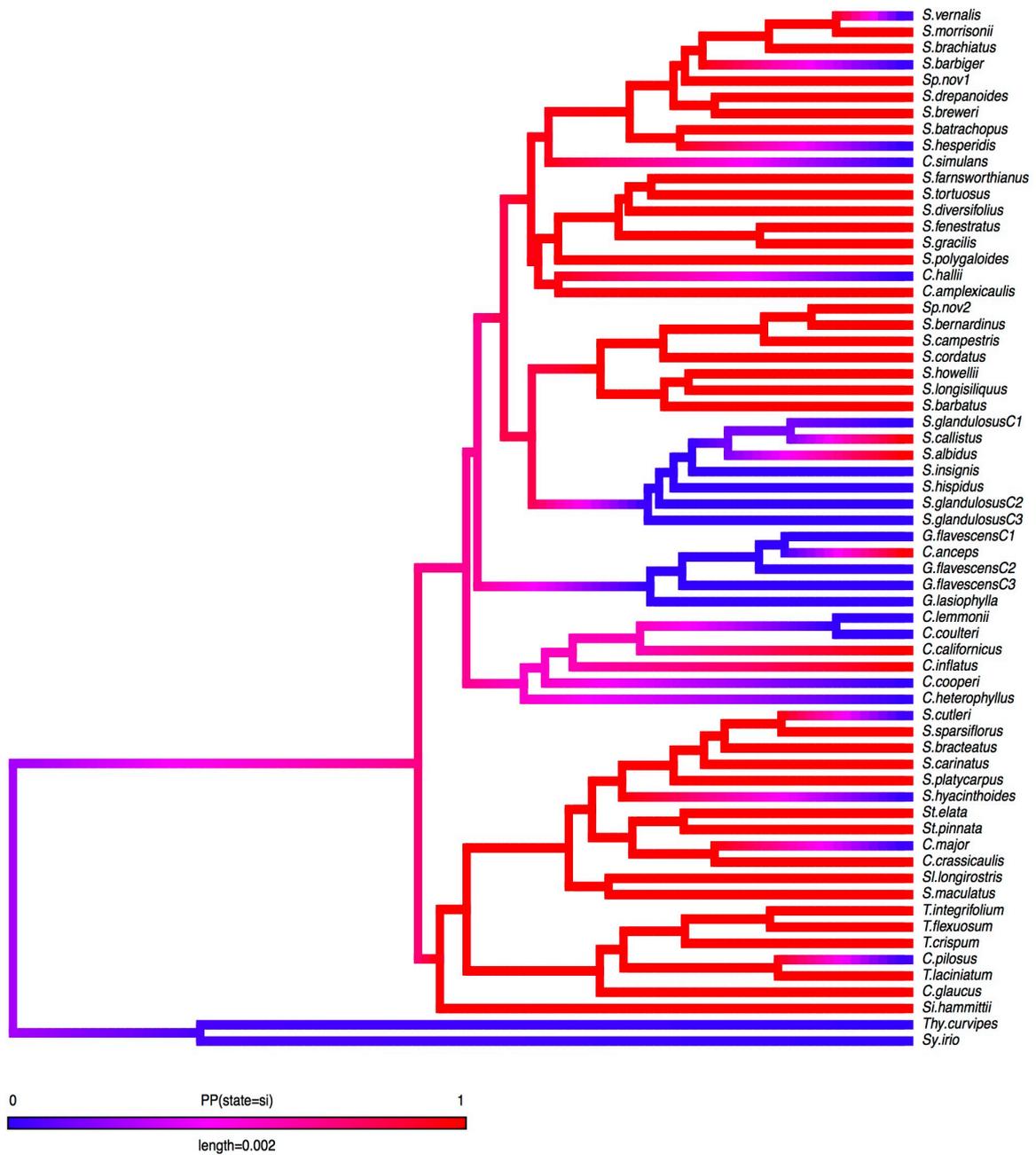
S27. Representación de los 1000 mapeos estocásticos del carácter “flor zigomórfica”. El color de las puntas en el árbol representa la probabilidad posterior de la condición zigomórfica (si/no) a través de la historia del clado. El rojo indica una probabilidad posterior alta de que exista la condición de flor zigomórfica. La longitud de la barra inferior representa la longitud de las ramas.



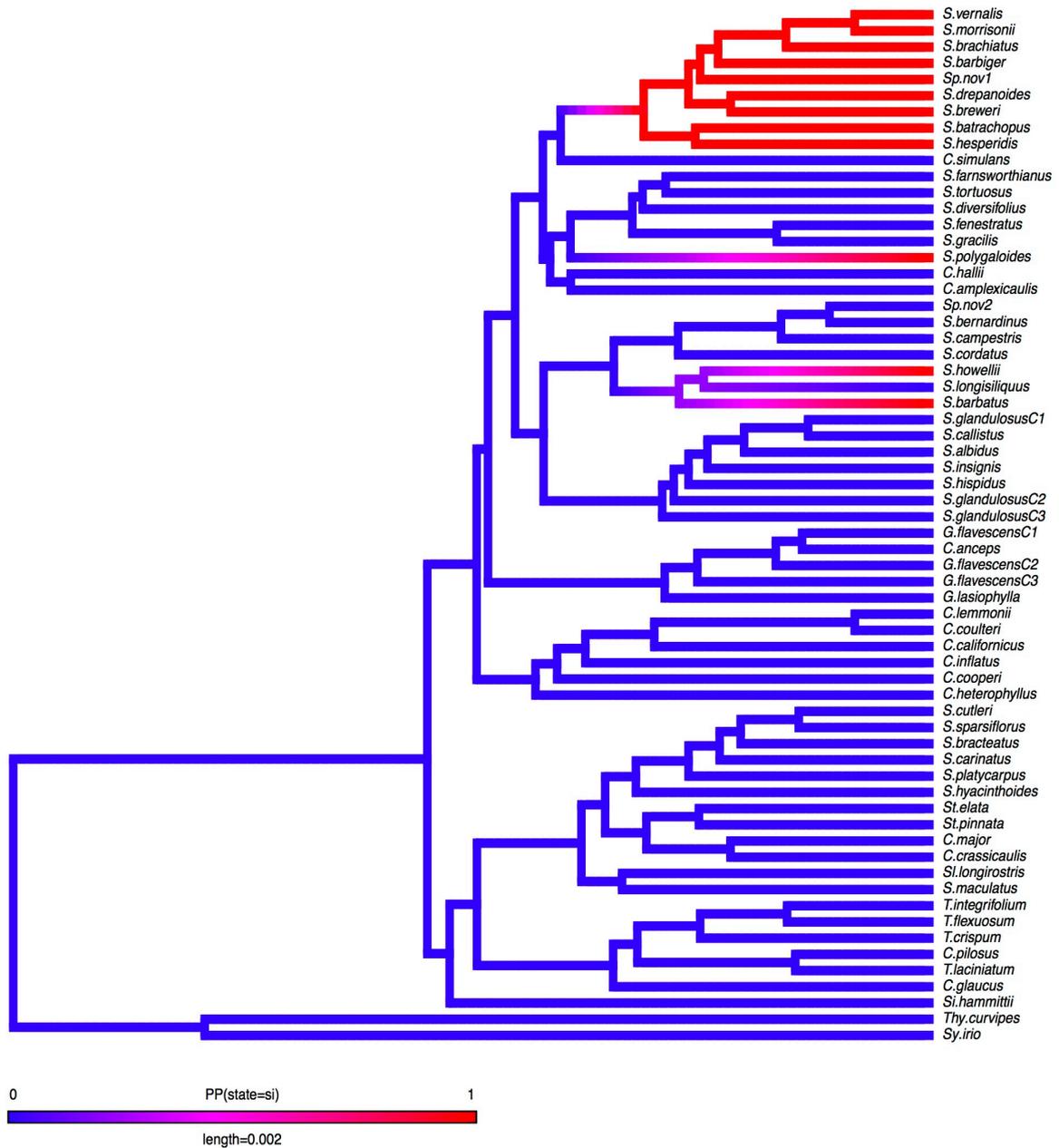
S28. Representación de los 1000 mapeos estocásticos del carácter “filamentos fusionados”. El color de las puntas en el árbol representa la probabilidad posterior de la condición filamentos fusionados (si/no) a través de la historia del clado. El rojo indica una probabilidad posterior alta de que exista la condición de filamentos fusionados. La longitud de la barra inferior representa la longitud de las ramas.



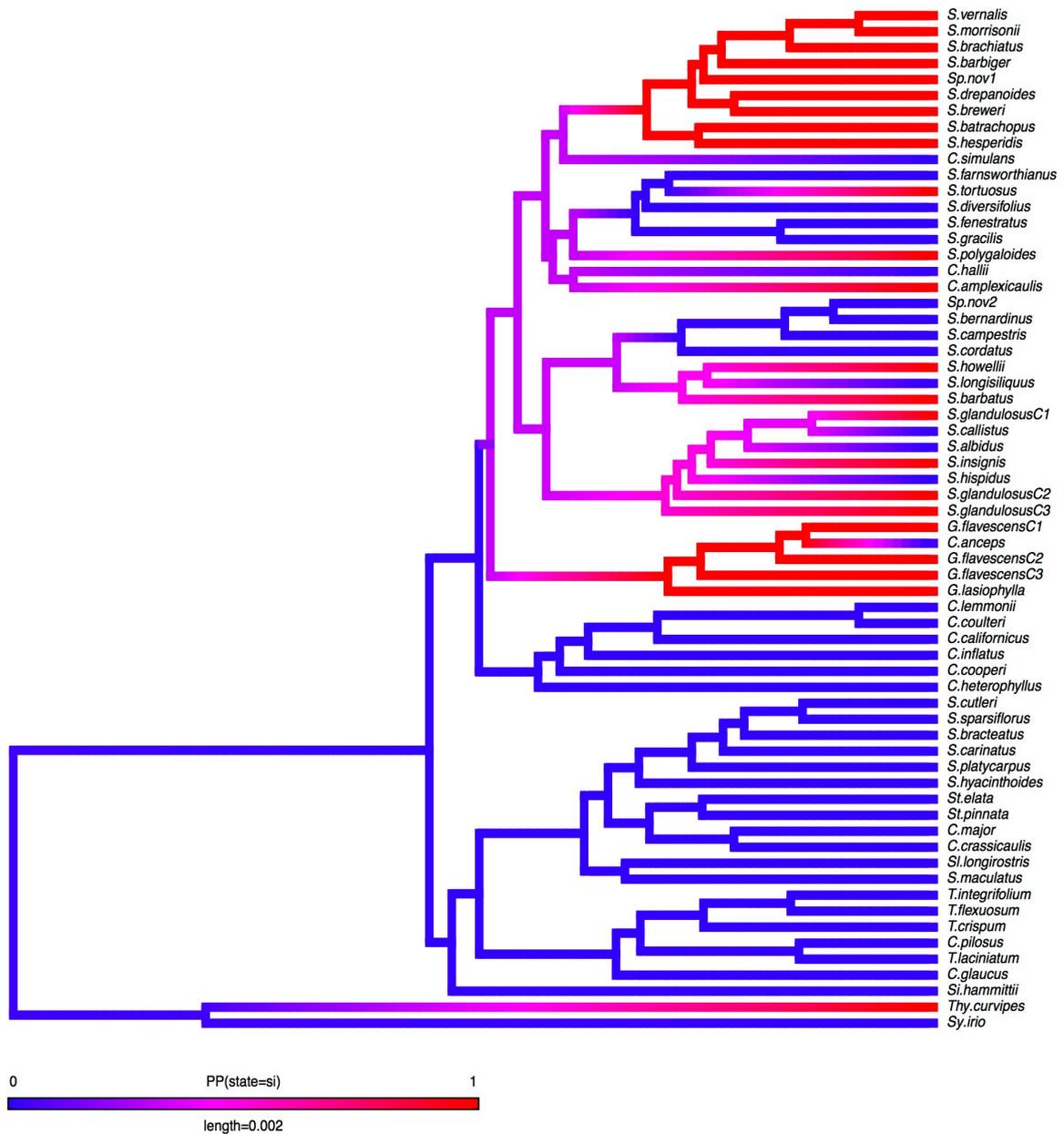
S29. Representación de los 1000 mapeos estocásticos del carácter “hojas glaucas”. El color de las puntas en el árbol representa la probabilidad posterior de la condición glauco (si/no) a través de la historia del clado. El rojo indica una probabilidad posterior alta de que la lámina de las hojas sea glauca. La longitud de la barra inferior representa la longitud de las ramas.



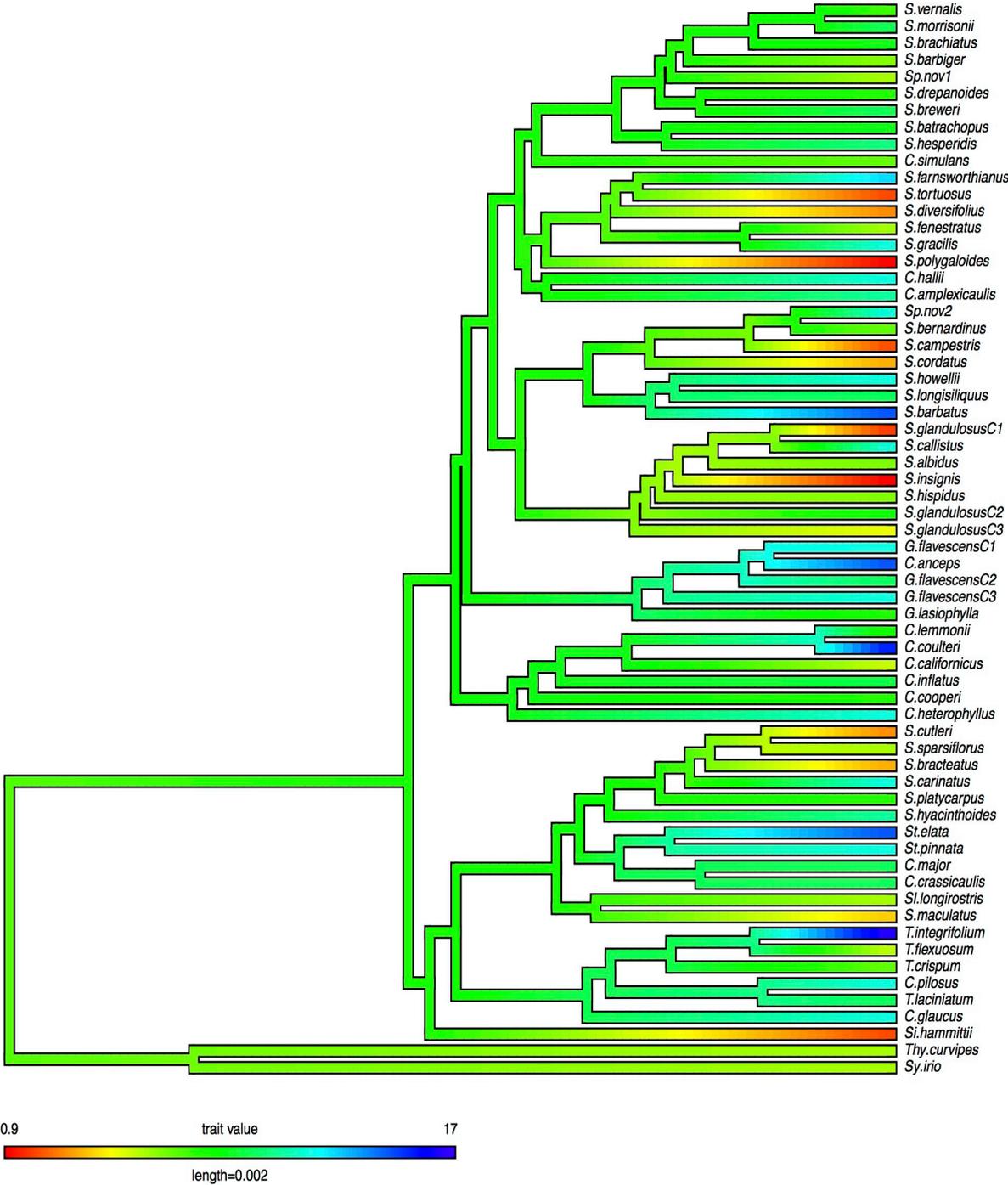
S30. Representación de los 1000 mapeos estocásticos del carácter “endémico a serpentina”. El color de las puntas en el árbol representa la probabilidad posterior de la condición serpenitna endémico (si/no) a través de la historia del clado. El rojo indica una probabilidad posterior alta de que la especie sea endémico a suelos de serpentina. La longitud de la barra inferior representa la longitud de las ramas.



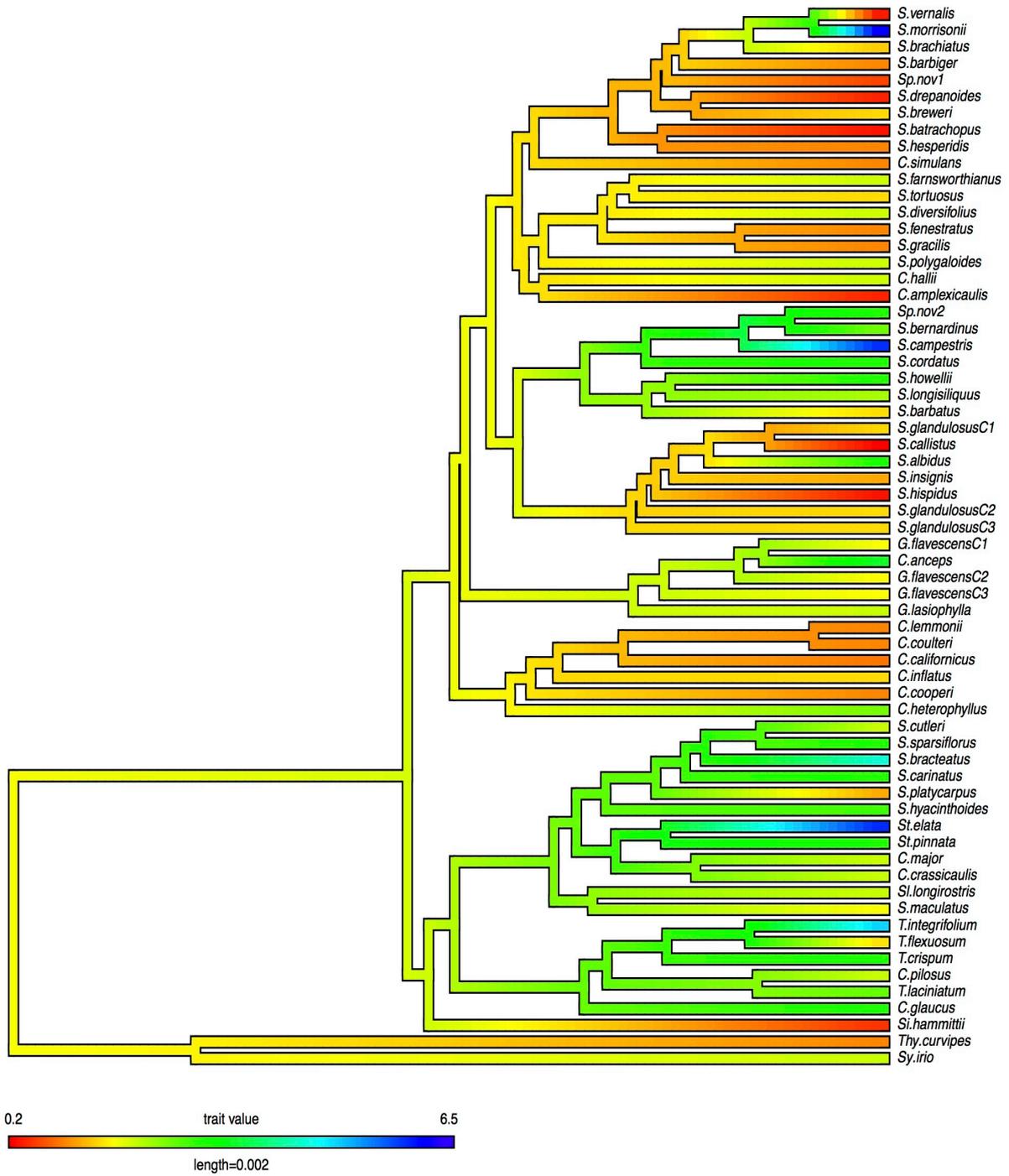
S31. Representación de los 1000 mapeos estocásticos del carácter “tolerancia a serpentina”. El color de las puntas en el árbol representa la probabilidad posterior de la condición serpenitna tolerante (si/no) a través de la historia del clado. El rojo indica una probabilidad posterior alta de que la especie sea tolerante a suelos de serpentina. La longitud de la barra inferior representa la longitud de las ramas.



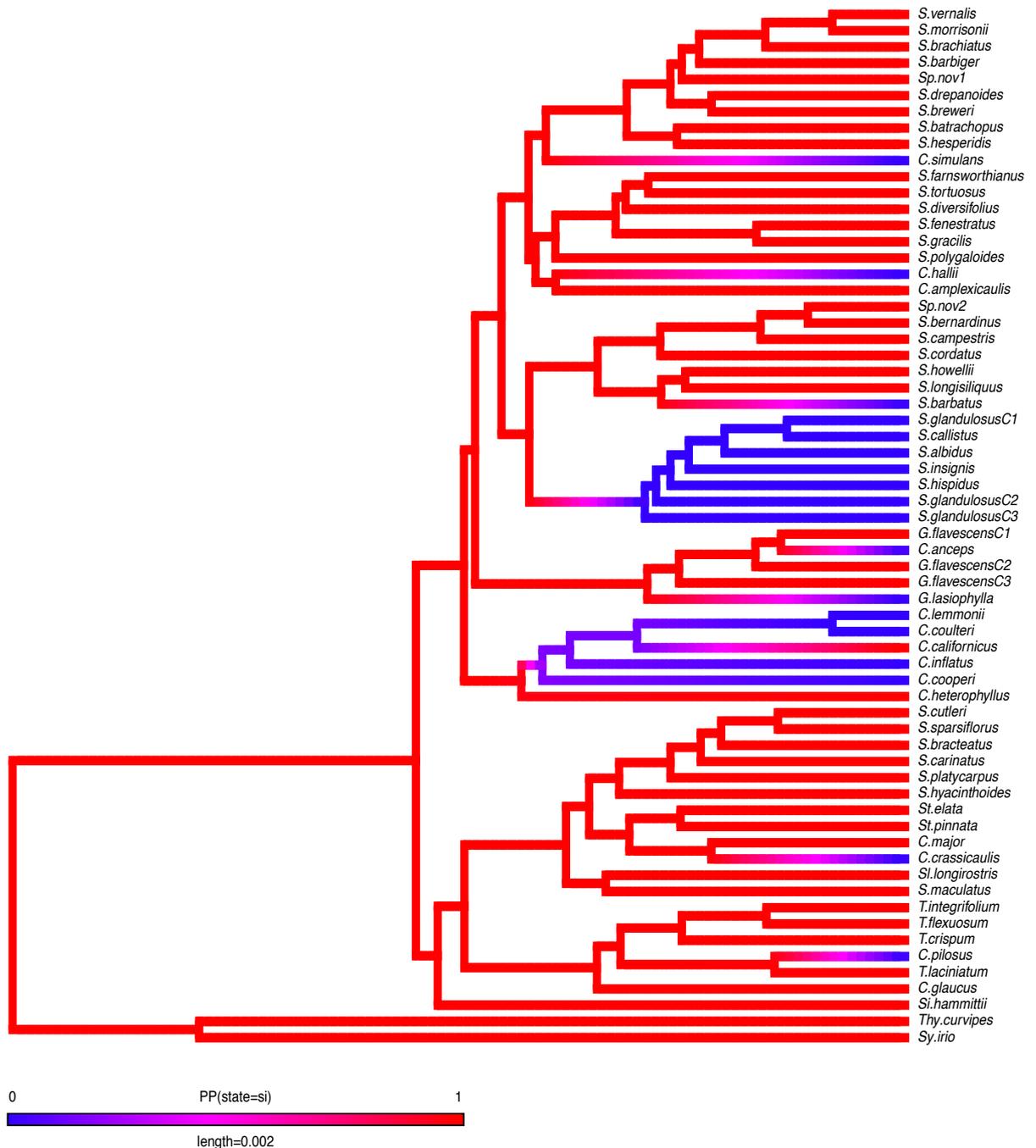
S32. Visualización del carácter “altura máxima” a través de las ramas y nodos del MCCT.



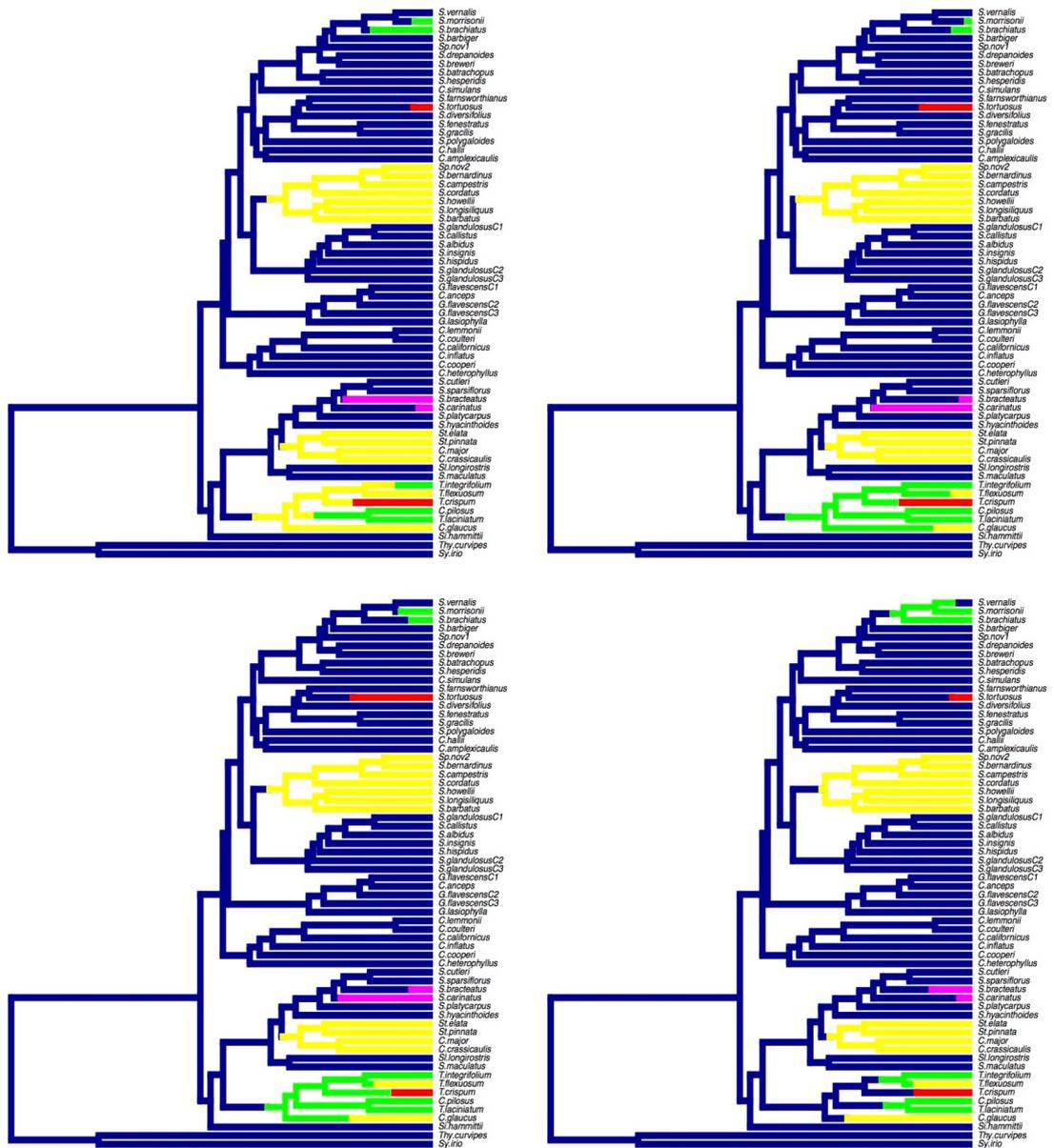
S33. Visualización del carácter “altura mínima” a través de las ramas y nodos del MCCT.



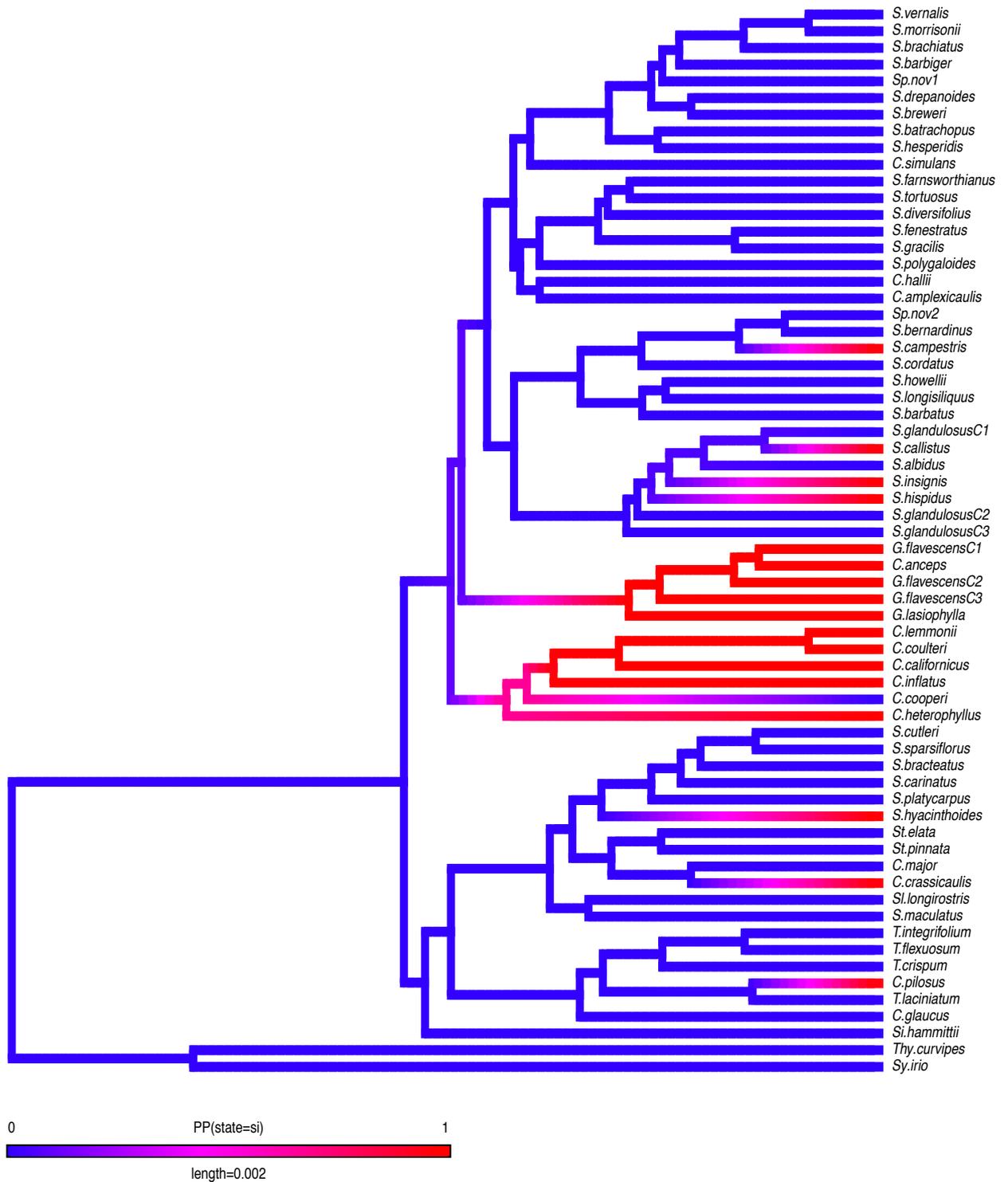
S34. Representación de los 1000 mapeos estocásticos del carácter “hojas glabras”. El color de las puntas en el árbol representa la probabilidad posterior de la condición serpenitna tolerante (si/no) a través de la historia del clado. El rojo indica una probabilidad posterior alta de que la especie sea tolerante a suelos de serpentina. La longitud de la barra inferior representa la longitud de las ramas.



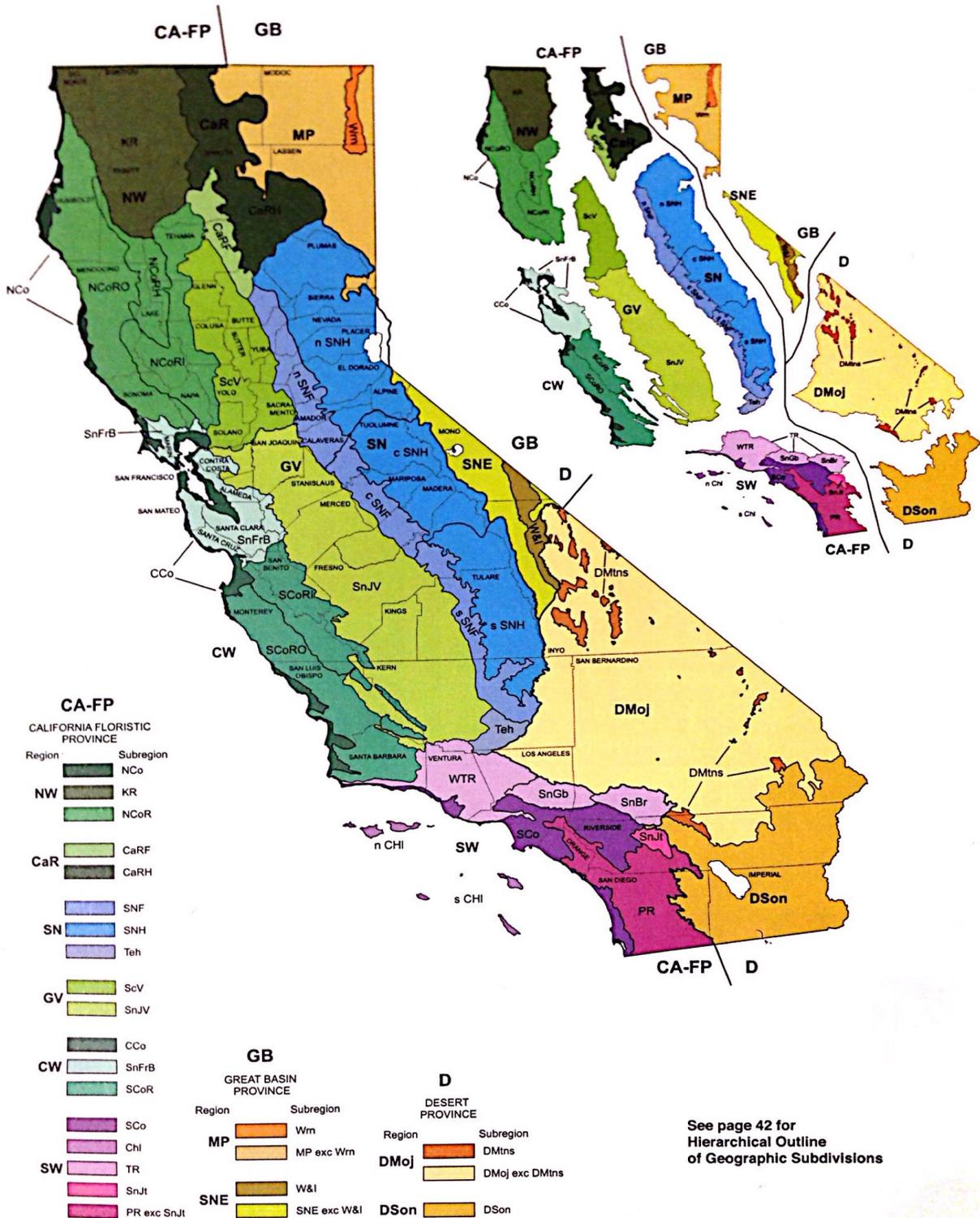
S35. Una muestra de cuatro realizaciones para el mapeo estocástico del carácter “historia de vida”. El color verde representa la condición “bianual”, el color azul representa la condición “anual”, el color rosa representa la condición “anual, bianual”, el color amarillo representa la condición “perenne” y el color rojo representa la condición “bianual, perenne”.



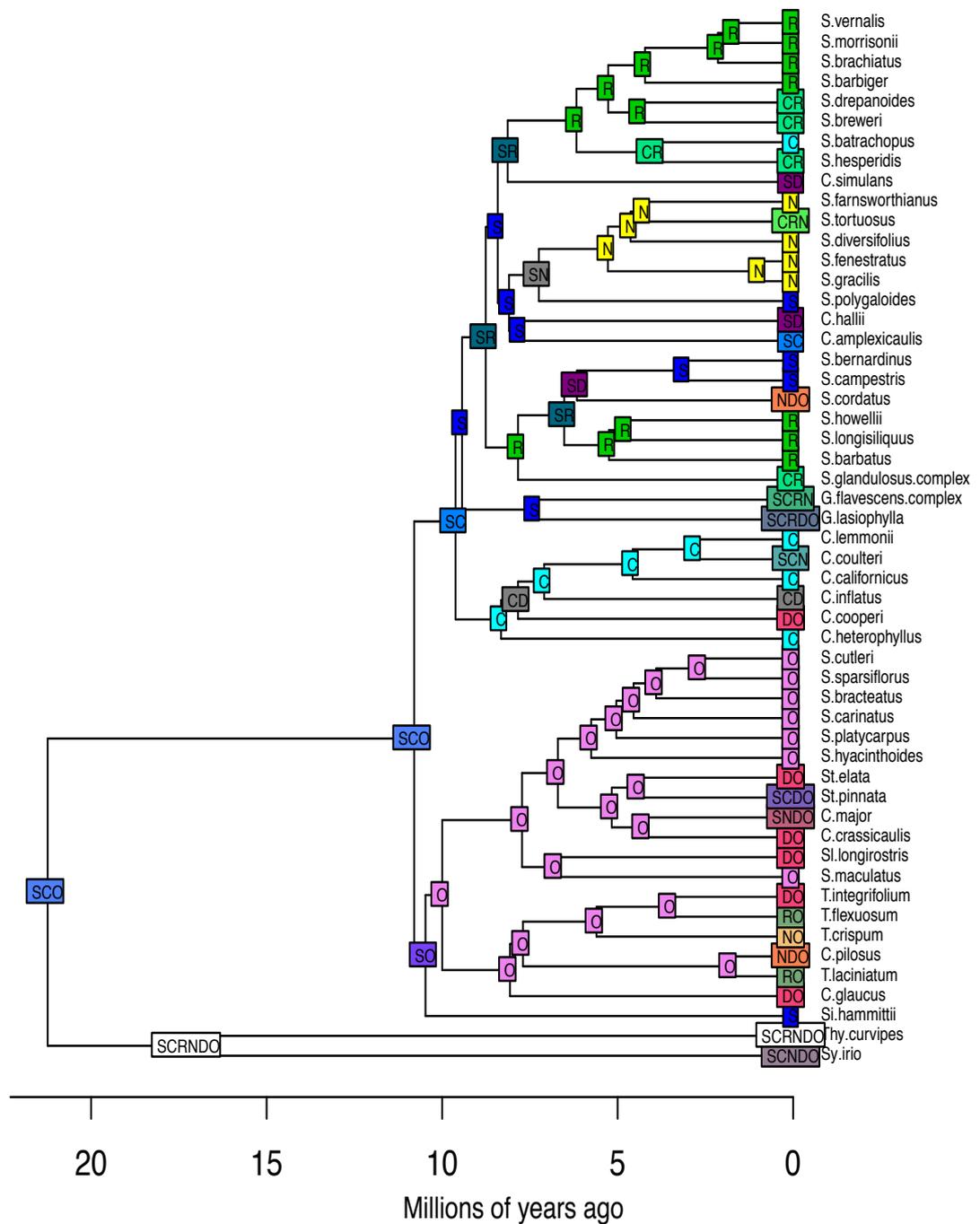
S36. Representación de los 1000 mapeos estocásticos del carácter “penacho”. El color de las puntas en el árbol representa la probabilidad posterior de la condición serpenitna tolerante (si/no) a través de la historia del clado. El rojo indica una probabilidad posterior alta de que la especie sea tolerante a suelos de serpentina. La longitud de la barra inferior representa la longitud de las ramas.



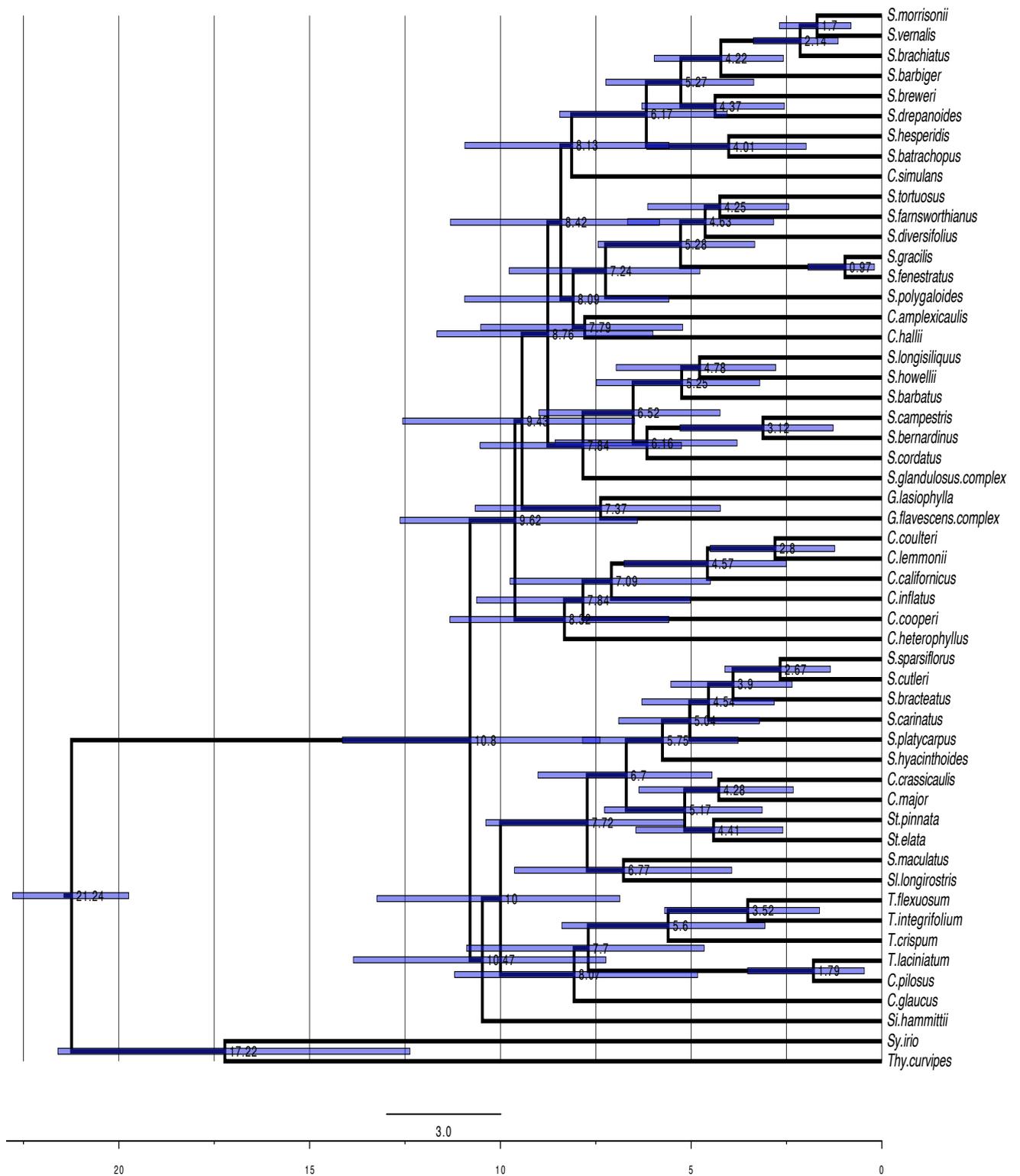
S37. Mapa de las subdivisiones geográficas de la provincia florística de California tomado del Jepson Manual (Baldwin y Goldman, 2012).



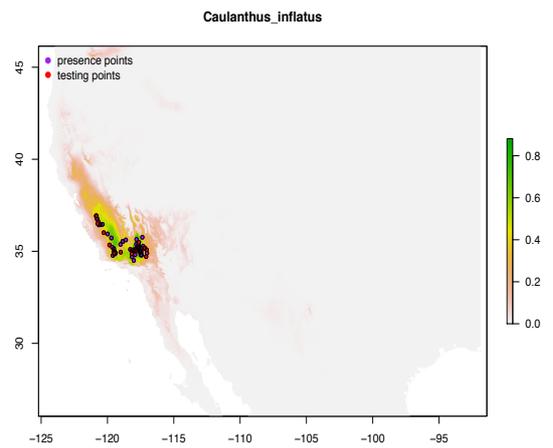
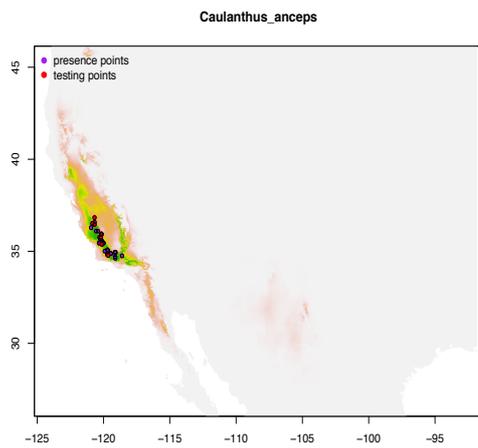
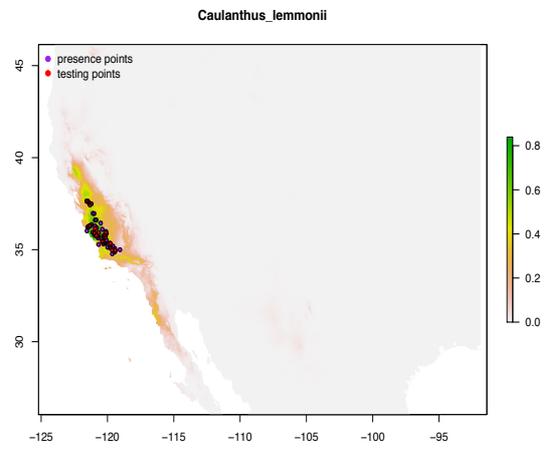
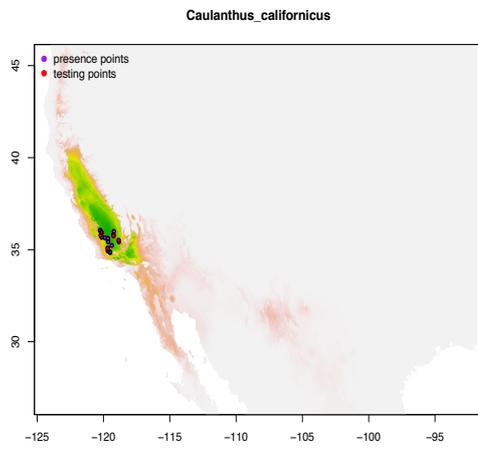
S38. BioGeoBEARS DEC para *Streptanthus* sin restricciones. Parámetros:  $d=0.026$ ;  $e=0.0043$ ;  $j=0$ ;  $\text{LnL}=-147.87$



S39. Fechamiento para el árbol filogenético del complejo Streptanthoide y géneros afines.

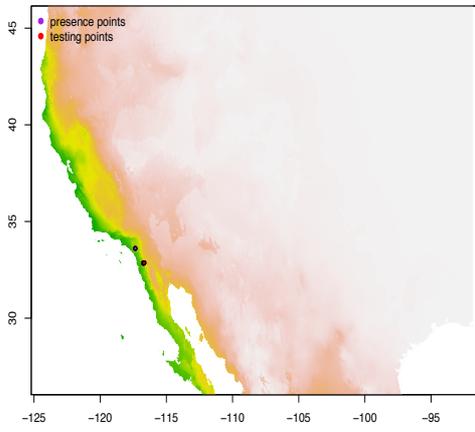


S40. Mapas de las especies que presentan un modelo robusto de la amplitud de nicho y una distribución geográfica limitada

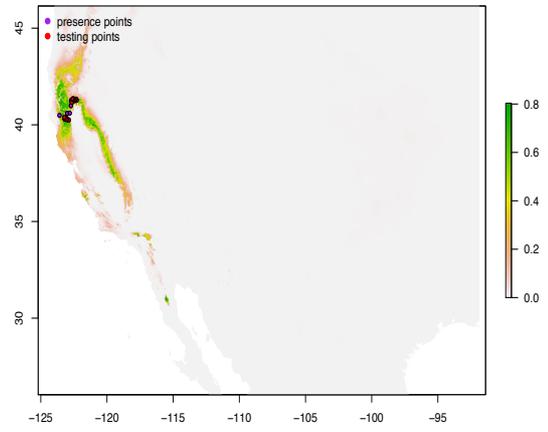


S40. Continuación

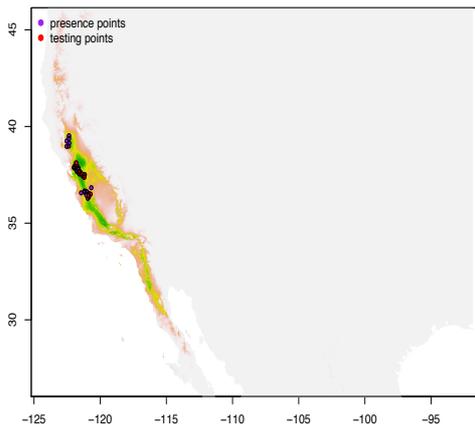
*Sibaropsis hamittii*



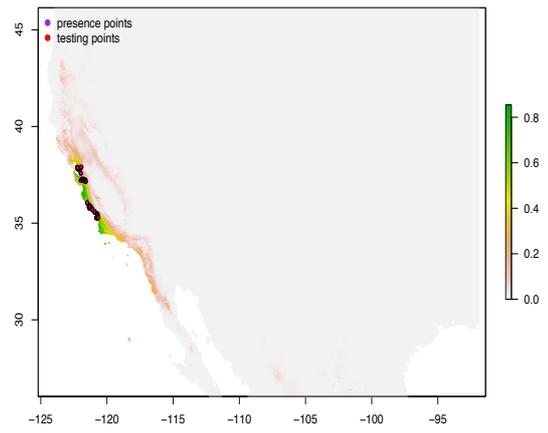
*Streptanthus barbatus*



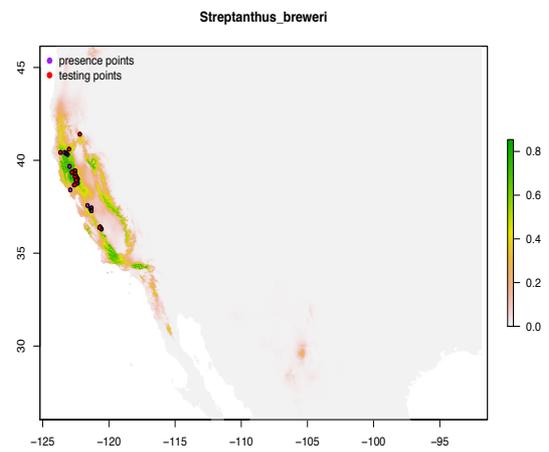
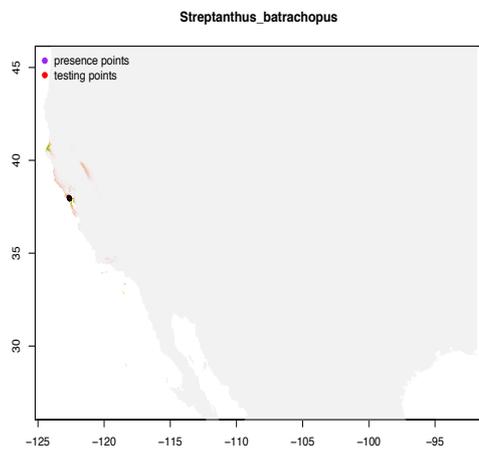
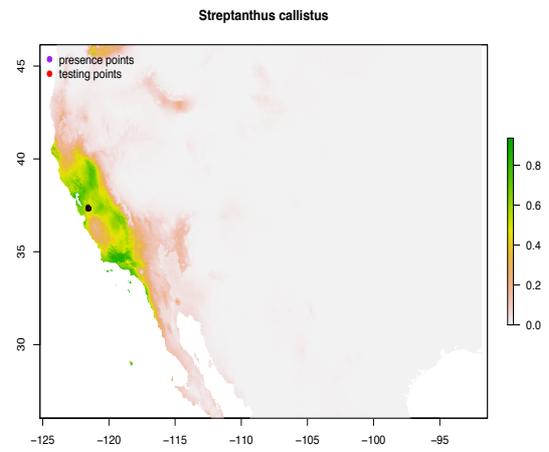
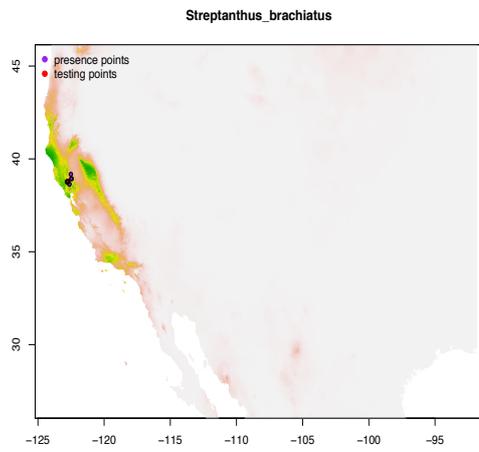
*Guillenia flavescens*



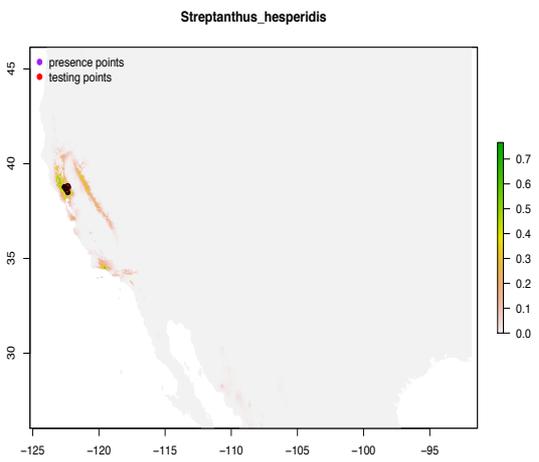
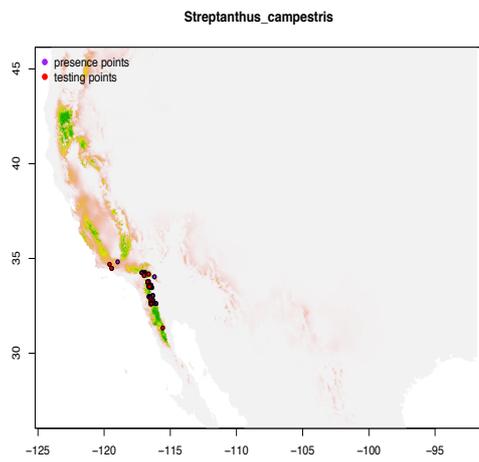
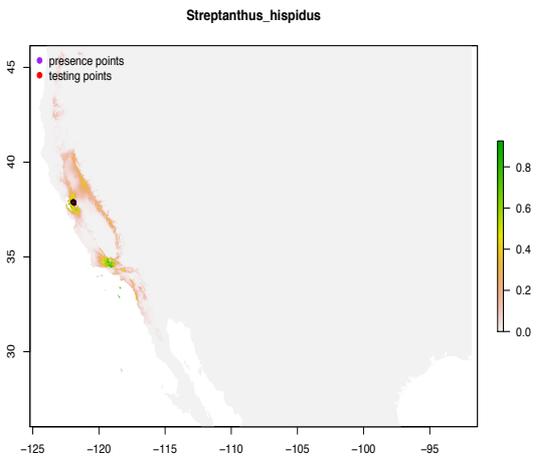
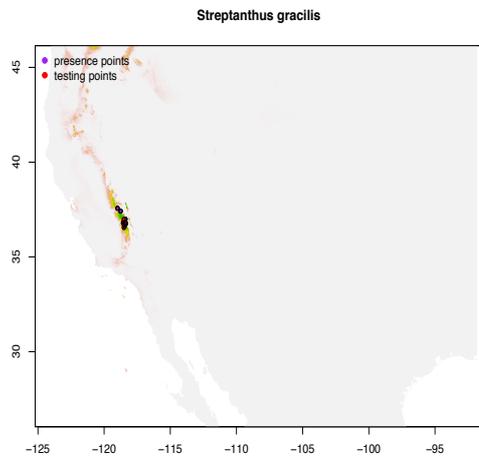
*Streptanthus albidus*



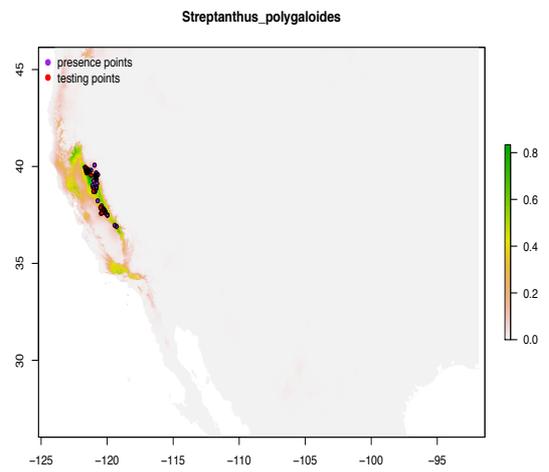
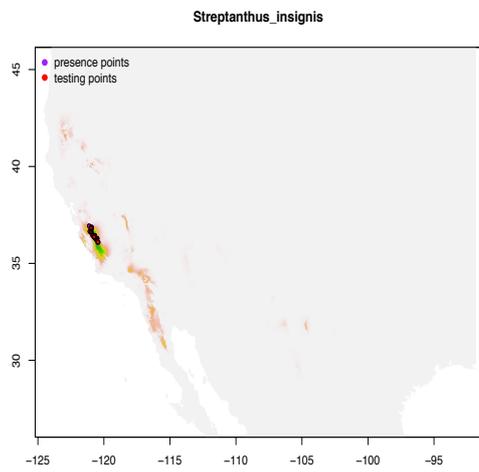
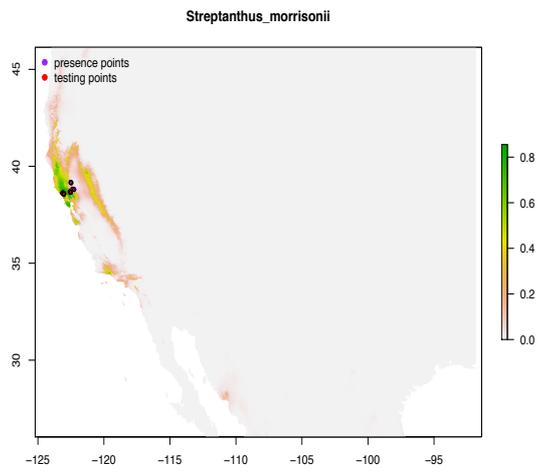
S40. Continuación



S540. Continuación



## S40. Continuación



S41. Diversidad morfológica y ecológica del complejo Streptanthoide. De arriba abajo y de derecha a izquierda: *Caulanthus coulteri*; *Streptanthus farnsworthianus*; *C. flavescens*; *S. glandulosus*; *C. amplexicaulis*; *S. polygaloides*; *C. major*; *S. barbiger*; *C. hallii*; *S. tortuosus*; *C. glaucus*; *S. fenestratus*; *C. cordatus*; *S. hesperidis*; *C. anceps*; *C. inflatus*; *S. callistus*; *S. hispidus*; suelos de serpentinda donde se encuentra la especie *S. breweri*; suelos de granito donde se encuentra la especie *S. diversifolius*; pedregal donde se encuentra la especie *C. amplexicaulis*; basalos donde se encuentra las especies *S. tortuosus* y *S. diversifolius*; rocas de desiertos arenosos donde se encuentran las especies *C. hallii* y *C. cooperi*; afloramientos rocosos donde se encuentra la especie *S. tortuosus*. Imagen tomada de Cacho *et al.* (2014).

