

MODELADO DE DISTRIBUCIÓN Y EQUIVALENCIA DE NICHOS ECOLÓGICO DE TRES ESPECIES DEL COMPLEJO *LINUM SCHIEDEANUM* (LINACEAE: LINOIDEAE): APORTES PARA SU DELIMITACIÓN

MAYRA A. MENDOZA-PÉREZ, MIREYA BURGOS-HERNÁNDEZ*, LAURO LÓPEZ-MATA Y ANA S. ESTRADA-MÁRQUEZ

Programa de Posgrado en Botánica. Colegio de Postgraduados, Estado de México, México.

*Autor para la correspondencia: burgos.mireya@colpos.mx

Resumen

Antecedentes: Dentro del complejo *Linum schiedeanum*, tres especies destacan por su estrecha similitud morfológica, generando problemas de identificación taxonómica. Las diferencias en los factores ambientales que determinan la distribución de las especies, constituyen una evidencia que detecta diferencias entre taxones, útiles para su correcta circunscripción.

Hipótesis: Debido a la similitud morfológica entre las tres especies de *Linum*, se espera que sus nichos ecológicos sean similares, pero no equivalentes debido a las adaptaciones a distintos ambientes.

Especies de estudio: *Linum guatemalense*, *Linum mexicanum*, *Linum orizabae*.

Sitio: México y Centroamérica.

Métodos: Utilizando los registros de presencia de las especies de *Linum*, se modeló su distribución y se calculó el grado de traslape, similitud y equivalencia de sus nichos ecológicos.

Resultados: La distribución de las especies está influenciada principalmente por variables de temperatura y precipitación, relacionadas con la elevación. Las especies mexicanas comparten el espacio geográfico y ambiental, mostrando similitud, traslape y equivalencia significativa de sus nichos. *Linum guatemalense*, mostró una distribución parapátrica respecto a las especies mexicanas, compartiendo parte de su distribución con *L. mexicanum*. Esta especie mostró similitud, pero no equivalencia de nicho ecológico respecto a las otras especies de linos evaluadas, con las cuales tuvo bajo traslape.

Conclusiones: Los resultados respaldan el estatus de especie de *L. guatemalense*, mientras que la evidencia sugiere que *L. mexicanum* y *L. orizabae* pueden tratarse del mismo taxón. Otras líneas de evidencia como la molecular, deben ser integradas, de manera que contribuyan con mayor información para la correcta circunscripción, especialmente de las especies mexicanas.

Palabras clave: Distribución de especies, límites de especies, lino, MaxEnt, taxonomía.

Abstract

Background: Three species in the *Linum schiedeanum* complex are particularly notable for their close morphological similarities, which complicates taxonomic identification. However, variations in the environmental factors that influence species distribution have provided evidence to distinguish between taxa, aiding in their accurate classification.

Hypotheses: Due to the morphological similarity between the three *Linum* species, their ecological niches are expected to be similar, but not equivalent, due to adaptations to different environments.

Studied species: *Linum guatemalense*, *Linum mexicanum*, *Linum orizabae*.

Study site: Mexico and Central America.

Methods: Occurrences records of the three *Linum* species were used to model their distribution and calculate the overlap, similarity, and equivalence of their ecological niches.

Results: Species distribution is primarily influenced by temperature and precipitation variables related to elevation. Mexican species share geographic and environmental space, showing significant similarity, overlap, and equivalence in their niches. *Linum guatemalense* displayed a parapatric distribution concerning the Mexican species, sharing part of its distribution with *L. mexicanum*. This species showed similarity, but not ecological niche equivalence, with the other flax species evaluated, with which it had low overlap.

Conclusions: The results support the species status of *L. guatemalense*. However, the evidence indicates that *L. mexicanum* and *L. orizabae* might belong to the same taxon. To ensure accurate classification, particularly of the Mexican species, it is important to incorporate other lines of evidence, such as molecular data.

Keywords: Flax, MaxEnt, species distribution, species limits, taxonomy.

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution License CCBY-NC (4.0) internacional.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



La delimitación de especies sigue siendo una tarea difícil a pesar de la creciente disponibilidad de datos, principalmente de tipo molecular y el aumento de un mayor número de enfoques cuantitativos, como la morfometría (Carstens *et al.* 2013, Yang & Rannala 2014). Si bien, un enfoque desde la taxonomía tradicional es fundamental para el entendimiento y clasificación de grupos biológicos, a veces puede no ser suficiente para discriminar entre especies y es necesario buscar otras fuentes de información que contribuyan al mismo propósito (Padial *et al.* 2010). Lo anterior, resulta fundamental para especies consideradas crípticas o complejos de especies (*e.g.*, Zheng *et al.* 2017, Fišer *et al.* 2018, Struck *et al.* 2018, Li *et al.* 2020, Shao *et al.* 2020).

La delimitación de especies constituye entonces, un paso crucial para distinguir entre los diferentes taxones, así como para entender patrones y mecanismos de la riqueza de especies. Esta información es importante, pues de ello depende el correcto aprovechamiento y la eficiente conservación de las especies, con importantes implicaciones no solo en términos biológicos y económicos, sino en la salud humana (Burgos-Hernández 2024).

Uno de los enfoques poco usados para delimitar especies, pero que año tras año gana terreno, es el geográfico que, en combinación con el ecológico, contribuye con evidencia que permite poner a prueba hipótesis de límites de especies (Carstens *et al.* 2013, Dagnino *et al.* 2017). De acuerdo con Hausdorf & Hennig (2020), las relaciones geográficas entre grupos de individuos pueden ser muy informativas para inferir los límites de las especies. Esto es particularmente significativo para especies con rangos de distribución simpátricos.

El modelado de nicho ecológico (MNE) y de distribución de especies (MDE) son herramientas que contribuyen en el proceso de delimitación de especies (Cavender-Bares & Pahlich 2009, Li *et al.* 2019). Estas herramientas se basan en asociaciones estadísticas entre las variables ambientales y los registros de presencia de las especies para comprender cómo los factores abióticos afectan a los límites geográficos de las mismas (Graham *et al.* 2004, Guisan & Thuiller 2005, Soberón & Peterson 2005, Wiens & Graham 2005, Franklin & Miller 2009). Asimismo, se fundamentan en la Teoría del Nicho, donde uno de los conceptos más utilizados en el área de la modelación, es el nicho Grinnelliano. Este se define como el conjunto de requerimientos ambientales que favorecen la supervivencia a lo largo de la distribución geográfica de una especie (Grinnell 1917), además de permitir conocer sus propiedades geográficas y ecológicas, dentro de un concepto espacial amplio (Soberón 2007, Sales *et al.* 2021). El uso de este concepto, entre otras cosas, ha permitido evaluar hipótesis sobre conservadurismo de nicho y sus múltiples implicaciones (Peterson *et al.* 1999, Ackerly 2003), ya que la evidencia de conservadurismo se aplica principalmente a los nichos Grinnellianos (Soberón 2007).

La base del uso de los MNE y MDE en el proceso de delimitación, reside en que muchos atributos ambientales son críticos para las respuestas adaptativas dentro y entre especies, y estas adaptaciones son fuerzas importantes que impulsan la especiación (Schluter 2001, Levin 2005). Lo anterior, fue retomado por Wiens & Graham (2005), quienes discutieron la importancia de los factores ambientales en los procesos de especiación y en los patrones biogeográficos. A partir de estos trabajos, diversas contribuciones han demostrado la importancia de los MNE para la delimitación de especies, al utilizarse para interpretar la separación de linajes (Wiens & Graham 2005, Martínez-Gordillo *et al.* 2010, Zheng *et al.* 2017, Lin *et al.* 2021), aislamiento geográfico (Wiens & Graham 2005) y la divergencia de nicho (Suárez-Mota *et al.* 2015). Así como investigaciones en las que se incluyen estas herramientas para evaluar aspectos y aportar evidencia a la circunscripción taxonómica a diversos niveles de la jerarquía taxonómica en grupos de angiospermas (Wiens *et al.* 2010, Martínez-Méndez *et al.* 2016, Zheng *et al.* 2017, Cheng *et al.* 2021).

Linum L. (Linoideae: Linaceae) es un género reconocido a nivel mundial por su importancia agronómica, alimentaria, farmacológica y cultural (Pengilly 2003, Touré & Xu 2010, Dressler *et al.* 2014, Tork *et al.* 2019). A pesar de esto, los trabajos taxonómicos de sus especies son escasos y se han reportado diversos problemas de circunscripción en el grupo, principalmente debido a la similitud morfológica o diferencias sutiles entre algunos miembros del género (Rogers 1969, Burgos-Hernández & Castillo-Campos 2019, Barrera-Robles *et al.* 2020, González-Velasco *et al.* 2022).

El complejo *Linum schiedeanum* es uno de los ejemplos más notables dentro del género, ya que está conformado por 15 especies caracterizadas principalmente por sus flores amarillas y por su distribución restringida al Nuevo Mundo (Rogers 1969). Dentro de este grupo destacan *Linum orizabae* Planch, *L. mexicanum* Kunth y *L. guatemalense* Benth que, aunque presentan la mayoría de los caracteres del complejo, integran morfológicamente un subgrupo

estrechamente relacionado que las distingue del resto de las especies. Estas tres especies se caracterizan por ser hierbas perennes, glabras o localmente pubescentes, con tallos erectos y raíces gruesas. Además, comparten similitud en la forma y coloración del fruto, la unión parcial de los estilos, el color marrón claro de los estigmas, así como la presencia de sépalos externos casi enteros y los estaminodios delgados (Rogers 1968, González-Velasco *et al.* 2022). Tal similitud se ha traducido en importantes problemas de identificación (Rogers 1968, 1969, Burgos-Hernández & Castillo-Campos 2019, Barrera-Robles *et al.* 2020, González-Velasco *et al.* 2022). *Linum orizabae* y *L. mexicanum* son especies endémicas de México, con gran parte de su distribución simpátrica (Barrera-Robles *et al.* 2020, González-Velasco *et al.* 2022, [Figura 1](#)). De acuerdo con la revisión taxonómica realizada por González-Velasco *et al.* (2022), la morfología de los estilos es el único carácter que permite diferenciarlas, siendo casi libres en *L. orizabae* y fusionados hasta dos tercios de su longitud en *L. mexicanum*. Sin embargo, en revisiones recientes, se detectaron ejemplares que presentan ambos tipos de morfología, haciendo aún más difícil la identificación (obs. pers.).

De acuerdo con Rogers (1968), *L. guatemalense* presenta rasgos morfológicos intermedios entre *L. mexicanum* y *L. orizabae*, como el tamaño de las hojas, los pétalos y los frutos, por lo que su estatus taxonómico se encuentra en duda. *Linum guatemalense* se encuentra reportada en Belice, El Salvador, Honduras y Costa Rica, además de su área tipo, Guatemala. En México, Villaseñor (2016) la reporta en Chiapas, mientras que Barrera-Robles *et al.* (2020) indican su presencia en los estados de Oaxaca y Veracruz. Esta distribución registrada en la literatura para el territorio mexicano coincide con la de *L. mexicanum*. Sin embargo, no se cuenta con ejemplares en herbarios que respalden la presencia de *L. guatemalense* en México (González-Velasco *et al.* 2022) y, por lo tanto, se carece de certeza sobre su rango de distribución.

Aunque existen tratamientos taxonómicos recientes para las especies mexicanas (Burgos-Hernández & Castillo-Campos 2019, González-Velasco *et al.* 2022), el enfoque de taxonomía tradicional no ha sido suficiente para esclarecer el estatus taxonómico de las tres especies de lino; por el contrario, ha generado más incertidumbre. Se suma a lo anterior, que la descripción taxonómica de *L. guatemalense* no ha sido revisada desde las contribuciones de Rogers (1968, 1969), poniendo en duda su estatus como especie.

Con la finalidad de aportar evidencia adicional a la morfológica que contribuya a esclarecer la taxonomía de *L. mexicanum*, *L. orizabae* y *L. guatemalense*, los objetivos de este trabajo fueron: a) modelar la distribución de *Linum orizabae*, *L. mexicanum* y *L. guatemalense*, b) conocer las variables ambientales que explican la ocurrencia y distribución de cada una de las tres especies, c) evaluar si el nicho ecológico de las tres especies de *Linum* son o no similares y equivalentes, y con base en esta información, d) aportar evidencia que contribuya a esclarecer el estatus taxonómico de las tres especies del complejo.

Materiales y métodos

Base de datos. Se recopiló información de los registros de presencia de *L. guatemalense*, *L. orizabae* y *L. mexicanum* ([Figura 1](#)), provenientes de material herborizado de especímenes depositados en los herbarios: ANSM, BIGU, CHAP, CHAPA, CIIDIR, ENCB, IBUG, IEB, MEXU, QMEX, SLPM, UAM-IZ, USCG y XAL (acrónimos según Thiers 2025+) y de repositorios digitales: Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (<https://doi.org/10.15468/dl.qmxsex>, <https://doi.org/10.15468/dl.ub77sd>, <https://doi.org/10.15468/dl.53m3kn>), Tropicos (www.tropicos.org), Red de Herbarios Mexicanos (herbanwmex.net), Portal de Biodiversidad de Guatemala (biodiversidad.gt), Museo Nacional de Costa Rica - Herbario Nacional (<https://www.museocostarica.go.cr/nuestro-trabajo/colecciones/historia-natural/herbario/>) y SNIB-CONABIO (www.snib.mx). Los nombres de las especies y sus autores fueron cotejados en The International Plant Names Index (www.ipni.org) y Plants of the World Online (powo.science.kew.org). Las coordenadas geográficas fueron verificadas, complementadas y corregidas en QGIS v. 3.22.14 (QGIS development team 2023), usando para esto la descripción de la ubicación geográfica de los sitios de recolecta. Los registros duplicados o sin datos confiables para su georreferenciación, fueron excluidos del análisis.

Una vez limpia la información y con el propósito de disminuir la autocorrelación espacial de los registros para cada especie, se utilizó la herramienta spThin implementada en Rstudio v. 4.3.1. (R Core Team 2020). Para

lo anterior, se consideró una distancia geográfica de 10 km entre los registros de presencia (Aiello-Lammens *et al.* 2015). De un total de 962 registros de presencia para las tres especies de *Linum*, después del proceso de limpieza, se retuvieron 146, de los cuales, 86 correspondieron a *L. orizabae*, 46 a *L. mexicanum* y 14 a *L. guatemalense*. Estos registros fueron utilizados para la generación de los modelos de distribución para cada una de las especies.

Selección del área de calibración de los modelos. Para cada una de las tres especies de *Linum* se delimitó un área de calibración o movilidad (“*M*” del diagrama BAM; Soberón & Peterson 2005, Barve *et al.* 2011), definida con base en la coincidencia geográfica de los registros de presencia de las especies y las provincias biogeográficas propuestas por Morrone (2019) y Morrone *et al.* (2022).

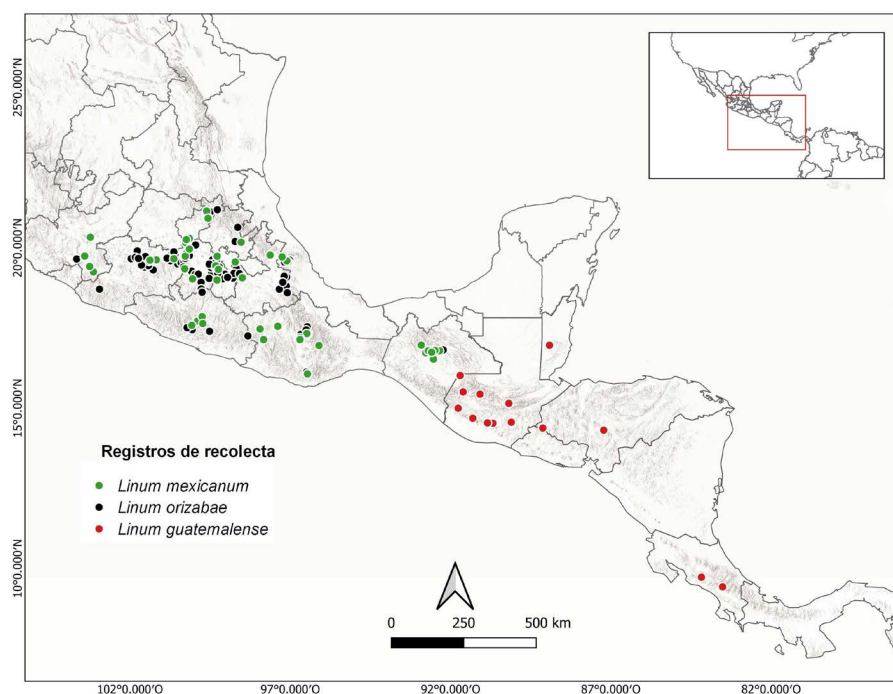


Figura 1. Registros de recolecta de tres especies del complejo *Linum schiedeianum* obtenidos mediante la consulta de ejemplares de herbarios y repositorios digitales de acceso libre.

Selección de variables ambientales y de los parámetros de configuración de los modelos. La selección de las variables ambientales y la configuración de los modelos, se llevaron a cabo mediante el paquete de R “kuenm” (Cobos *et al.* 2019), en Rstudio v. 4.3.1 (R Core Team 2020). Este paquete emplea MaxEnt como algoritmo de modelación y selecciona los mejores parámetros para la modelación (Phillips *et al.* 2006, Cobos *et al.* 2019). Para su implementación, es necesario disponer de datos de ocurrencia de cada especie, así como de conjuntos de variables ambientales, que se utilizarán para crear modelos candidatos.

Se compilaron 19 variables bioclimáticas y una topográfica de elevación de WorldClim v. 2.1 (Fick & Hijmans 2017), con una resolución espacial de 1 km² (aprox. 30 segundos de arco (arcmin)). Los conjuntos de variables seleccionadas se obtuvieron mediante un análisis de correlación de Pearson y Spearman; para ambos, se utilizó un umbral de coeficiente de correlación de ≥ 0.8 (Pearson *et al.* 2007). De manera paralela, se usó el Factor de Inflación de la Varianza (VIF, por sus siglas en inglés) utilizando un umbral ≥ 10 (Guisan *et al.* 2017). Estos análisis generaron tres conjuntos de variables ambientales (Pearson, Spearman y VIF) para cada especie, las cuales fueron recortadas según la “*M*” de las mismas y se emplearon para la calibración de los modelos.

La configuración consistió en la evaluación de modelos candidatos generados con 11 multiplicadores de regularización distintos (de 0.1 a 2.1, a intervalos de 0.2), diferentes combinaciones de cuatro clases de características: lineal (l), cuadrática (q), producto (p) y umbral (t) (lq, lp, lt, qp, qt, pt, lqp, lqt, lpt, qpt, lqpt) y tres conjuntos de variables ambientales distintos para cada especie. La selección del mejor modelo se basó en tres criterios: 1) la significancia estadística que utiliza los valores de la característica operativa del receptor parcial (ROC parcial) para evaluar el desempeño del modelo, 2) las tasas de omisión que miden la habilidad predictiva y, 3) el valor de delta del criterio de información Akaike corregido (AICc) < 2 , que indica que tan bien se ajustan los modelos a los datos (Peterson *et al.* 2008, Cobos *et al.* 2019). El mejor modelo seleccionado por kuenm proporcionó: el conjunto de variables, el valor más adecuado del multiplicador de regularización y la mejor combinación de características (*i.e.*, lineal (l), cuadrática (q), producto (p), y umbral (t)), específicas para cada especie. Esta información fue utilizada en la generación de los modelos de distribución de las especies de *Linum*.

Modelos de Distribución de Especies (MDE). El modelado de nicho ecológico y distribución de especies se llevó a cabo con el algoritmo MaxEnt v. 3.4.4, que emplea registros de presencia de las especies y variables ambientales para la generación de los modelos (Phillips *et al.* 2006). Los registros de presencia de cada especie, las variables ambientales, el valor más adecuado del multiplicador de regularización y la mejor combinación de características previamente seleccionadas por kuenm (Cobos *et al.* 2019), para cada especie, fueron proporcionados a MaxEnt. Se seleccionó el formato de salida logístico en MaxEnt, el cual indica la probabilidad de idoneidad ambiental que favorece la presencia de la especie y que fluctúa de 0 a 1. En este rango, valores de 1 o cercanos a 1, sugieren la existencia de condiciones ambientales idóneas para la ocurrencia de las especies, mientras que valores de 0 o cercanos a 0, indican ausencia de condiciones ambientalmente idóneas para la ocurrencia de la especie modelada (Phillips & Dudík 2008, Elith *et al.* 2011). Se indicó en el algoritmo el uso del 75 % de los registros para la elaboración de los modelos y el 25 % restante para su validación. Se activó la opción Jackknife para observar la contribución relativa de las variables ambientales que determinan la distribución de las especies y se desactivaron las opciones “extrapolate” y “do clamping”. Los modelos logísticos resultantes se editaron con QGIS v. 3.22.14.

El área bajo la curva (AUC por sus siglas en inglés) también fue utilizada para evaluar el desempeño de los modelos resultantes. De acuerdo a Peterson *et al.* (2011), valores del AUC entre 0.7 y 0.9 son un indicador de que se ha generado un buen modelo y aquellos mayores a 0.9 se consideran como muy buenos modelos.

Especies y variables ambientales. Con la finalidad de determinar las variables ambientales que explican la distribución de las especies de *Linum*, se consideraron las variables más importantes seleccionadas por kuenm, que posteriormente fueron extraídas en QGIS v. 3.22.14 para cada registro para las tres especies del complejo. Con los valores obtenidos, se calculó la estadística descriptiva de las especies evaluadas y se realizaron gráficas de cajas y bigotes para representar la distribución de cada variable ambiental entre las especies de *Linum*, utilizando para esto Rstudio v. 5.3.1 (R Core Team 2020).

Traslape, similitud y equivalencia de nichos ecológicos. Las variables ambientales seleccionadas por kuenm para cada especie fueron utilizadas para conocer la densidad de ocurrencia de las tres especies de *Linum* en función del espacio ambiental. Se utilizó la librería “ecospat” (Di Cola *et al.* 2017) con el objetivo de generar las representaciones gráficas de los nichos de las especies y su relación con las variables ambientales. Estas variables se sometieron a un Análisis de Componentes Principales (PCA por sus siglas en inglés) con el propósito de reducir y transformar las capas ambientales en variables no correlacionadas (Broennimann *et al.* 2012).

El traslape de nichos se calculó con la métrica D de Schoener (Schoener 1970), utilizando la función “ecospat.niche.overlap”. Esta métrica evalúa el grado de traslape y diferenciación de los nichos en el espacio ambiental entre pares de especies (Schoener 1970, Warren *et al.* 2008, Broennimann *et al.* 2012). Los valores de esta métrica varían de 0 a 1, donde 0 indica nichos no traslapados y 1 nichos traslapados totalmente.

La significancia del grado de traslape de nichos entre pares de especies, se examinó mediante una prueba de similitud de nichos, utilizando la función “ecospat.niche.similarity.test”. Esta prueba evalúa si los nichos entre especies son significativamente diferentes de lo esperado por el azar, por lo que genera distribuciones de nicho aleatorias mediante permutaciones, intercambiando registros de presencia entre pares de especies dentro del espacio geográfico-ambiental disponible (M). Si el traslape observado resulta significativo ($P < 0.05$), entonces indica que los nichos ecológicos de las dos especies son diferentes (Warren *et al.* 2008, Di Cola *et al.* 2017).

Finalmente, mediante la función “ecospat.niche.equivalency.test”, se puso a prueba la equivalencia de los nichos ecológicos entre pares de especies. Un valor de significancia estadística de $P < 0.05$ de este análisis fue la regla de decisión para definir la equivalencia entre nichos de las especies comparadas (Warren *et al.* 2008, Broennimann *et al.* 2012).

Resultados

Selección de los parámetros de calibración de los modelos y variables ambientales. Se obtuvieron los parámetros más adecuados para la elaboración de los modelos de distribución de las especies de *Linum* en MaxEnt, considerando principalmente el multiplicador de regularización y las clases de características (Tabla 1). De las 20 variables ambientales compiladas, se seleccionaron siete para el modelado de *L. guatemalense*, nueve para *L. mexicanum* y seis para *L. orizabae*. Cuatro variables climáticas se comparten entre todas las especies, tres entre pares de especies y tres variables más fueron importantes solo para *L. mexicanum* (Tabla 2).

Tabla 1. Configuración obtenida por kuenm para la elaboración de los modelos de las tres especies de *Linum* y su evaluación (ROC parcial).

Especie	Parámetro de regularización	Clases de características	Conjunto de variables	ROC parcial	Tasa de omisión	Delta AICc
<i>L. guatemalense</i>	1.5	qt	Pearson	0	0	0
<i>L. mexicanum</i>	2.1	lqpt	VIF	0	0	0
<i>L. orizabae</i>	1.3	p	Pearson	0	0.04	0

l = lineal, q = cuadrática, p = producto, t = umbral

Tabla 2. Variables ambientales seleccionadas por kuenm para la elaboración de los modelos de cada una de las especies evaluadas.

Variables climáticas		<i>L. guatemalense</i>	<i>L. mexicanum</i>	<i>L. orizabae</i>
BIO1	Temperatura media anual	X		X
BIO2	Rango promedio de temperaturas diurnas	X	X	X
BIO3	Isotermalidad	X	X	X
BIO8	Temperatura promedio del trimestre más húmedo		X	
BIO12	Precipitación total anual	X		X
BIO13	Precipitación del mes más húmedo		X	
BIO14	Precipitación del mes más seco	X	X	X
BIO15	Estacionalidad de la precipitación		X	
BIO18	Precipitación del trimestre más cálido	X	X	X
BIO19	Precipitación del trimestre más frío	X	X	
Variable topográfica				
Elevación	Elevación (m snm)		X	
TOTAL		7	9	6

Modelos de Distribución de especies. El valor de la curva ROC parcial para los tres modelos generados fue $P < 0.05$ (Tabla 1), indicando un buen desempeño de los modelos. Mientras que los resultados obtenidos de la prueba AUC indicó buenos modelos para *L. mexicanum* y *L. orizabae*, y muy buen modelo para *L. guatemalense*, con valores de 0.860, 0.856 y 0.929, respectivamente (Tabla 3).

Tabla 3. Variables ambientales con la mayor contribución en los modelos de distribución de especies y valores del Área Bajo la Curva (AUC) para cada uno de los modelos.

Especie	Porcentaje (%) de contribución de variables ambientales	Valor de AUC
<i>Linum mexicanum</i>	BIO8: Temperatura promedio del trimestre más húmedo	26.8
	Elevación	25.7
	BIO3: Isotermalidad	18.3
	BIO2: Rango promedio de temperaturas diurnas	16.2
	BIO13: Precipitación del mes más húmedo	11.8
	Total	98.8
<i>Linum guatemalense</i>	BIO1: Temperatura media anual	84.0
	BIO19: Precipitación del trimestre más frío	9.6
	BIO18: Precipitación del trimestre más cálido	3.8
	Total	97.4
<i>Linum orizabae</i>	BIO1: Temperatura media anual	47.1
	BIO3: Isotermalidad	26.4
	BIO2: Rango promedio de temperaturas diurnas	19.9
	BIO18: Precipitación del trimestre más cálido	2.8
	Total	96.2

De acuerdo con el modelo resultante de *L. mexicanum* (Figura 2A), las áreas con una idoneidad alta (0.848-1.000) a media (0.566-0.706), se concentran al centro y este de la Faja Volcánica Transmexicana (FVTM) y en la Sierra Madre Oriental (SMOr) en su vertiente con la FVTM, entre los estados de Michoacán, Puebla, Tlaxcala, México, Ciudad de México, Hidalgo, Querétaro y algunas porciones de Veracruz. Sin embargo, la Sierra Madre del Sur (SMS), especialmente en la subprovincia Sierra Madre del Sur Oriental (SOR), en la porción correspondiente al norte del estado de Oaxaca, destacó por contener la mayor superficie continua de áreas altamente idóneas. Mientras que, las Tierras Altas de Chiapas (TACH) en el estado de Chiapas y la subprovincia SOR de la SMS, en el estado de Guerrero, presentaron una idoneidad principalmente de media (0.566-0.847) a baja (≤ 0.565). En esta provincia y distrito biogeográficos respectivamente, se detectaron pequeñas zonas esparcidas de áreas altamente idóneas (0.848-1.000).

En el caso de *L. orizabae*, el modelo resultante (Figura 2B) mostró importantes áreas continuas de alta idoneidad (0.857-1.000) en la FVTM y la subprovincia SOR de la SMS en la porción correspondiente al norte de Oaxaca, parte del estado de Puebla y Veracruz (*i.e.*, Tierras Altas de Oaxaca). En cambio, el modelo resultante mostró una idoneidad ambiental baja (< 0.571), con algunas áreas menores de idoneidad media (0.572-0.856) en la SMOr y en la SMS subprovincia SOR en el estado de Guerrero, SMS subprovincia Central (SC) en el estado de Michoacán y SMS subprovincia Occidental (SOC) entre Jalisco y Nayarit, así como en las TACH.

Por su parte, el modelo obtenido para *L. guatemalense* (Figura 3) muestra importantes regiones continuas con alta idoneidad ambiental (0.858-1.000) para la presencia de la especie en las TACH, detectadas en la porción correspondiente a Guatemala, así como en la provincia Guatuso-Talamanca (GT) y en menor proporción Puntarenas-Chiriquí (PCh) en Costa Rica y parte de Panamá. Mientras que, áreas esparcidas clasificadas como alta a medianamente (0.715-0.857) idóneas, fueron detectadas en las TACH en México y Honduras. En cambio, Belice, El Salvador y Nicaragua mostraron áreas con una idoneidad predominantemente baja (< 0.714).

Modelado de distribución de tres especies de *Linum*

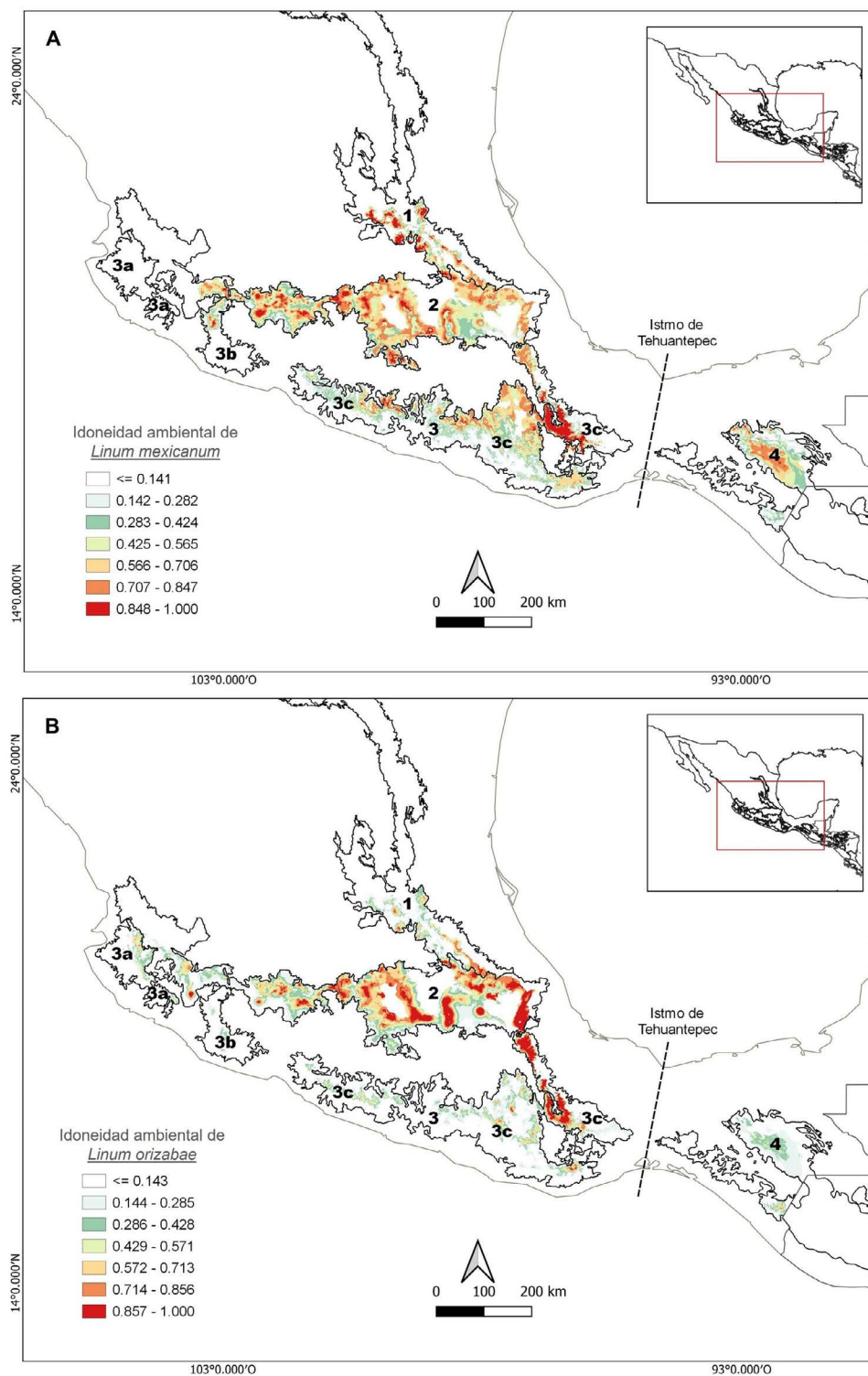


Figura 2. Modelos de distribución de especies de: A) *Linum mexicanum* y B) *Linum orizabae*, proyectados sobre las provincias biogeográficas de Morrone (2019) y utilizando la regionalización de la Sierra Madre del Sur de Morrone (2017b). 1.- Sierra Madre Oriental (SMOr), 2.- Faja Volcánica Transmexicana (FVTM), 3.- Sierra Madre del Sur (SMS): 3a.- subprovincia Occidental (SOC), 3b.- subprovincia Central (SC), 3c.- subprovincia Oriental (SOR), 4.-Tierras Altas de Chiapas (TACH). En rojo las áreas altamente idóneas. En naranja y amarillo las áreas medianamente idóneas y en tonos verdes las áreas con baja idoneidad ambiental para la ocurrencia de las especies.

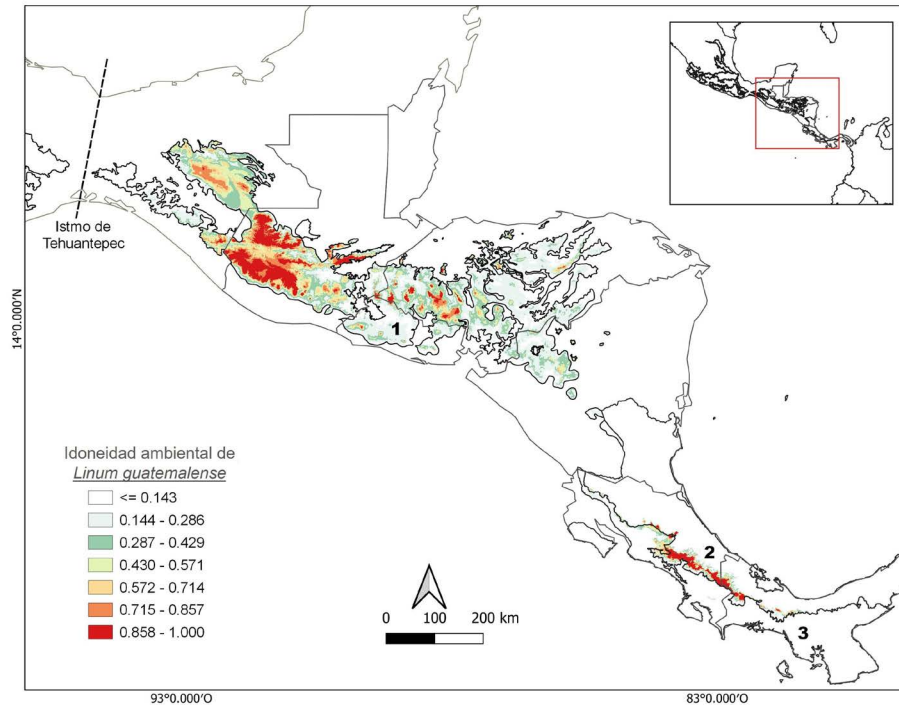


Figura 3. Modelo de distribución de *Linum guatemalense* proyectado sobre las provincias biogeográficas de Morrone *et al.* (2022). 1.- Tierras Altas de Chiapas (TACH), 2.- Guatuso-Talamanca (GT), 3.- Puntarenas-Chiriquí (PCh). En rojo las áreas altamente idóneas. En naranja y amarillo las áreas medianamente idóneas y en tonos verdes las áreas con baja idoneidad ambiental para la ocurrencia de las especies.

Especies y variables ambientales. El análisis de Jackknife mostró que la temperatura promedio del trimestre más húmedo (BIO8) y la elevación son las variables climáticas que más influyen en la distribución de *L. mexicanum*. Le siguen en orden de importancia, la isothermalidad (BIO3), el rango promedio de temperaturas diurnas (BIO2) y en menor proporción, la precipitación del mes más húmedo (BIO13) (Tabla 3).

De manera contrastante, una sola variable, la temperatura media anual (BIO1), fue la más importante para la distribución de *L. guatemalense*. Mientras que la BIO1 y la BIO3 fueron las principales variables ambientales que determinan la ocurrencia de *L. orizabae*, seguida de la BIO2 y las precipitaciones del trimestre más cálido (BIO18). La caracterización ambiental detallada de cada especie se muestra en la Tabla S1.

De acuerdo con la comparación de las variables ambientales más importantes que determinan la distribución entre las tres especies, es posible observar que *L. guatemalense* muestra diferencias con las especies distribuidas en México en nueve de las 11 variables analizadas (Figura 4). Esta especie solo mostró similitud ambiental con respecto a *L. mexicanum* en la BIO1 y la temperatura promedio del trimestre más húmedo (BIO8). Por su parte, *L. mexicanum* y *L. orizabae* mostraron diferencias solo en las BIO1, BIO8 y la elevación.

Traslape, similitud y equivalencia de nichos ecológicos. De acuerdo al PCA (Figura 5), los dos primeros componentes explican el 68.35 % de la varianza acumulada. Las variables con mayor contribución en el componente principal 1 (PC1 = 44.47 %) fueron la precipitación total anual (BIO12), la BIO13, la precipitación del trimestre más frío (BIO19) y el BIO2. Por su parte, en el PC2 (23.88 %), las variables con mayor peso fueron la BIO8, la BIO1 y la elevación (Tabla S2).

La densidad de ocurrencia de *L. guatemalense* en el espacio ambiental es distinta a las especies mexicanas. En cambio, las densidades de presencia de *L. mexicanum* y *L. orizabae*, son similares (Figura 5) y también presentaron el mayor nivel de traslape en sus nichos ecológicos (Tabla 4). En contraste, los nichos de *L. mexicanum* y *L. guatemalense*, así como los de *L. orizabae* y *L. guatemalense* presentaron un valor de traslape bajo.

Modelado de distribución de tres especies de *Linum*

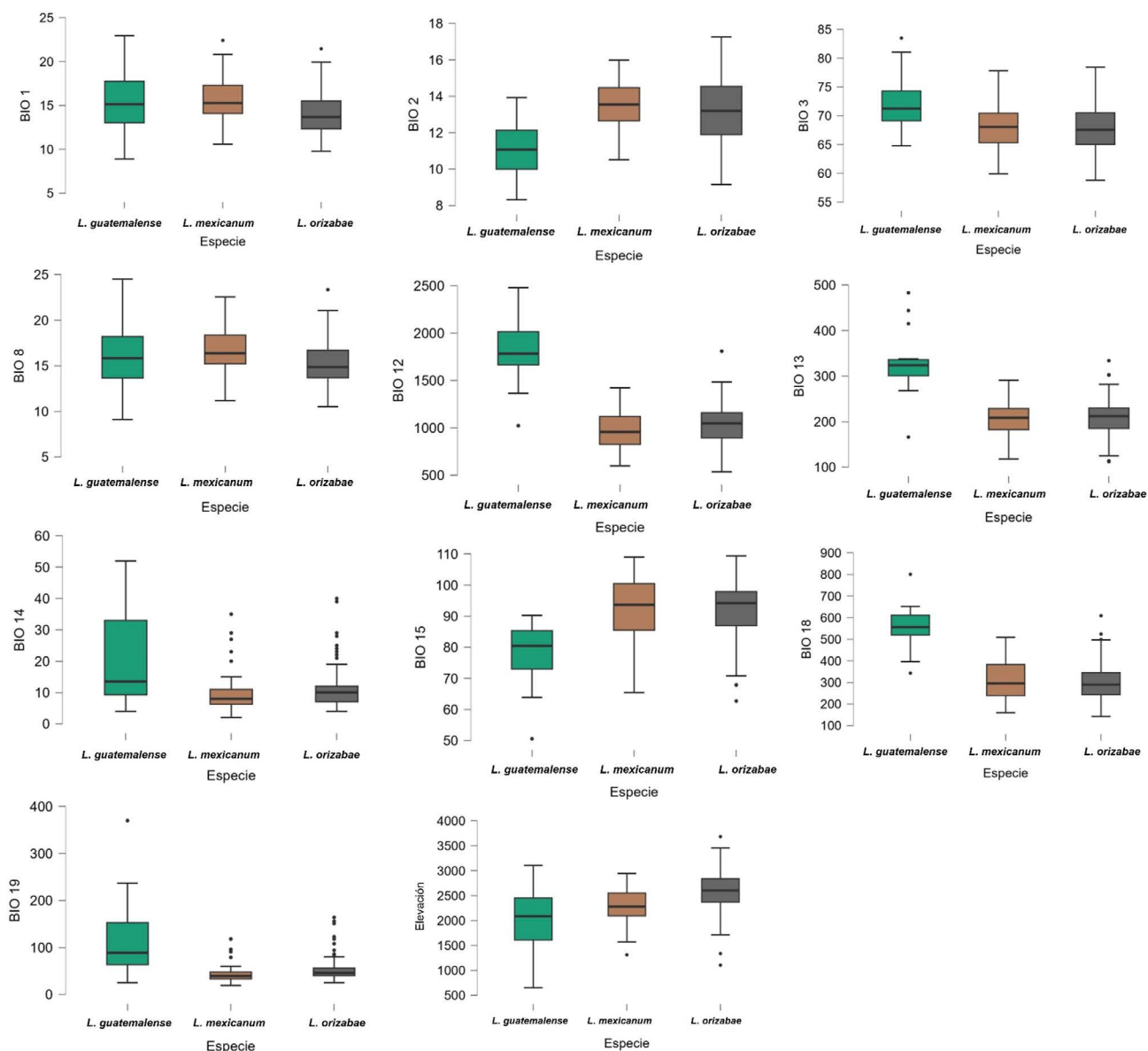


Figura 4. Variabilidad de 11 variables ambientales seleccionadas por kuenm entre las tres especies de *Linum* evaluadas. Temperatura media anual (BIO1), Rango promedio de temperaturas diurnas (BIO2), Isotermalidad (BIO3), Temperatura promedio del trimestre más húmedo (BIO8), Precipitación total anual (BIO12), Precipitación del mes más húmedo (BIO13), Precipitación del mes más seco (BIO14), Estacionalidad de la precipitación (BIO15), Precipitación del trimestre más cálido (BIO18), Precipitación del trimestre más frío (BIO19) y Elevación.

De acuerdo con el análisis de similitud de nichos entre pares de especies, no se detectaron diferencias significativas ($P > 0.05$). Lo anterior, sugiere que los nichos ecológicos de las tres especies del complejo *Linum schiedeanum* no fueron significativamente mayores que los de las distribuciones nulas e indica que las especies comparten nichos similares a los esperados por el azar (Tabla 4).

El análisis de equivalencia de nichos ecológicos entre *L. mexicanum* y *L. guatemalense*, así como entre *L. orizabae* y *L. guatemalense* resultaron significativos ($P < 0.05$; Tabla 4). En cambio, no se encontraron diferencias significativas ($P > 0.05$) entre los nichos de *L. mexicanum* y *L. orizabae*, indicando que estos tienden a ser idénticos en el espacio geográfico y ambiental (Figura S1).

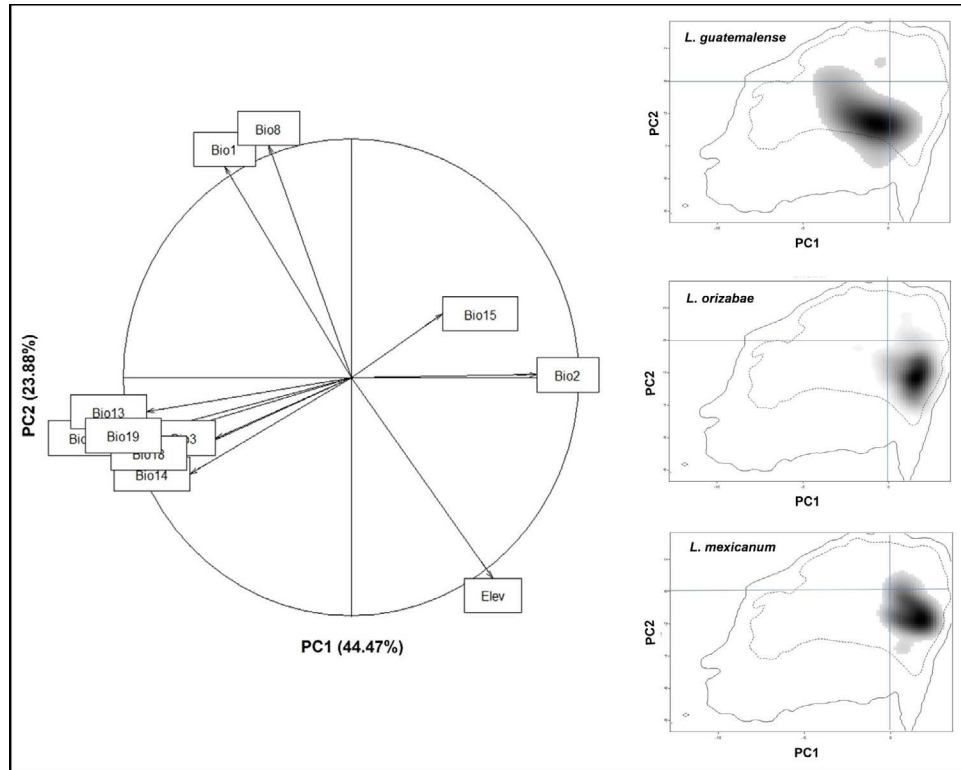


Figura 5. Nicho ambiental de las tres especies de *Linum* generado mediante un Análisis de Componentes Principales (PCA por sus siglas en inglés) utilizando las 11 variables ambientales seleccionadas por kuenm. A la izquierda, el gráfico de los primeros dos componentes principales (PC) con las condiciones ambientales de toda el área de estudio. De lado derecho, se muestran en sombreado las densidades de ocurrencia de cada especie en el espacio ambiental. El color negro representa la densidad más alta.

Discusión

Modelos de Distribución de Especies. Los MDE resultantes para *L. orizabae* y *L. mexicanum* muestran, en común, áreas geográficas con condiciones ambientales alta a medianamente idóneas. Estas áreas se localizan principalmente en la FVTM y la SMS subprovincia SOR en las Tierras Altas de Oaxaca y, en menor proporción, en el sur de la SMO. Si bien, los resultados coinciden con la distribución simpátrica conocida reportada por Rogers (1968), Barrera-Robles *et al.* (2020) y González-Velasco *et al.* (2022), los resultados también muestran otras áreas idóneas que difieren entre ambas especies. Estas áreas son algunas porciones del estado de Guerrero en la subprovincia SOR y las TACH, donde existen condiciones medianamente idóneas para la presencia de *L. mexicanum*, pero donde *L. orizabae* encuentra niveles bajos a nulos de idoneidad ambiental.

Linum orizabae es una especie presente en los bosques de oyamel, pino, pino-encino y, en menor proporción, matorrales xerófilos, principalmente del centro y oriente del país (Barrera-Robles *et al.* 2020, González-Velasco *et al.* 2022), concordante con las áreas de mayor idoneidad ambiental encontradas para esta especie. De acuerdo con lo reportado por Dinerstein *et al.* (1995) y Rzedowski (2006), en la FVTM predominan los bosques de pino-encino y los matorrales xerófilos. Esta provincia presenta altitudes por arriba de los 1,800 m (Morrone 2017a), que coincide con las preferencias altitudinales reportadas para *L. orizabae*, de entre 2,000 a 2,500 m (Barrera-Robles *et al.* 2020, González-Velasco *et al.* 2022). Las características de esta provincia explican la alta y media idoneidad ambiental proyectada por el modelo de distribución para esta especie.

Las condiciones descritas para *L. orizabae* son, en gran parte, compartidas con *L. mexicanum* (González-Velasco *et al.* 2022), que prefiere los mismos tipos de vegetación y altitud, pero con su límite superior altitudinal reportado

por Rogers (1968) a los 3,030 m, y a los 2,700 m por González-Velasco *et al.* (2022). A partir de la revisión de material de herbario llevada a cabo para este trabajo, se detectó que *L. mexicanum* alcanza los 2,945 m. Lo anterior, explica la coincidencia en áreas altamente idóneas identificadas para las especies distribuidas en México.

Las Tierras Altas de Oaxaca, en la subprovincia SOR de la SMS, fue una región donde los modelos de ambas especies detectaron áreas de alta idoneidad ambiental. La SMS es una región integrada por una elevada diversidad de ecosistemas con bajos niveles de fragmentación (Espinosa *et al.* 2016). En esta provincia biogeográfica, destaca la Sierra Norte de Oaxaca, que contiene importantes superficies de bosques de pino-encino (Vásquez-Cortés 2013, Suárez-Mota *et al.* 2018). La relevancia de la región, no solo corresponde a las especies endémicas de *Linum*, sino a la diversidad de otros grupos de flora vascular como Asteraceae, que mostraron una preferencia por altitudes medias (2,000-2,400 m, Suárez-Mota *et al.* 2018). De acuerdo con la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), esta región está considerada dentro de las zonas prioritarias para la conservación de la biodiversidad (Arriaga *et al.* 2000).

Las pequeñas áreas de idoneidad media detectadas para *L. mexicanum* en el distrito Guerrerense en la SMS, se presentan en altitudes por debajo de los 1,800 m, altitud que no es preferida por la especie, ya que comúnmente se le encuentra en altitudes de 2,500 m, con su límite inferior de distribución a los 1,312 m, lo que explica lo observado en el modelo. Además, se ha reportado que esta provincia muestra afinidades bióticas y climáticas con las TACH (Carleton *et al.* 2002, Blancas-Calva *et al.* 2010, Espinosa *et al.* 2016). Tales afinidades se confirman con los resultados proyectados por los modelos, pues ambas provincias presentaron probabilidades de idoneidad ambiental semejantes para *L. mexicanum* y *L. orizabae*.

Tabla 4. Comparación de nichos entre las tres especies del complejo *Linum schiedeianum*.

Comparaciones		Traslape de nichos (<i>D</i>)	Similitud de nichos		Equivalencia de nichos
a	b		a→b	b→a	
<i>L. mexicanum</i>	<i>L. orizabae</i>	0.1849325	0.86139	0.85149	0.08911
<i>L. mexicanum</i>	<i>L. guatemalense</i>	0.0198853	0.58416	0.74257	0.0099*
<i>L. orizabae</i>	<i>L. guatemalense</i>	0.0360655	0.69307	0.67327	0.0099*

* $P < 0.05$

Para ambas especies, llama la atención que su rango de distribución abarca áreas geográficas separadas por el Istmo de Tehuantepec (Figura 2), una región geográfica localizada en el sureste mexicano que constituye la parte más angosta entre los océanos Pacífico y Atlántico, ocupado por llanuras costeras y matorrales, con un ambiente seco (Barrier *et al.* 1998, Warren *et al.* 2008). De acuerdo a Heywood (1991), casi todas las especies de plantas muestran disyunciones en su distribución geográfica a una escala espacial relativamente pequeña que, muchas veces, refleja discontinuidades en el hábitat adecuado. Esto es congruente con los MDE obtenidos, ya que esta región constituye un hábitat no idóneo, debido a su menor elevación y, por ende, condiciones ambientales que contrastan con las montañas en ambos lados del Istmo (Barrier *et al.* 1998, Peterson *et al.* 1999, Marshall & Liebherr 2000). Por lo que, la distribución observada podría deberse a la influencia de cambios climáticos pasados (Hernández-Langford *et al.* 2020) y el Istmo constituir una barrera permeable para estos taxones. Este patrón de distribución geográfico, ha sido reportado para otras especies de plantas (Morris *et al.* 2008, Ruíz-Sánchez & Ornelas 2014, Ornelas *et al.* 2016).

Por su parte, *Linum guatemalense* fue descrita originalmente por Bentham de material proveniente de Guatemala (Bentham 1844). Años más tarde, una colecta de 1958 (*Molina 8731a* F!), otra de 1972 (*Burch 6237* USF!) y una más de 1976 (*Montalvo A.E. 4807* MO!), dieron cuenta de su presencia en Honduras, Belice y El Salvador, respectivamente, ampliando su rango de distribución. Finalmente, en los años 90, se colectaron los primeros ejemplares en Costa Rica, que fueron depositados en el herbario MO. Hasta inicios de la década del 2010, estos países centroamericanos eran considerados el área de distribución conocida de la especie. Sin embargo, Villaseñor (2016), en

su catálogo de plantas vasculares de México, listó a *L. guatemalense* ocurriendo en el estado de Chiapas y posteriormente, Barrera-Robles *et al.* (2020) reportaron la presencia de la especie en Oaxaca y Veracruz, respaldados por los especímenes *J.A. Reyes 1279* (CHAPA!) y *T. Coulter 757* (TCD) respectivamente. González-Velasco *et al.* (2022) en su actualización taxonómica de la familia para México, descartó la presencia de esta especie en el país.

Después de la revisión de material de herbario realizado para este trabajo, fue posible detectar que material proveniente del herbario CHAPA carece de estructuras reproductivas y, vegetativamente, no corresponde a los caracteres diagnósticos de esta especie, por lo que es probable que se trate de un error de identificación, en consecuencia, estos registros se excluyeron del MDE y MNE. Mientras que el ejemplar del herbario TDC, no pudo ser localizado. Sin embargo, de acuerdo con los resultados del modelo de distribución obtenido para *L. guatemalense*, la provincia TACH, en el estado de Chiapas en México y en Guatemala, cuenta con importantes áreas de alta idoneidad ambiental que podrían favorecer la presencia de la especie.

Es posible que la ausencia de colectas de *L. guatemalense* en territorio mexicano, se deba a la falta de un mayor esfuerzo de muestreo en algunas zonas de Chiapas (Sosa & Dávila 1994, Pérez-Farrera *et al.* 2012), más que a una verdadera ausencia de la especie en el sur de México. Lo anterior, cobra mayor sentido al tener en cuenta que, regiones como los Altos de Chiapas, son de difícil acceso debido a la complejidad fisiográfica, conflictos sociales y de seguridad, por lo que aún existen importantes áreas de ese estado por ser exploradas. Además, el patrón de distribución encontrado por el MDE para *L. guatemalense* (Figura 3), a diferencia de las especies de lino mexicanas, muestra un rango de distribución septentrional que no va más allá del Istmo de Tehuantepec. Lo anterior, resulta congruente con estudios que han demostrado que esta región constituye una barrera biogeográfica para diversas especies de plantas de montaña (Gutiérrez-Rodríguez *et al.* 2011, Ornelas *et al.* 2013, Ornelas & Rodríguez-Flores 2015, Gutiérrez-Ortega *et al.* 2020 Aguirre-Dugua *et al.* 2023), debido a sus discrepantes condiciones ecológicas y topográficas que contrastan con las características del este y oeste del Istmo (Peterson *et al.* 1999, Marshall & Lieberr 2000), difiriendo con las preferencias de hábitat para esta especie.

Otra explicación es que, a pesar de que Chiapas cuenta con algunas zonas de condiciones ambientales idóneas para el establecimiento de *L. guatemalense*, la Sierra de los Cuchumatanes entre Chiapas y Guatemala, represente una barrera geográfica (Marshall 2007). De acuerdo con Marshall (2007) y López *et al.* (2020), estas escarpadas montañas abarcan varias formas geomorfológicas distintivas que alcanzan los 3,800 m y disminuyen hacia el norte de Guatemala, en la cordillera Lacandona (< 800 m). Esta variabilidad altitudinal corresponde con áreas de superficie reducida de las zonas de alta a medianamente idóneas mostradas por el modelo de distribución de *L. guatemalense* en México. Esta especie tiene preferencia por altitudes de entre 2,000 a 3,000 m, alcanzando su límite superior a los 3,500 y el inferior a 526 m, por lo que el gradiente altitudinal juega un papel primordial como limitante en su distribución y abundancia. Ambas hipótesis deberán ponerse a prueba mediante muestreos en áreas del estado de Chiapas y estudios poblacionales de la especie tanto a nivel ecológico como filogeográfico.

Áreas menores ambientalmente idóneas en Panamá, en la provincia GT que se extiende desde Costa Rica, así como en las TACH correspondiente a Honduras, fueron identificadas por el modelo. Hasta el momento, no se cuenta con ningún registro de *L. guatemalense* en Panamá, y de Honduras solo se conoce un espécimen (*Molina 8731a* F!). Por esta razón, es importante realizar trabajo de recolecta florística en estas áreas ambientalmente idóneas, que permitan poner a prueba los resultados del modelo de distribución obtenido y conocer el rango de distribución natural de esta especie en Centroamérica.

Especies y variables ambientales. La distribución de las tres especies de *Linum* evaluadas está influenciada principalmente por variables relacionadas con la temperatura y, en menor proporción, con la precipitación. Este resultado, está estrechamente relacionado con las preferencias altitudinales de estas especies, ya que la altitud está intrínsecamente relacionada con la precipitación y la temperatura (García & Mosiño 2006).

De acuerdo con el análisis realizado por variable, *L. guatemalense* presenta el rango altitudinal más amplio que va de los 526 a los 3,496 m. Mientras que las especies mexicanas, presentan un importante traslape en sus rangos altitudinales que, en *L. orizabae* va de 1,105-3,685 m y de 1,312-2,945 m en *L. mexicanum*. Estas especies no se dis-

tribuyen por debajo de los 1,100 m, en contraste con *L. guatemalense*. Tal diferencia entre las especies mexicanas y la de Centroamérica, refleja las preferencias por los tipos de vegetación. Si bien, las tres especies comparten afinidad por los bosques de pino, pino-encino y oyamel (Rogers 1968, Barrera-Robles *et al.* 2020, González-Velasco *et al.* 2022), *L. guatemalense* también suele encontrarse en riberas y bosques tropicales húmedos, cuyos hábitats no son idóneos para las especies mexicanas.

La isothermalidad fue otra variable de gran importancia para los linos mexicanos. La trascendencia de la isothermalidad se sustenta en la gran variación en las temperaturas diarias y estacionales observadas a lo largo de su rango de distribución; por ejemplo, la FVTM, en comparación con la SMS en Guerrero y sur de Oaxaca, y las TACH en Chiapas. En la primera provincia, en su porción central, donde la distribución de *L. mexicanum* y *L. orizabae* exhiben su mayor idoneidad ambiental, las fluctuaciones de las temperaturas diarias parecen ser menores que las observadas a lo largo del año (Maravilla *et al.* 2004). Mientras tanto, las regiones del sur de México como Guerrero, el sur Oaxaca y Chiapas, donde se encontró una menor idoneidad para estas especies, presenta una mayor variación de temperatura diaria en comparación con la observada a lo largo del año (Maravilla *et al.* 2004).

En los ecosistemas de montaña, la altitud, el microambiente y el clima juegan un rol importante en la distribución y estructura de las comunidades vegetales. Los bosques templados son uno de los tipos de vegetación dominantes en la FVTM (Rzedowski 2006), que se distribuyen principalmente en zonas altas y frías (Mastretta-Yanes *et al.* 2015, Morrone 2017a). Esta provincia fue una de las principales regiones de alta idoneidad para las especies mexicanas, seguido de los bosques de pino y pino-encino en la SMS en las Tierras Altas de Oaxaca (Vásquez-Cortés 2013, Suárez-Mota *et al.* 2018), que también presentaron importantes áreas de alta idoneidad. En estos bosques, la precipitación y la humedad son menores a los encontrados en las riberas y bosques tropicales que caracterizan gran parte de Costa Rica, la segunda área con mayor idoneidad para *L. guatemalense*, después de las TACH en Guatemala. Lo anterior, pone de manifiesto la variedad de condiciones ambientales a las que están adaptadas las especies y podría reflejar las diferencias fisiológicas entre las especies con distribución en México y la de Centroamérica.

La temperatura y la precipitación influyen en la variación de la fenología de la floración y diversos rasgos del ciclo de vida de las plantas (de Frenne *et al.* 2013, Burgarella *et al.* 2016, Muir & Angert 2017), especialmente de aquellas de clima templado con amplias distribuciones geográficas, como es el caso de los linos. Por ejemplo, un inicio más temprano de la floración y una reducción del umbral de tamaño de la planta para la floración, se consideran respuestas adaptativas al aumento de la aridez o a las precipitaciones impredecibles en las herbáceas silvestres anuales (Cui *et al.* 2017, Iler *et al.* 2021). Lo anterior, ha sido reportado en diferentes especies de lino (Innes *et al.* 2022, Landoni *et al.* 2024) y permite explicar la importancia de las variables relacionadas a la precipitación, temperatura y elevación para la distribución y presencia de las tres especies de *Linum* evaluadas.

Traslape, similitud y equivalencia de nichos. Los resultados del análisis de traslape, similitud y equivalencia de *L. mexicanum* y *L. orizabae*, sugieren que sus nichos ecológicos tienden a ser tanto similares como idénticos. Este hallazgo es congruente con el análisis de las variables ambientales, pues ambas especies comparten afinidad por más del 80 % de ellas. De acuerdo con Suárez-Mota *et al.* (2015), cuando las especies tienden a mantener características ambientales de sus nichos a través del tiempo, es posible que exista un conservadurismo de nicho. Este término se refiere a la tendencia que tienen las especies cercanamente relacionadas, a preservar las características del nicho fundamental que ocupaba su ancestro común (Wiens & Graham 2005). Por otra parte, de acuerdo con Warren *et al.* (2008), la equivalencia de nichos ecológicos de dos especies se refiere a que tan idénticos o indistinguibles son uno de otro, así como a las capacidades de las especies para ocupar espacios geográficos parecidos. Lo anterior, permite diferenciar entre conservadurismo (similitud) y equivalencia de nicho.

Nuestra evaluación de la equivalencia de nicho aceptó la hipótesis nula para las especies mexicanas de que sus nichos ecológicos son equivalentes. Mientras que los resultados de similitud de nicho sugieren que los linos mexicanos comparten más características de sus nichos ambientales de lo que esperaría aleatoriamente. La idea del conservadurismo de nicho como hipótesis de trabajo, explica la similitud de nichos encontrada entre las tres especies. Pero a diferencia de las especies mexicanas, el nicho ambiental de *L. guatemalense* presentó un bajo traslape con los nichos

de *L. orizabae* y *L. mexicanum*, detectando diferencias significativas entre ellos, por lo que si bien, son similares, no son equivalentes. Esta evidencia se respalda por el análisis de las variables ambientales, donde solo el 18.2 % de ellas resultó afín entre *L. gutemalense* y *L. mexicanum*, y ninguna entre *L. guatemalense* y *L. orizabae*. Estos resultados reflejan una mayor cercanía entre las primeras dos especies, cuya área de idoneidad ambiental se comparte solo en el estado de Chiapas. Dado que, *L. guatemalense* extiende su distribución hasta Centroamérica, su rango de distribución es típicamente parapátrico, pero bajo condiciones ambientalmente similares con respecto a las especies mexicanas.

Aportes para su delimitación. Los resultados de esta investigación muestran una estrecha similitud ambiental entre *L. mexicanum* y *L. orizabae*. Lo anterior, respalda la hipótesis de conservadurismo de nicho ecológico, el cual, indica que los entornos de especies estrechamente relacionadas son más similares ecológicamente que por azar y donde los modelos de nicho predicen la idoneidad ambiental que puede favorecer la presencia de especies hermanas (Peterson *et al.* 1999, Peterson & Nyári 2008). No obstante, se suma a la evidencia la similitud geográfica conocida y potencial de ambas especies. De acuerdo con Pyron & Burbrink (2009) y Peterson *et al.* (2011), los procesos de especiación ocurren en la dimensión geográfica y rara vez se acompañan de innovaciones ecológicas cuando las poblaciones se dispersan a un nuevo entorno. Sin embargo, cuando las poblaciones logran adaptarse a las nuevas condiciones, la selección natural podría promover la adaptación y facilitar los procesos de especiación, lo que se traduce en divergencia de nichos (Graham *et al.* 2004, Wiens & Graham 2005, Sánchez-Fernández *et al.* 2011). En este sentido, los resultados demuestran que ambas especies comparten preferencias idóneas para su distribución y que pueden ocupar el mismo espacio geográfico, lo que apoya la hipótesis de que probablemente se trata del mismo taxón.

Respecto a *L. guatemalense*, Rogers (1968) notó que esta especie presenta caracteres morfológicos intermedios entre *L. orizabae* y *L. mexicanum*. Mientras que González-Velasco *et al.* (2022) sugirió que esta especie en realidad podría tratarse de una variedad de alguna de las dos especies mexicanas. De acuerdo con los resultados aquí presentados, la especie centroamericana muestra diferencias geográficas y ambientales significativas respecto a las especies mexicanas; solo compartiendo un estrecho rango de la distribución potencial y de la dimensión ambiental evaluada con *L. mexicanum*. Si existe una relación estrecha entre estas especies, la especiación alopátrica explica mejor dicha divergencia de nicho.

Los resultados soportan, al menos desde la dimensión geográfica y de nicho ecológico, el estatus de especie de *L. guatemalense*, manteniendo efectivamente, una cercanía morfológica, similitud de nicho y ambiental a *L. orizabae* y *L. mexicanum*. De acuerdo con Pliscoff & Fuentes-Castillo (2011), cuanto más cercanas filogenéticamente sean las especies, mayor será la similitud entre su espacio climático, lo que sugiere un mayor traslape de nicho (conservadurismo). Sin embargo, hasta el momento no se cuenta con una filogenia del género que incluya las tres especies aquí evaluadas, por lo que este sería el siguiente paso para una mayor comprensión de sus relaciones, historia biogeográfica evolutiva y similitudes morfológicas. Lo anterior, permitirá agregar otra línea de evidencia que abone a la correcta circunscripción de este complejo de especies, particularmente de *L. mexicanum* y *L. orizabae*, para determinar con mayor certidumbre si estas dos especies son la misma entidad taxonómica como lo indican los resultados presentados en este estudio.

Material suplementario

El material suplementario de este trabajo puede ser consultado aquí: <https://doi.org/10.17129/botsci.3736>

Agradecimientos

Agradecemos a los responsables de los herbarios ANSM, CHAP, CHAPA, CIIDIR, BIGU, ENCB, IBUG, IEB, MEXU, QMEX, SLPM, UAM-IZ, USCG y XAL, quienes nos facilitaron el préstamo de especímenes de las especies *L. mexicanum*, *L. orizabae* y *L. guatemalense* para su revisión. También agradecemos a Antonio A. Vásquez Aguilar por el asesoramiento y revisión de los análisis presentados, a Ricardo Vega Muñoz por su asistencia técnica en el her-

bario CHAPA, así como a dos revisores anónimos y al editor de sección por sus valiosos comentarios y sugerencias que permitieron mejorar el manuscrito.

Literatura citada

- Ackerly DD. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences* **164**: S165-S184. DOI: <https://doi.org/10.1086/368401>
- Aguirre-Dugua X, Casas A, Ramírez-Barahona S, Pérez-Negrón E. 2023. Estructura filogeográfica de *Crescentia alata* (Bignoniaceae): los huertos como reservorios de diversidad local. *Botanical Sciences* **101**: 164-185. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.3158>
- Aiello-Lammens EM, Boria AR, Radosavljevic A, Vilela B, Anderson PR. 2015. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography* **38**: 541-545. DOI: <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Arriaga L, Espinoza JM, Aguilar C, Martínez E, Gómez L, Loa E. 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. DF, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 970-9000-16-0
- Barrera-Robles PJ, Burgos-Hernández M, Ruíz-Acevedo AD, Castillo-Campos G. 2020. La familia Linaceae en México: estado actual y perspectivas. *Botanical Sciences* **98**: 560-572. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2550>
- Barrier E, Velasquillo L, Chavez M, Gaulon R. 1998. Neotectonic evolution of the isthmus of Tehuantepec (south-eastern Mexico). *Tectonophysics* **287**: 77-96. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0040-1951\(98\)80062-0](https://doi.org/10.1016/S0040-1951(98)80062-0)
- Barve N, Barve V, Jiménez-Valverde A, Lira-Noriega A, Maher SP, Peterson AT, Soberón J, Villalobos F. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* **222**: 1810-1819. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>
- Bentham G. 1844. Linaceae. In: *The Botany of the Voyage of H.M.S. Sulphur*: London. pp. 67.
- Blancas-Calva E, Navarro-Sigüenza AG, Morrone JJ. 2010. Patrones biogeográficos de la avifauna de la Sierra Madre del Sur. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **81**: 561-568. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2010.002.229>
- Broennimann O, Fitzpatrick MC, Pearman PB, Petitpierre B, Pellissier L, Yoccoz NG, Thuiller W, Fortin MJ, Randin C, Zimmermann NE, Graham CH, Guisan A. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography* **21**: 481-497. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Burgarella C, Chantret N, Gay L, Prosperi JM, Bonhomme M, Tiffin P, Young ND, Ronfort J. 2016. Adaptation to climate through flowering phenology: a case study in *Medicago truncatula*. *Molecular Ecology* **25**: 3397-3415. DOI: <https://doi.org/10.1111/mec.13683>
- Burgos-Hernández M. 2024. Importancia del trabajo taxonómico en el conocimiento y aprovechamiento de plantas con potencial agroalimentario. *Agro-Divulgación* **4**: 53-59. DOI: <https://doi.org/10.54767/ad.v4i6.426>
- Burgos-Hernández M, Castillo-Campos G. 2019. Contribución al conocimiento del género *Linum* (Linaceae) en Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana* **126**: e1462. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1462>
- Carleton MD, Sánchez O, Vidales GU. 2002. A new species of *Habromys* (Muroidea: Neotominae) from México, with generic review of species definitions and remarks on diversity patterns among Mesoamerican small mammals restricted to humid montane forests. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **115**: 488-533.
- Carstens BC, Pelletier TA, Reid NM, Satler JD. 2013. How to fail at species delimitation. *Molecular Ecology* **22**: 4369-4383. DOI: <https://doi.org/10.1111/mec.12413>
- Cavender-Bares J, Pahlisch A. 2009. Molecular, morphological, and ecological niche differentiation of sympatric sister oak species, *Quercus virginiana* and *Q. geminata* (Fagaceae). *American Journal of Botany* **96**: 1690-1702. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.0800315>
- Cheng S, Zeng W, Wang J, Liu L, Liang H, Kou Y, Wang H, Fan D, Zhang Z. 2021. Species delimitation of *Asteropyrum* (Ranunculaceae) based on morphological, molecular, and ecological variation. *Frontiers in Plant Science* **12**: 681864. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.681864>

- Cobos ME, Peterson AT, Barve N, Osorio-Olvera L. 2019. kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ* **7**: e6281. DOI: <http://doi.org/10.7717/peerj.6281>
- Cui S, Meng F, Suonan J, Wang Q, Li B, Liu P, Renzeng W, Lv W, Jiang L, Zhang L, Li X, Li Y, Zhang Z, Luo C, Dorji T, Wang S. 2017. Responses of phenology and seed production of annual *Koenigia islandica* to warming in a decertified alpine meadow. *Agricultural and Forest Meteorology* **247**: 376-384. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.08.034>
- de Frenne P, Graae BJ, Rodríguez-Sánchez F, Kolb A, Chabrerie O, Decocq G, De Kort H, De Schrijver A, Diekmann M, Eriksson O, Gruwez R, Hermy M, Lenoir J, Plue J, Coomes AD, Verheyen K. 2013. Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature. *Journal of Ecology* **101**: 784-795. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12074>
- Dagnino D, Minuto L, Casazza G. 2017. Divergence is not enough: the use of ecological niche models for the validation of taxon boundaries. *Plant Biology* **19**: 1003-1011. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.12600>
- Di Cola V, Broennimann O, Petitpierre B, Breiner FT, d'Amen M, Randin C, Engler R, Pottier J, Pio D, Dubuis A, Pellissier L, Mateo RG, Hordijk W, Salamin N, Guisan A. 2017. ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography* **40**: 774-787. DOI: <https://doi.org/10.1111/ecog.02671>
- Dinerstein E, Olson MD, Graham DJ, Webster AL, Primm SA, Bookbinder MP, Ledec G. 1995. *Una evaluación del estado de conservación de las ecorregiones terrestres de América Latina y el Caribe*. Washington, DC: World Bank. ISBN: 0-8213-3296-1
- Dressler S, Reppinger M, Bayer C. 2014. Linaceae. In: Kubitzki K, ed, *The families and genera of vascular plants*. Flowering Plants. Eudicots. Malpighiales. Springer. pp. 237-246.
- Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudík M, Chee YE, Yates CJ. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologist. *Diversity and Distributions* **17**: 43-57. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Espinosa D, Ocegueda-Cruz S, Luna-Vega I. 2016. Introducción al estudio de la Biodiversidad de la Sierra Madre del Sur: Una visión general. In: Luna-Vega I, Espinosa D, Contreras-Medina R, eds. *Biodiversidad de la Sierra Madre del Sur: Una Síntesis Preliminar*. México: Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 23-36. ISBN: 978-607-02-7906-5
- Fick SE, Hijmans RJ. 2017. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **37**: 4302-4315.
- Fišer C, Robinson CT, Malard F. 2018. Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept. *Molecular Ecology* **27**: 613-635. DOI: <https://doi.org/10.1111/mec.14486>
- Franklin J, Miller JA. 2009. *Mapping species distributions. Spatial inference and prediction*. Cambridge, UK.: Cambridge University Press. ISBN: 9780521876353
- García E, Mosiño A. 2006. Clima. In: Rzedowski J. ed, *La vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México: Limusa S.A. pp. 73-100. ISBN: 968-18-0002-8
- González-Velasco J, Burgos-Hernández M, Galván-Escobedo IG, Castillo-Campos G. 2022. Taxonomic update of the flax family in Mexico. *Phytotaxa* **549**: 141-184. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.549.2.3>
- Graham CH, Ron SR, Santos JC, Schneider CJ, Moritz C. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* **58**: 1781-1793. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00461.x>
- Grinnell J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* **34**: 427-433. DOI: <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Guisan A, Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8**: 993-1009. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Guisan A, Thuiller Z, Zimmermann NE. 2017. *Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R*. Cambridge, UK. Cambridge University Press. ISBN: 978-0-521-75836-9
- Gutiérrez-Ortega JS, Salinas-Rodríguez MM, Ito T, Pérez-Farrera MA, Vovides AP, Martínez JF, Molina-Freaner F,

- Hernández-López A, Kawaguchi L, Nagano JA, Kajita T, Watano Y, Tsuchimatsu T, Takahashi Y, Murakami M. 2020. Niche conservatism promotes speciation in cycads: the case of *Dioon merolae* (Zamiaceae) in Mexico. *New Phytologist* **227**: 1872-1884. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16647>
- Gutiérrez-Rodríguez C, Ornelas JF, Rodríguez-Gómez F. 2011. Chloroplast DNA phylogeography of a distylous shrub (*Palicourea padifolia*, Rubiaceae) reveals past fragmentation and demographic expansion in Mexican cloud forests. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **61**: 603-615. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.08.023>
- Hausdorf B, Hennig C. 2020. Species delimitation and geography. *Molecular Ecology Resources* **20**: 950-960. DOI: <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13184>
- Hernández-Langford DG, Siqueiros-Delgado ME, Ruíz-Sánchez E. 2020. Nuclear phylogeography of the temperate tree species *Chiranthodendron pentadactylon* (Malvaceae): Quaternary relicts in Mesoamerican cloud forests. *BMC Evolutionary Biology* **20**: 44. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12862-020-01605-8>
- Heywood JS. 1991. Spatial analysis of genetic variation in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**: 335-355.
- Iler AM, CaraDonna PJ, Forrest JRK, Post E. 2021. Demographic consequences of phenological shifts in response to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **52**: 221-245. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011921-032939>
- Innes P, Gossweiler A, Jensen S, Tilley D, St. John L, Jones T, Kitchen S, Hulke BS. 2022. Assessment of biogeographic variation in traits of Lewis flax (*Linum lewisii*) for use in restoration and agriculture. *AoB Plants* **14**: plac005. DOI: <https://doi.org/10.1093/aobpla/plac005>
- Landoni B, Suárez-Montes P, Habeahan RHF, Brennan AC, Pérez-Barrales R. 2024. Local climate and vernalization sensitivity predict the latitudinal patterns of flowering onset in the crop wild relative *Linum bienne* Mill. *Annals of Botany* **134**: 117-130. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcae040>
- Levin DA. 2005. Niche shifts: The primary driver of novelty within angiosperm genera. *Systematic Botany* **30**: 9-15. DOI: <https://doi.org/10.1600/0363644053661869>
- Li Y, Wen J, Ren Y, Zhang J. 2019. From seven to three: Integrative species delimitation supports major deduction in species number in *Rhodiola* section *Trifida* (Crassulaceae) on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Taxon* **68**: 268-279. DOI: <https://doi.org/10.1002/tax.12052>
- Li L, Zhang J, Lu ZQ, Zhao JL, Li QJ. 2020. Genomic data reveals two distinct species from the widespread alpine ginger *Roscoea tibetica* Batalin (Zingiberaceae). *Journal of Systematics and Evolution* **59**: 1232-1243. DOI: <https://doi.org/10.1111/jse.12596>
- Lin H, Gu K, Li W, Zhao Y. 2021. Integrating coalescent-based species delimitation with ecological niche modeling delimited two species within the *Stewartia sinensis* complex (Theaceae). *Journal of Systematics and Evolution* **60**: 1037-1048. DOI: <https://doi.org/10.1111/jse.12732>
- López Z, Avendaño C, Schuster J, Alfaro G. 2020. Análisis fito-geográfico del gradiente altitudinal desde la Costa Sur-Occidente al Altiplano de Guatemala. *Revista de la Universidad del Valle de Guatemala* **40**: 48-60.
- Maravilla D, Mendoza B, Jáuregui E, Lara A. 2004. The main periodicities in the minimum extreme temperature in northern Mexico and their relation with solar variability. *Advances in Space Research* **34**: 365-369. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.asr.2003.02.050>
- Marshall SJ. 2007. The geomorphology and physiographic provinces of Central America. In: Bundschuh J, Alvarado GE, eds. *Central America: Geology, Resources & Hazards*. Boca Raton: CRC Press. pp. 75-122. ISBN: 978-0-203-94704-3
- Marshall CJ, Liebherr JK. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* **27**: 203-216. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00388.x>
- Martínez-Gordillo D, Rojas-Soto O, Espinosa De Los Monteros A. 2010. Ecological niche modelling as an exploratory tool for identifying species limits: an example based on Mexican muroid rodents. *Journal of Evolutionary Biology* **23**: 259-270. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01897.x>
- Martínez-Méndez N, Aguirre-Planter E, Eguiarte LE, Jaramillo-Correa JP. 2016. Modelado de nicho ecológico de

- las especies del género *Abies* (Pinaceae) en México: Algunas implicaciones taxonómicas y para la conservación. *Botanical Sciences* **94**: 5-24. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.508>
- Mastretta-Yanes A, Moreno-Letelier A, Piñero D, Jorgensen TH, Emerson BC. 2015. Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography* **42**: 1586-1600. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.12546>
- Morris AB, Ickert-Bond SM, Brunson DB, Soltis DE, Soltis PS. 2008. Phylogeographical structure and temporal complexity in American sweetgum (*Liquidambar styraciflua*; Altingiaceae). *Molecular Ecology* **17**: 3889-3900. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03875.x>
- Morrone JJ. 2017a. *Neotropical biogeography: Regionalization and evolution*. Boca Raton, Florida: CRC Press. eBook ISBN: 9781315390666
- Morrone JJ. 2017b. Biogeographic regionalization of the Sierra Madre del Sur province, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **88**: 710-714. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/J.rmb.2017.07.012>
- Morrone JJ. 2019. Biogeographic regionalization and biotic evolution of Mexico: biodiversity's crossroads of the New World. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **90**: e902980. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2980>
- Morrone JJ, Escalante T, Rodríguez-Tapia G, Carmona A, Arana M, Mercado-Gómez JD. 2022. Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **94**: 1-5. DOI: <https://doi.org/10.1590/0001-3765202220211167>
- Muir CD, Angert AL. 2017. Grow with the flow: a latitudinal cline in physiology is associated with more variable precipitation in *Erythranthe cardinalis*. *Journal of Evolutionary Biology* **30**: 2189-2203. DOI: <https://doi.org/10.1111/jeb.13184>
- Ornelas JF, Gándara E, Vásquez-Aguilar AA, Ramírez-Barahona S, Ortíz-Rodríguez AE, González C, Mejía SMT, Ruíz-Sánchez E. 2016. A mistletoe tale: postglacial invasion of *Psittacanthus schiedeanus* (Loranthaceae) to Mesoamerican cloud forests revealed by molecular data and species distribution modeling. *BMC Evolutionary Biology* **16**: 1-20. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0648-6>
- Ornelas JF, Rodríguez-Gómez F. 2015. Influence of Pleistocene glacial/interglacial cycles on the genetic structure of the mistletoe Cactus *Rhipsalis baccifera* (Cactaceae) in Mesoamerica. *Journal of Heredity* **106**: 196-210. DOI: <https://doi.org/10.1093/jhered/esu113>
- Ornelas JF, Sosa V, Soltis DE, Douglas ES, Daza MJ, González C, Soltis SP, Gutierrez-Rodriguez C, Espinosa de MA, Todd A, Bell C, Ruíz-Sánchez E. 2013. Comparative phylogeographic analyses illustrate the complex evolutionary history of threatened cloud forests of northern Mesoamerica. *Plos One* **8**: e56283. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056283>
- Padiál MJ, Miralles A, De la Riva I, Vences M. 2010. The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology* **7**: 16. DOI: <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura AM, Townsend PA. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* **34**: 102-117. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>
- Pengilly NL. 2003. Traditional food and medicinal uses of flaxseed. In: Muir AD, Westcott ND, eds. *Flax: the Genus Linum*. Taylor and Francis. London, UK, pp. 320-336. eBook ISBN: 9780429205859
- Pérez-Farrera MÁ, Martínez-Camilo R, Martínez-Meléndez N, Farrera-Sarmiento O, Maza-Villalobos S. 2012. Listado florístico del Cerro Quetzal (Polígono III) de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. *Botanical Sciences* **90**: 113-142. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.479>
- Peterson AT, Nyári AS. 2008. Ecological niche conservatism and pleistocene refugia in the thrush-like mourner, *Schiffornis* sp., in the Neotropics. *Evolution* **62**: 173-183. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00258.x>
- Peterson AT, Papes M, Soberón J. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* **213**: 63-72. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>
- Peterson AT, Soberón JJ, Sánchez-Cordero V. 1999. Conservatism of ecological niche in evolutionary time. *Science* **285**: 1265-1267. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.285.5431.1265>

- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M, Araújo MB. 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Nueva Jersey, USA: Princeton University Press. eBook ISBN: 9780691136882
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* **190**: 231-259. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips SJ, Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* **31**: 161-175. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- Plissock P, Fuentes-Castillo T. 2011. Modelación de la distribución de especies and ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande* **48**: 61-79. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0718-34022011000100005>
- Pyron RA, Burbrink FT. 2009. Can the tropical conservatism hypothesis explain temperate species richness patterns? An inverse latitudinal biodiversity gradient in the New World snake tribe Lampropeltini. *Global Ecology Biogeography* **18**: 406-415. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00462.x>
- QGIS Development Team. 2023. QGIS Geographic Information System, Versión 3.22.14. Open Source Geospatial Foundation Project. <https://qgis.org>
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Rogers CM. 1968. Yellow-flowered species of *Linum* in Central America and western North America. *Brittonia* **20**: 107-135. DOI: <https://doi.org/10.2307/2805615>
- Rogers CM. 1969. Relationships of the North American species of *Linum* (flax). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **96**: 176-190. DOI: <https://doi.org/10.2307/2483331>
- Ruiz-Sánchez E, Ornelas FJ. 2014. Phylogeography of *Liquidambar styraciflua* (Altingiaceae) in Mesoamerica: Survivors of a Neogene widespread temperate forest (or cloud forest) in North America? *Ecology and Evolution* **4**: 311-328. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.938>
- Rzedowski J. 2006. *Vegetación de México*. DF, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. ISBN: 968-18-0002-8
- Sales LP, Hayward MW, Loyola R. 2021. What do you mean by “niche”? Modern ecological theories are not coherent on rhetoric about the niche concept. *Acta Oecologica* **110**: 103701. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103701>
- Sánchez-Fernández D, Lobo JM, Abellán P, Millán A. 2011. Environmental niche divergence between genetically distant lineages of an endangered water beetle. *Biological Journal of the Linnean Society* **103**: 891-903. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01668.x>
- Shao YZ, Chen Y, Zhang XC, Xiang QP. 2020. Species delimitation and phylogeography of *Abies delavayi* complex: Inferred from morphological, molecular, and climatic data. *Journal of Systematics and Evolution* **58**: 234-246. DOI: <https://doi.org/10.1111/jse.12500>
- Schluter D. 2001. Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 372-380. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02198-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02198-X)
- Schoener TW. 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* **51**: 408-418. DOI: <https://doi.org/10.2307/1935376>
- Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* **10**: 1115-1123. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- Soberón J, Peterson AT. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* **2**: 1-10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Sosa V, Dávila P. 1994. Una evaluación del conocimiento florístico de México. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **81**: 749-757. DOI: <https://doi.org/10.2307/2399919>
- Struck TH, Feder JL, Bendiksby M, Birkeland S, Cerca J, Gusarov VI, Kistenich S, Larsson KH, Liow LH, Nowak MD, Stedje B, Bachmann L, Dimitrov D. 2018. Finding evolutionary processes hidden in cryptic species. *Trends in Ecology & Evolution* **33**: 153-163. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.11.007>

- Suárez-Mota ME, Villaseñor JL, López-Mata L. 2015. Ecological niche similarity between congeneric Mexican plant species. *Plant Ecology and Evolution* **148**: 318-328. DOI: <https://doi.org/10.5091/pecevo.2015.1147>
- Suárez-Mota ME, Villaseñor JL, Ramírez-Aguirre MB. 2018. Sitios prioritarios para la conservación de la riqueza florística y el endemismo de la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana* **124**: 1-28. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm124.2018.1296>
- Thiers B. 2025+. Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium.
- Tork DG, Anderson NO, Wyse DL, Betts KJ. 2019. Domestication of perennial flax using an ideotype approach for oilseed, cut flower, and garden performance. *Agronomy* **9**: 707-722. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy9110707>
- Touré A, Xu XM. 2010. Flaxseed lignans: source, biosynthesis, metabolism, antioxidant activity, bio-active components, and health benefits. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety* **9**: 261-269. <https://doi.org/10.1111/j.1541-4337.2009.00105.x>
- Vásquez-Cortés V. 2013. *Estructura, composición y diversidad arbórea en áreas de manejo forestal de Ixtlán de Juárez, Oaxaca*. BSc Thesis. Universidad de la Sierra Juárez. Oaxaca.
- Villaseñor JL. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **87**: 559-902. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>
- Warren DL, Richard EG, Turelli M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* **62**: 2868-2883. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Wiens JJ, Graham CH. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **36**: 519-539. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>
- Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, Anacker BL, Buckley LB, Cornell HV, Damschen EI, Davies TJ, Grytnes J-A, Harrison SP, Hawkins BA, Holt RD, McCain M, Stephens PR. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology letters* **13**: 1310-1324. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>
- Yang Z, Rannala B. 2014. Unguided species delimitation using DNA sequence data from multiple loci. *Molecular Biology and Evolution* **31**: 3125-3135. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msu279>
- Zheng H, Fan L, Milne RI, Zhang L, Wang Y, Mao K. 2017. Species delimitation and lineage separation history of a species complex of aspens in China. *Frontiers in Plant Science* **8**: 375. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00375>

Editor de sección: Salvador Arias

Contribución de autores: MAMP, realizó los análisis, compiló la base de datos, examinó los especímenes, escribió el artículo; MBH, conceptualizó el trabajo, validó los análisis, escribió y editó el artículo; LLM, revisó y validó los análisis, redacción de resultados; ASEM, revisó los modelos de distribución, contribuyó a la redacción. Todos los autores revisaron la versión final del manuscrito.

Entidades financiadoras: Esta investigación fue financiada por la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación a través de la beca para estudios de Maestría otorgada a la primera autora (M.A.M.-P.-SECIHTI-1266065) y por el Colegio de Postgraduados mediante los recursos fiscales de la autora de correspondencia (M.B.-H.-COLPOS-E01-58-02).

Conflictos de interés: Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses, ni financiero ni personal, en la información, la presentación de datos ni los resultados de este artículo.