

Artículo de revisión

Patrones de riqueza de especies y conservadurismo filogenético del nicho ecológico en la Zona de Transición Mexicana: evidencia y herramientas para su estudio

Species richness patterns and phylogenetic ecological niche conservatism in the Mexican Transition Zone: evidence and tools for their study

Viridiana Lizardo ^a, Adriana Ruggiero ^b
y Juan J. Morrone ^{a, *}

^a Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología Evolutiva, Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 Ciudad de México, México

^b Universidad Nacional del Comahue, Instituto de Biodiversidad y Medio Ambiente (INIBIOMA - CONICET), Laboratorio Ecotono, Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 San Carlos de Bariloche, Argentina

* Autor de correspondencia: morrone@ciencias.unam.mx (J.J. Morrone)

Recibido: 7 julio 2023; aceptado: 19 septiembre 2024

Resumen

Los patrones de riqueza resultan de la superposición geográfica de los nichos ecológicos de múltiples especies. El conservadurismo filogenético del nicho ecológico y la dispersión son procesos esenciales para entender patrones geográficos en la riqueza de especies. Aquí actualizamos la teoría del ensamble biótico en la Zona de Transición Mexicana (ZTM) incorporando al concepto de conservadurismo filogenético de nicho ecológico. La teoría del ensamble biótico de la ZTM recurre al concepto de cenocrón (i.e., conjunto de linajes de una misma afinidad biogeográfica que comparten una misma historia y tiempo de dispersión) para explicar gradientes en la riqueza de especies. Revisamos los fundamentos del conservadurismo filogenético de nicho ecológico, los postulados de la teoría del ensamble biótico de la ZTM y su relación con otras hipótesis propuestas para explicar los gradientes geográficos de riqueza de especies, con el fin de comparar las predicciones que se derivan para la ZTM. Ofrecemos una guía de posibilidades metodológicas para evaluar el conservadurismo filogenético del nicho ecológico aplicando el método comparativo filogenético. Incluimos una breve descripción de las técnicas y software disponibles, cómo ingresar los datos necesarios y otros requisitos para su implementación, y mostramos ejemplos de aplicación en la ZTM.

Palabras clave: Cenocrones; Ecología evolutiva; Método comparativo filogenético; Riqueza de especies; Señal filogenética

Abstract

Richness patterns result from the geographic overlap of multiple species' ecological niches. Phylogenetic niche conservatism and dispersal are essential processes for understanding species richness patterns. We update the theory on the biotic assembly of the Mexican Transition Zone (MTZ) by including the phylogenetic niche conservatism concept. This theory refers to the concept of cenocron (pool of lineages of the same biogeographic affinity, sharing the same history and time of dispersal) to explain species richness gradients. We review the phylogenetic niche conservatism foundations, the statements of the MTZ theory on biotic assembly, and their relationship to other hypotheses proposed to explain geographical richness gradients to compare the predictions derived for the MTZ gradients. We present a guide of methodological possibilities to assess phylogenetic niche conservatism by applying the phylogenetic comparative method. We provide an overview of the available techniques and software, how to input the data and other requisites for their implementation and show examples of their application in the MTZ.

Keywords: Cenocrons; Evolutionary ecology; Phylogenetic comparative method; Species richness gradients; Phylogenetic signal

Introducción

La variación geográfica de la riqueza de especies muestra patrones geográficos consistentes entre diferentes grupos taxonómicos y regiones geográficas (Rosenzweig, 1995; Worm y Tittensor, 2018). Existe consenso sobre la importancia de considerar el nicho ecológico de las especies para explicar los gradientes geográficos en su riqueza. Estos gradientes resultan de la superposición de los nichos ecológicos de las especies y su dinámica a través del tiempo (Pellisier et al., 2018; Pigot et al., 2016). El conservadurismo filogenético de nicho ecológico ha sido propuesto como proceso clave para explicar los patrones de diversificación y la variación espacial en la riqueza de especies a escala global (Cooney et al., 2016; Diniz-Filho, 2023; Hawkins et al., 2006, 2007).

Los gradientes geográficos en la riqueza de especies surgen de la superposición de las distribuciones geográficas de las especies. Dichos gradientes son abstracciones de la realidad que representan la presencia de especies coexistentes en un contexto geográfico y muestran relaciones complejas con el nicho ecológico (Gaston, 2009; Soberón, 2007). Específicamente, la distribución geográfica de las especies está influenciada por su nicho fundamental, definido como el conjunto completo de variables ambientales o escenopoeíticas (*sensu* Hutchinson, 1957) en las cuales los organismos pueden sobrevivir y reproducirse (Soberón, 2007). El nicho fundamental no corresponde exactamente al área de distribución geográfica, dado que aquel es inasequible y solo puede determinarse experimentalmente para cada especie. El área de distribución geográfica de una especie refleja su nicho realizado (*sensu* Hutchinson, 1957) en un espacio geográfico existente, i.e., es un subconjunto de condiciones de su nicho fundamental luego de considerar el efecto de las interacciones bióticas (Peterson et al., 2011; Soberón y

Nakamura, 2009). Aunque el área de distribución cambie, el nicho fundamental tiende a mantenerse a través del tiempo (Wiens y Graham 2005), por lo que especies con relaciones filogenéticas cercanas tienden a tener nichos ecológicos más similares que especies con relaciones filogenéticas más distantes (Wiens y Donoghue, 2004). El conservadurismo filogenético del nicho ecológico fundamental implica que las tolerancias ecológicas de las especies se conservan a través del tiempo evolutivo (Losos, 2008a; Wiens et al., 2010), limitando a los linajes para colonizar áreas ecológicamente contrastantes (Crisp et al., 2009; Wiens et al., 2010), es decir, que existen restricciones a largo plazo que afectan las posibilidades de distribución de las especies (Martínez-Meyer et al., 2004). De esta manera, el nicho fundamental influye sobre las distribuciones geográficas y, en consecuencia, sobre la variación espacial en la riqueza e identidad de las especies coexistentes y sus patrones biogeográficos (Algar et al., 2009; Giehl y Jarenkow, 2012; Wiens, 2011).

Un primer objetivo de nuestro trabajo es discutir la importancia de incorporar el concepto de conservadurismo filogenético del nicho al estudio de los gradientes de riqueza de especies que componen la biota de las montañas mexicanas. Esto representa una actualización de la teoría del ensamble biótico de la Zona de Transición Mexicana (ZTM) propuesta por Halfpter (1962, 1964, 1976, 1978, 1987) y Halfpter et al. (1995), sintetizada en Halfpter y Morrone (2017) y Morrone (2020a), y referida en este trabajo como teoría de la ZTM. Esta teoría propone que la distribución de linajes neárticos y neotropicales en la ZTM está vinculada, tanto con las condiciones climáticas actuales, como con sus distribuciones ancestrales. Esto último se debe a un fenómeno reconocido en la teoría de la ZTM que fue denominado memoria biogeográfica (Lobo, 2007) o inercia ecológica (Halfpter y Morrone, 2017), lo cual implica que organismos que comparten

un ancestro común tienen alta probabilidad de heredar una misma forma de vida. Por lo tanto, las adaptaciones ecofisiológicas de los ancestros y las condiciones climáticas que existían en el tiempo y área de origen de los ancestros son importantes para explicar los patrones actuales de distribución geográfica de las especies (Lobo, 2024; Martín-Piera et al., 1992).

Halfpfer et al. (1995) propusieron que una síntesis de los patrones de distribución de la ZTM sería posible si se contara con suficientes datos georreferenciados y una cantidad razonable de información sobre las afinidades biogeográficas para diferentes grupos de especies. Sin embargo, aun contando con esta información, la síntesis resulta compleja debido a la falta de integración entre los términos, métodos y enfoques que comúnmente usan los ecólogos y los biogeógrafos evolutivos (Halfpfer, 1991; Warren et al., 2014; Wiens, 2011; Wiens y Donoghue, 2004). Aquí proponemos establecer un puente conceptual para la integración de ambas disciplinas relacionando conceptos utilizados por los biogeógrafos evolutivos (i.e., memoria biogeográfica o inercia ecológica) con el concepto equivalente de conservadurismo filogenético de nicho ecológico. Por otra parte, describimos y comparamos las predicciones derivadas de hipótesis alternativas al conservadurismo filogenético de nicho ecológico para explicar los patrones de riqueza y distribución geográfica de especies en la ZTM.

En las últimas décadas se ha avanzado mucho en la integración del conservadurismo filogenético de nicho ecológico con los procesos y mecanismos universales que controlan el ensamble de la riqueza de especies y generan los patrones de diversidad (Pontarp et al., 2019). Sin embargo, aún existen desafíos metodológicos para su estudio (Cooper et al., 2010). Por lo tanto, un segundo objetivo de esta contribución es aportar una lista de posibilidades metodológicas para el estudio del conservadurismo filogenético de nicho ecológico y su relación con los gradientes geográficos en la riqueza de especies en la ZTM desde la perspectiva del método comparativo filogenético (*sensu* Harvey y Pagel, 1991).

Cabe aclarar que el presente trabajo no representa una revisión exhaustiva de la literatura sobre la relación entre el conservadurismo filogenético de nicho ecológico y los patrones de riqueza de especies. En cambio, nos concentraremos en la revisión de trabajos seleccionados como ejemplos útiles para mostrar la importancia de incorporar el concepto de conservadurismo filogenético de nicho ecológico al estudio de los patrones de riqueza y la biogeografía de la ZTM. En este contexto, incluimos los artículos más citados en el campo, revisiones previas y algunos estudios de caso que nos permiten revisar los fundamentos del concepto de nicho ecológico, el

conservadurismo filogenético de nicho ecológico y su relación con los procesos que determinan los patrones de diversidad en la ZTM. Finalmente, para complementar nuestra propuesta, incluimos una guía práctica para evaluar el conservadurismo filogenético de nicho ecológico desde la perspectiva del método comparativo filogenético. Además, ofrecemos una breve descripción de técnicas y softwares disponibles, los requisitos para su implementación, cómo incluir características del nicho ecológico en estos estudios y ejemplos de aplicación en la ZTM.

¿Qué es el conservadurismo filogenético de nicho ecológico?

El conservadurismo filogenético de nicho ecológico es la tendencia de las especies a retener características ecológicas ancestrales a través del tiempo (Wiens y Graham, 2005), siendo los nichos más parecidos cuanto mayor sea la relación filogenética debido a la falta de procesos determinísticos que afecten la evolución de sus caracteres (Losos, 2008a). Es decir, el conservadurismo filogenético de nicho ecológico es la retención del nicho ancestral, que se infiere que se encontraba el antecesor del grupo de estudio. El objetivo al estudiar el conservadurismo filogenético de nicho ecológico no es simplemente detectar este fenómeno, pues los nichos ecológicos siempre tendrán algo de conservadurismo (Wiens y Graham, 2005), aunque no en todos los linajes, ni respecto de todas las variables ambientales, temporales o filogenéticas (Cooney et al., 2016; Losos, 2008a; Stigall, 2014). Una discusión profunda sobre la prevalencia de este fenómeno excede el objetivo de este trabajo (ver discusión en Losos [2008a, b] y Wiens [2008]). Aquí presentamos una breve recapitulación de las conclusiones relacionadas con el conservadurismo filogenético de nicho ecológico.

El conservadurismo filogenético de nicho ecológico es un patrón, no un proceso. Por requerir explicaciones causales en lugar de proporcionarlas (Wiens et al., 2010), el conservadurismo filogenético de nicho ecológico representa la impresión de eventos históricos sobre la filogenia (Losos, 2008a). Originalmente, Harvey y Pagel (1991) sugirieron que el conservadurismo filogenético de nicho ecológico es un patrón adaptativo producido por la adyacencia de nichos ecológicos similares. Aun así, la discusión sobre si es un patrón o un proceso ha sido extensa (Crisp y Cook, 2012; Losos, 2008a, b; Wiens, 2008; Wiens y Graham, 2005), principalmente porque el concepto también puede usarse como explicación causal de otros patrones, como el gradiente latitudinal en la riqueza de especies (Wiens y Donoghue, 2004).

El conservadurismo filogenético de nicho ecológico se refiere al nicho ecológico fundamental grinnelliano. La palabra nicho se ha utilizado con múltiples significados (Chase y Leibold, 2004); sin embargo, en el contexto del conservadurismo filogenético de nicho ecológico, se refiere al nicho grinnelliano (Soberón y Nakamura, 2009), que puede ser definido sobre una escala espacial de resolución gruesa a partir de considerar variables escenopoéticas o ambientales de tipo abiótico. El nicho ecológico puede ser caracterizado por su posición, tamaño y forma (Carscadden et al., 2020; Peterson et al., 2011). Vale la pena mencionar que algunas publicaciones evalúan atributos funcionales en el estudio del conservadurismo filogenético del nicho ecológico de las especies (Ackerly, 2009; Losos, 2008a; Starko et al., 2020), lo cual se aproximaría más al nicho eltoniano (Peterson et al., 2011).

El estudio del conservadurismo filogenético de nicho ecológico es un tema muy ligado al modelado de nicho. Por ello, es útil entender las representaciones de los distintos tipos de nichos ecológicos y su relación con la distribución geográfica en el diagrama BAM, que representa una abstracción del espacio geográfico (fig. 1, Soberón y Peterson, 2005). El nicho fundamental (A en la fig. 1) es la región que contiene el conjunto total de condiciones ambientales en que la especie responde con una tasa de incremento poblacional positiva (Soberón, 2007). El subconjunto de condiciones ambientales del nicho fundamental que existen en un espacio geográfico accesible para la especie (M en la fig. 1) en un tiempo dado se denomina nicho existente. El subconjunto de condiciones ambientales del nicho existente que se superponen con condiciones bióticas favorables (B en la fig. 1) se denomina nicho realizado (B \cap A) y define el área geográfica ocupada por la especie (G_O = área ocupada en fig. 1). Los resultados de los ejercicios de modelado de nicho ecológico que aplican un enfoque correlativo generan predicciones en el espacio ambiental que reflejan una situación intermedia entre el nicho fundamental y el nicho existente. Estas predicciones proyectadas en el espacio geográfico representan condiciones de “idoneidad” climática para la presencia de la especie, ésto es, su área geográfica potencial ($G_O + G_I$ en la fig. 1).

En teoría, el conservadurismo filogenético de nicho ecológico se refiere a los cambios lentos o retención de la posición, tamaño o forma del nicho fundamental a lo largo del tiempo evolutivo, pues los cambios en el nicho realizado pueden deberse a causas ecológicas (e.g., dispersión, interacciones bióticas; Soberón y Nakamura, 2009). Sin embargo, para poner a prueba hipótesis sobre conservadurismo filogenético de nicho ecológico se analizan las distribuciones geográficas de las especies

que, en realidad, son un reflejo del nicho realizado (Soberón y Nakamura, 2009).

Los estudios sobre conservadurismo filogenético del nicho ecológico que se centran en las variables climáticas predictoras de la idoneidad de hábitat y la distribución geográfica de una especie se refieren al nicho ecológico fundamental de tipo grinnelliano. A este mismo nos referimos aquí en todas las menciones al nicho, a menos que se indique lo contrario. No obstante, otras publicaciones pueden referirse a dicho nicho como nicho abiótico, nicho climático o nicho ambiental.

Las causas del conservadurismo filogenético de nicho ecológico son procesos micro y macroevolutivos. Los procesos microevolutivos, como la mutación, la dispersión, el flujo génico y la deriva, cambian las frecuencias alélicas, lo que a su vez modifica los caracteres fenotípicos de las especies y su nicho ecológico (Crisp y Cook, 2012). El conservadurismo filogenético de nicho ecológico asume que dichos caracteres cambian lentamente, debido a la falta de variabilidad genética (Wiens y Donoghue, 2004; Wiens y Graham, 2005). La importancia de la dispersión se relaciona con la tendencia de las especies a rastrear las condiciones ambientales adyacentes geográfica y ambientalmente a su nicho (Harvey y Pagel, 1991). Por este motivo, la respuesta principal de una especie ante la modificación de las condiciones ambientales es la dispersión y no la adaptación (Lobo, 2007). Como consecuencia de la dispersión, las poblaciones se aislan y se modifica el flujo génico, resultando en especiación alopátrida y peripátrida. Finalmente, la deriva es considerada la hipótesis nula del conservadurismo filogenético de nicho ecológico (Crisp y Cook, 2012), dado que bajo condiciones de deriva los cambios observables en atributos del nicho no se deben a fuerzas externas como la adaptación. En este contexto, se asume que un carácter evoluciona siguiendo un modelo de movimiento browniano que resulta en una radiación no adaptativa basada en especiación alopátrida (ver Wiens et al. [2006, 2010] y Crisp y Cook [2012] para una discusión más detallada). Aunque existen otros modelos de evolución de carácter que podrían resultar en conservadurismo filogenético de nicho ecológico, su tratamiento excede los objetivos de nuestro trabajo (ver Cooper et al. [2010] para una discusión). Aquí basta decir que es necesario considerar aquel modelo que se ajuste mejor a los datos e hipótesis asociadas antes de poner a prueba la presencia de conservadurismo filogenético de nicho (Cooper et al., 2010).

El nicho ecológico define el contexto ambiental en que ocurre la evolución de las especies (Holt, 2009). A su vez, la combinación de los factores ambientales y geográficos que lo delimitan (bióticos, abióticos y de movimiento, fig. 1), pueden covariar con cambios macro y

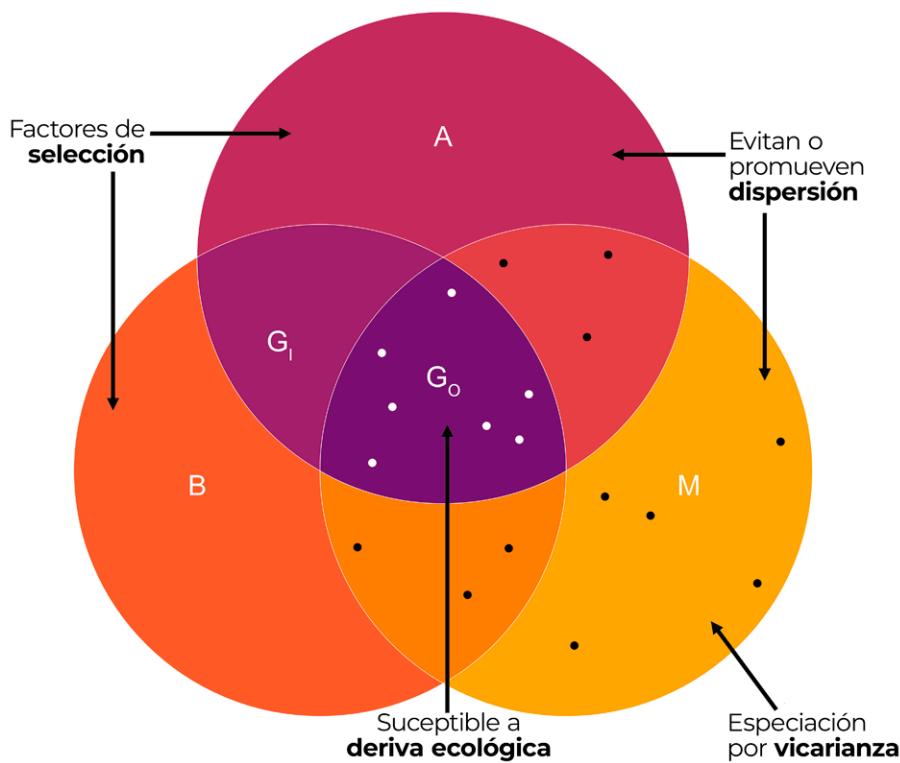


Figura 1. Modificación del diagrama BAM que representa una abstracción del espacio geográfico (Soberón y Nakamura, 2009). El conjunto A corresponde a la región con las condiciones abióticas adecuadas para la supervivencia y reproducción de la especie, ésto es, su nicho fundamental; el conjunto B corresponde a las regiones donde las interacciones bióticas son favorables; el conjunto M es la región a la que la especie tiene acceso. El área ocupada por la especie es G_o , mientras que G_l es el área disponible. Los puntos blancos son puntos de presencia y los negros son ausencias verdaderas. Se añaden los procesos claves en la generación de gradientes de riqueza (Pontarp et al., 2019): 1) la deriva ecológica representa la variación estocástica de las tasas de natalidad y muerte de las poblaciones, que afecta la abundancia en el G_o ; 2) la selección, incluye el efecto de los factores bióticos (B) y abióticos (A) en la supervivencia y reproducción de los individuos; 3) la dispersión está influenciada por la estructura espacial y ambiental del área accesible (M) que permite a los individuos colonizar nuevos territorios; 4) la especiación causada por vicarianza está relacionada con la modificación o creación de barreras geográficas en el área accesible (M).

microevolutivos. Los factores bióticos y abióticos pueden ser causa de selección, mientras que las condiciones ambientales y barreras geográficas limitan la dispersión, y la especiación por vicarianza está dada por las barreras geográficas (fig. 1).

Por definición, la condición mínima para que ocurra el conservadurismo filogenético de nicho ecológico es que el nicho tiene que ser heredable (Crisp y Cook, 2012). Existen trabajos teóricos que consideran al nicho ecológico como un carácter heredable (Jablonski, 1987), que puede evolucionar por selección natural (Holt y Gaines, 1992). Esto se apoya en que las características del nicho ecológico están definidas por la fisiología de la especie (Kozak y Wiens, 2010), la cual es heredable.

Los patrones y procesos de ensamble biótico en la Zona de Transición Mexicana

La teoría de la ZTM (Halfpfer, 1962, 1964, 1976, 1978, 1987; Halfpfer y Morrone, 2017; Halfpfer et al., 1995; Morrone, 2020a) postula que el gradiente de riqueza en la ZTM es producto de la interacción entre la heterogeneidad de las condiciones climáticas en la zona, su fisiografía y la historia evolutiva de las especies que allí habitan. Esta propuesta se originó con el estudio de la distribución geográfica de escarabajos coprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae) de montaña en México y América Central (Halfpfer, 1964). El desarrollo histórico de estas ideas ha sido recapitulado en otros trabajos (Juárez-Barrera

et al., 2020; Morrone, 2015, 2020a), por lo que en esta revisión nos enfocamos en los puntos clave de la teoría y su relación con el nicho ecológico de las especies.

La teoría de la ZTM propone que el ensamble biótico de la ZTM es el resultado de la superposición de biotas temporalmente disyuntas (De Mendonça y Ebach, 2020; Halffter y Morrone, 2017; Morrone, 2020a). Estas biotas son llamadas cenocrones, definidos como grupos de taxones identificables por su origen, que comparten una historia biogeográfica y que se han dispersado sincrónicamente para luego integrarse en la ZTM (Morrone, 2020a, b; Reig, 1981). El resultado de la integración es una horobiota (figura 2A, Reig, 1981), definida como el conjunto de especies que coexisten y diversifican durante un lapso extendido. Los cenocrones son unidades evolutivas que tienen características ecológicas distintivas (fig. 2B; Lobo, 2007). En la ZTM, cada cenocrón tiene una edad y origen (fig. 2A) asignados a partir de su distribución geográfica (fig. 2B), la amplitud del nicho ecológico de cada linaje, la riqueza diferencial de especies de un linaje entre áreas o regiones, y las afinidades filogenéticas de los linajes (Juárez-Barrera et al., 2020). Como resultado, se ha propuesto que los cenocrones de la ZTM se integraron en el siguiente orden (Morrone, 2020a, fig. 2A): 1) la biota Paleoamericana, originada del Jurásico al Cretácico, es la biota holártica original de México; 2) el cenocrón del Altiplano se dispersó desde América del Sur hacia la ZTM en asociación con el Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno; 3) el cenocrón Mesoamericano de Montaña se dispersó desde América del Sur durante el Oligoceno-Mioceno, en relación con una disminución de temperatura; 4) el cenocrón Neártico se dispersó desde América del Norte, entre el Mioceno y el Pleistoceno; y 5) el cenocrón Neotropical Típico se dispersó desde América del Sur durante el Plioceno-Pleistoceno, durante el Gran Intercambio Biótico Americano (Pelegrin et al., 2018).

La teoría de la ZTM hace referencia a las características de los nichos ecológicos de cada cenocrón y su conservación a lo largo del tiempo (tabla 1). En la ZTM existen taxones endémicos restringidos a una región (Neártica o Neotropical) y taxones que han evolucionado *in situ* luego de su dispersión a la ZTM, algunos de los cuales ahora se encuentran en ambas regiones o en una diferente de la que se originaron. Según la teoría de la ZTM, el tiempo transcurrido desde la dispersión del cenocrón posibilita que los linajes pierdan la inercia ecológica o el conservadurismo filogenético de nicho ecológico, permitiendo así que se dispersen a través de la ZTM (Halffter y Morrone, 2017).

La teoría de la ZTM (Halffter, 1962, 1964, 1976, 1978, 1987; Halffter y Morrone, 2017; Halffter et al., 1995; Morrone, 2020a) propone que los cenocrones más antiguos

pierden la inercia ecológica (i.e., lo que equivale a decir que presentan evolución de nicho para adaptarse a nuevas condiciones) o tienen su distribución restringida por dicha inercia (i.e., presentan conservadurismo filogenético de nicho ecológico). Por ejemplo, las especies pertenecientes al cenocrón del Altiplano se dispersaron tempranamente desde el Neotrópico y se adaptaron a ambientes áridos y estacionales en la parte sur de la región Neártica, mientras que las especies del cenocrón Mesoamericano de Montaña se establecieron en zonas húmedas y frías en lo alto de las montañas, a pesar de tener relaciones filogenéticas con especies de tierras bajas y cálidas de América del Sur. Por otro lado, las especies del cenocrón Neártico se restringieron a los picos de las montañas, por conservar su nicho templado, mientras que las especies del cenocrón Neotropical Típico no lograron superar la barrera climática que representan las montañas, debido a que conservaron su nicho especializado en ambientes cálidos y poco variables de las tierras bajas. Aunque existen trabajos que han analizado la asociación entre los cenocrones y sus patrones de distribución (ver Morrone [2020a] para una revisión), todavía existen pocas contribuciones que hayan verificado la relación entre la distribución geográfica de los cenocrones y las predicciones acerca de su nicho ecológico (Lizardo, Escobar et al., 2024; Lizardo, García-Trejo et al., 2024). Esto refuerza la necesidad de propuestas metodológicas que integren enfoques de la ecología y la biogeografía evolutiva para el estudio de los patrones de diversidad en esta área.

El conservadurismo filogenético de nicho ecológico es útil para explicar los patrones de riqueza de especies en la Zona de Transición Mexicana

El nicho ancestral determina las áreas geográficas hacia las cuales las especies que portan los rasgos ancestrales de un clado podrían dispersarse y persistir frente a un cambio climático (Wiens y Donoghue, 2004). Si el nicho ecológico de las especies es heredable y tiende a conservarse, esto producirá una acumulación de especies coexistentes (mayor riqueza de especies) a través del tiempo en aquellas áreas geográficas con condiciones climáticas similares a aquellas de las áreas donde el linaje evolucionó inicialmente. Eventualmente, si un linaje pudiera expandirse a regiones con condiciones climáticas contrastantes, allí se observará una rápida diversificación que resultará en áreas con alta aglomeración filogenética y especies de edad reciente (Qian y Ricklefs, 2016; Qian et al., 2019; Wiens y Donoghue, 2004). La presencia de conservadurismo filogenético de nicho ecológico ha sido documentada para explicar gradientes latitudinales en la riqueza de especies en distintos grupos taxonómicos, como

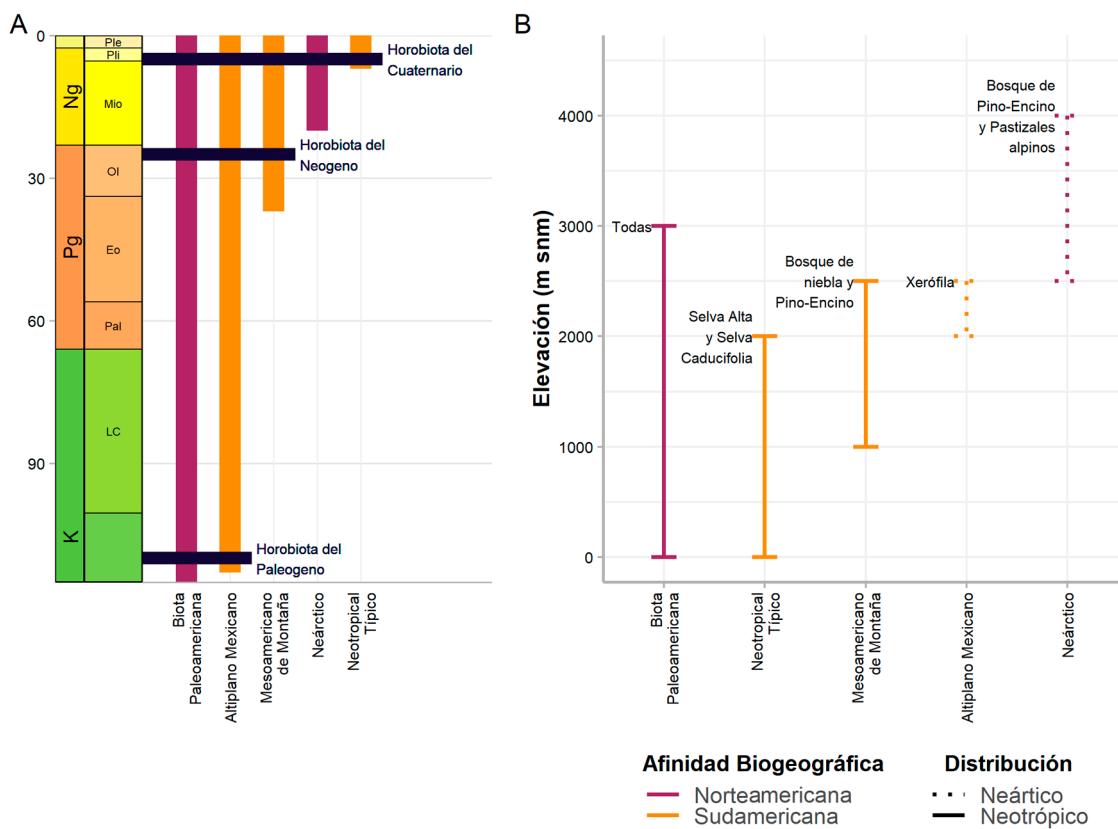


Figura 2. Desarrollo histórico y características ecológicas de los cenocrones de la Zona de Transición Mexicana. A) Representación diagramática del ensamble biótico de la ZTM, con la incorporación sucesiva de los cenocrones a la biota original (Paleoamericana) y las horobiotas resultantes (modificado de Morrone, 2020a); B) rangos altitudinales, vegetación y región donde se distribuyen los cenocrones de la ZTM (Halffter y Morrone, 2017; Halffter et al., 1995).

Tabla 1

Características de los cenocrones de la Zona de Transición Mexicana y predicciones sobre su nicho ecológico (Halffter y Morrone, 2017; Halffter et al., 1995).

| Cenocron | Predicciones | | | |
|--------------------------|----------------------------|-----------------------------|---|--------------------|
| | Factores ambientales clave | Amplitud de nicho ecológico | Conservadurismo filogenético de nicho ecológico | Señal filogenética |
| Altiplano Mexicano | Humedad | Amplio (estacionalidad) | No | Baja |
| Mesoamericano de Montaña | Humedad | Angosto (húmedo) | No | Baja |
| Neártico | Temperatura | Angosto (frío) | Sí | Alta |
| Neotropical Típico | Temperatura | Angosto (cálido) | Sí | Alta |

mamíferos (Buckley et al., 2010), aves (Hawkins et al., 2006, 2007), insectos (Chazot et al., 2021; Löwenberg-Neto et al., 2011), helechos (Hernández-Rojas et al., 2021) y angiospermas (Qian et al., 2017, 2018; Yue y Li, 2021).

De acuerdo con Halffter (1962, 1964, 1976, 1978, 1987) y Halffter et al. (1995), la identidad taxonómica de las especies en la ZTM (fig. 3) está dada por su nicho ancestral, el tiempo transcurrido desde su dispersión y su respuesta

ante el cambio de las condiciones climáticas. Bajo este marco teórico, el conservadurismo filogenético de nicho ecológico resulta crucial para explicar la composición de especies en la ZTM donde linajes de distintas antigüedades y orígenes han pasado por un intenso desarrollo *in situ* resultando en una biota compleja (Halffter, 1978, 1987; Halffter et al., 1995). La ZTM representa un escenario afectado por las múltiples fluctuaciones climáticas y cambios topográficos (Mastretta-Yanes et al., 2015), que han mantenido una alta heterogeneidad ambiental e incluye ambientes equivalentes a otros encontrados tanto en la región Neotropical como en la Neártica (fig. 3).

Hipótesis alternativas al conservadurismo filogenético de nicho ecológico: predicciones sobre los patrones de riqueza de especies en la ZTM

La teoría de la ZTM ofrece un contexto útil para analizar la interacción entre factores ecológicos y evolutivos para explicar gradientes geográficos en la diversidad. Sin embargo, se han propuesto otras hipótesis para explicar los gradientes geográficos en la riqueza de especies a escala global que pueden integrarse con la teoría de la ZTM con el fin de comparar predicciones para la riqueza de especies.

Las hipótesis propuestas para explicar los gradientes geográficos en la riqueza de especies pueden agruparse en 3 categorías no excluyentes, según enfaticen el papel de los límites ecológicos, las tasas de diversificación y el tiempo

de acumulación. La evidencia sugiere, sin embargo, que ninguno de estos factores aisladamente puede explicar por completo los patrones de diversidad a nivel global, por lo que se sugiere estudiar sus interacciones (Cerezer et al., 2022; Diniz-Filho, 2023; Fine, 2015; Machac, 2020; Pontarp et al., 2019). Desde esta perspectiva integradora, identificamos varias hipótesis que permiten derivar predicciones para la ZTM: fuera de los trópicos (Jablonski et al., 2006), archipiélagos de islas en el cielo (Love et al., 2023), estacionalidad y montañas tropicales (Janzen, 1967), cunas o museos (Stebbins, 1974; Vasconcelos et al., 2022) y tiempo de acumulación de especies (Willis, 1922).

Fuera de los trópicos. Afirma que linajes de diferentes edades y orígenes convergen en condiciones ambientales que difieren de su nicho ancestral, debido a una expansión de nicho ecológico seguida por una diversificación lenta (Jablonski et al., 2006; Qian y Ricklefs, 2016). Este patrón originaria gradientes de riqueza de especies “suavizados” (Lobo, 2007), con mayor edad y sobredispersión filogenética de las especies en ambientes contrastantes al nicho ecológico ancestral (Hawkins et al., 2014; Jablonski et al., 2006; Qian y Ricklefs, 2016; Qian et al., 2018). Se ha documentado en plantas (Bryant et al., 2008; Cavender-Bares et al., 2011; Culmsee y Leuschner, 2013; González-Caro et al., 2014; Qian, 2014), algas (Starko et al., 2020), vertebrados (Rolland et al., 2014; Hagen et al., 2021) y opiliones (Benavides et al., 2021). De acuerdo con la teoría de la ZTM, los cenocrones del Altiplano Mexicano y Mesoamericano de Montaña se comportarían de acuerdo

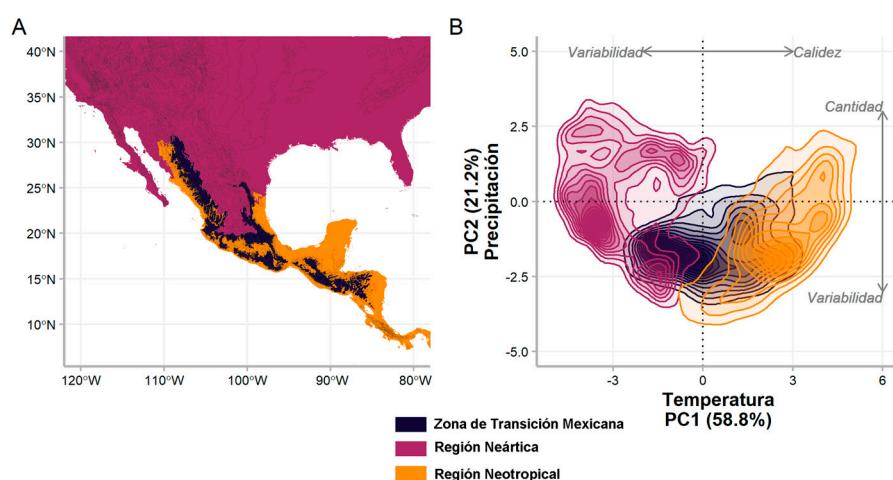


Figura 3. Zona de Transición Mexicana. A) Ubicación geográfica de la ZTM (Morrone et al., 2022) con líneas de nivel cada 300 m, incluye las provincias biogeográficas de Los Altos de Chiapas, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental y Faja Volcánica Transmexicana; B) espacio ambiental que representa la ZTM en comparación con las regiones Neártica y Neotropical, obtenida a través de un análisis de componentes principales aplicado a las 19 variables climáticas de WorldClim V.2 (Fick y Hijmans, 2017). Las dimensiones graficadas explican 80% de la variación ambiental en el área.

con esta explicación: tienen origen tropical y templado, pero se encuentran en zonas ambientales contrastantes (el del Altiplano Mexicano en zonas frías y secas, y el Mesoamericano de Montaña en zonas frías y húmedas, tabla 1). Se ha encontrado que la riqueza de especies de aves de las montañas de México y del subconjunto que pertenece al cenocrón Mesoamericano de Montaña tiene correlaciones débiles con las variables ambientales, como predice esta hipótesis (Lizardo, García-Trejo et al., 2024).

Archipiélagos de islas en el cielo. Se forman por un conjunto de picos de montañas que están rodeados por tierras bajas que limitan la dispersión y su estudio ha ayudado a entender los patrones de diversidad y especiación alopátrida (Love et al., 2023). La ZTM, en especial la Faja Volcánica Transmexicana, se considera un archipiélago de islas en el cielo (Mastretta-Yanes et al., 2015). Esta hipótesis resalta la importancia de los límites ecológicos (Pontarp et al., 2019) y la estabilidad climática (Fine, 2015). Durante las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, los valles de la ZTM han actuado como barreras o puentes impulsando procesos de colonización vertical y horizontal en respuesta a expansiones de nicho, cambios en la distribución geográfica y radiaciones adaptativas (Joaqui et al., 2021). Esto ha resultado en una alta tasa de diversificación (Quintero y Jetz, 2018), alta aglomeración filogenética (Qian et al., 2021), patrones de especiación vicariante explicados por fragmentación de hábitat debido a oscilaciones climáticas (Luna Vega et al., 1999) y estructura filogeográfica intraespecífica (Knowles, 2001).

Esta hipótesis podría asociarse con los patrones de riqueza de especies de los cenocrones Neártico y Mesoamericano de Montaña, cuyas especies se mantienen aisladas en zonas elevadas y frías. El cenocrón del Altiplano Mexicano no está aislado por la altitud, sino que corresponde a islas desérticas rodeadas de bosques. En contraste, el cenocrón Neotropical Típico se mantiene en zonas bajas.

Estacionalidad y montañas tropicales. Destaca la importancia de los límites ecológicos y la estacionalidad climática. Propone que las montañas son barreras fisiológicas más que topográficas (Ghalambor et al., 2006; Janzen, 1967), actuando como barreras severas en los trópicos donde el clima de las tierras bajas y altas contrasta más fuertemente que en zonas templadas. En zonas templadas, la variación estacional es similar al cambio gradual a lo largo del gradiente altitudinal (Muñoz y Bodensteiner, 2019). Es decir, la temporada cálida de zonas templadas o altas puede equipararse a la temporada fría de zonas tropicales. Por lo tanto, en la ZTM la migración estacional podría promover la colonización de los trópicos por linajes templados,

que podrían encontrar condiciones favorables en zonas elevadas de las montañas (Winger et al., 2014), como ocurre, por ejemplo, con el cenocrón Neártico. Además, esta hipótesis predice la coexistencia de linajes tropicales y templados en zonas de elevación intermedia (Joaqui et al., 2021). Sin embargo, el patrón de distribución geográfica del cenocrón del Altiplano Mexicano, que involucra linajes de zonas tropicales estables que se dispersan hacia regiones con variación estacional, contradice las predicciones de esta hipótesis.

Cunas o museos. Las áreas de alta diversidad se explican por la alta especiación (cunas) o la baja extinción (museos). Stebbins (1974) propuso que la estabilidad climática y la heterogeneidad ambiental promueven la especiación, aumentando con cambios climáticos abruptos en el tiempo o el espacio (Vasconcelos et al., 2022). En las cunas se produjo una radiación adaptativa como consecuencia de la alta variabilidad ambiental y heterogeneidad espacial, mientras que los museos preservan las especies debido a la uniformidad ambiental (Vasconcelos et al., 2022). Cualquier área puede ser cuna o museo, dependiendo el grupo (Jablonski et al., 2006; Stebbins, 1974) o de las variables del nicho consideradas (Vasconcelos et al., 2022). La distinción entre cunas y museos no abarca la complejidad de los procesos tras los patrones de diversidad ni provee explicaciones causales (Rull, 2020; Vasconcelos et al., 2022). Como metáfora sirve como base para entender otras propuestas, pero los análisis deberían emplear modelos más complejos.

Las tierras bajas de la ZTM son las áreas donde cunas y museos entran en contacto. Con ésto se generan ciclos continuos de radiaciones adaptativas y persistencia de linajes, promoviendo áreas de alta riqueza (Jablonski et al., 2006; Rangel et al., 2018). Por ejemplo, los cenocrones Mesoamericano de Montaña y del Altiplano Mexicano, que tienen especies recientes, coexisten con especies descendientes de linajes neotropicales antiguos. El centro sur de México es citado como un museo por Stebbins (1974), lo que coincide con la presencia del cenocrón Neotropical Típico, el cual incluye algunas especies de linajes antiguos. Por otro lado, las montañas podrían ser cunas donde hubo alta diversificación y ésto podría explicar la presencia de mayor riqueza de especies con origen reciente como se observa, por ejemplo, para el cenocrón Neártico.

Tiempo de acumulación de especies. Propone que la zona de alta riqueza de un grupo coincide con su centro de origen, asumiendo que las tasas de diversificación son estables y que las regiones diversas contienen taxones más antiguos (Machac, 2020). De esta manera, la especiación en el tiempo contribuye al incremento de la riqueza de especies (Rosenzweig, 1995), generándose así

una disparidad de la riqueza (Stephens y Wiens, 2003), con más especies en el área ancestral de un grupo. Esta hipótesis supone que la riqueza actual de especies es representativa de las condiciones ambientales presentes en la época de diversificación de un linaje (Stebbins, 1974). Este supuesto ha sido aceptado para explicar la riqueza de especies de grupos tropicales (Stephens y Wiens, 2003). Sin embargo, el área donde evolucionó inicialmente un taxón no determina la riqueza de especies (Cerezer et al., 2022), especialmente considerando las extinciones (Rosenzweig, 1995). Fine (2015) la considera una hipótesis descartada y se ha planteado que el tiempo sería una variable poco explicativa para los patrones de diversidad (Rangel et al., 2018).

La diversidad diferencial de especies de un mismo linaje entre áreas o regiones es uno de los criterios para asignar el origen y la edad de los cenocrones en las propuestas iniciales de Halffter (Juárez-Barrera et al., 2020). A partir de esta hipótesis, se propone que un género con alta riqueza en América del Norte y preferentemente distribuido en ambientes templados y fríos pertenece al cenocrón Neártico, mientras que géneros con mayor riqueza en áreas tropicales de América del Sur pertenecen a los cenocrones Neotropical Típico, del Altiplano Mexicano y Mesoamericano de Montaña.

Guía práctica para evaluar el conservadurismo filogenético del nicho ecológico en la ZTM

La integración del estudio del nicho ecológico de las especies y los métodos filogenéticos comparativos todavía es limitada. Si bien algunos autores han esgrimido fuertes críticas sobre la aplicación del método comparativo filogenético para el análisis de nichos ecológicos (Grandcolas et al., 2011), otros han considerado que esta integración constituye una oportunidad interesante (Evans et al., 2009). El método comparativo filogenético se define como el estudio analítico de especies en un contexto histórico para comprender los mecanismos que generan la diversidad de la vida (Paradis, 2014a). Cuando se realizan comparaciones de atributos a nivel interespecífico, las especies no pueden considerarse como puntos independientes en las pruebas estadísticas debido a que están relacionadas entre sí por su historia evolutiva. Si esto se ignora, se favorece la ocurrencia de un error de tipo I en los análisis estadísticos realizados a nivel interespecífico, esto es, cuando se comparan atributos del nicho ecológico entre diferentes especies (González-Voyer y Von Hardenberg, 2014). Por ello, solo las comparaciones dentro de un contexto filogenético son válidas (Felsenstein, 1985; González-Voyer y Von Hardenberg, 2014; Harvey y Pagel, 1991) y permiten separar la similitud que deriva

de una historia evolutiva compartida de aquella que es producto de evolución convergente en respuesta a la variación del ambiente.

Harvey y Pagel (1991) presentaron la primera revisión de los métodos para enfrentar este problema metodológico. Para estos autores, el término “conservadurismo filogenético de nicho ecológico” es una explicación de la similitud ecológica entre especies relacionadas filogenéticamente. Dicho fenómeno es consecuencia de la dispersión de especies preadaptadas a condiciones ambientales no ocupadas (Harvey y Pagel, 1991). Es decir, las especies son capaces de rastrear los ambientes a los que están adaptadas (Ackerly, 2009). La contribución de Harvey y Pagel (1991) sentó las bases teóricas para algunos de los métodos más comunes para evaluar el nicho ecológico.

La propuesta de estudiar el conservadurismo filogenético de nicho ecológico utilizando técnicas de modelado de nicho fue hecha por Peterson et al. (1999). Wiens y Graham (2005) propusieron al conservadurismo filogenético de nicho ecológico como un concepto integrador entre la ecología, la evolución y la biología de la conservación, y proporcionaron recomendaciones generales para su estudio. Este campo de estudio ha florecido con la disponibilidad de datos ambientales, software para modelado de nichos ecológicos (Sillero et al., 2023) y el método comparativo filogenético (Pennell et al., 2014; Revell, 2012). Se han publicado revisiones teóricas (Crisp y Cook, 2012; Losos, 2008a; Pyron et al., 2015; Qian y Ricklefs, 2016; Wiens y Donoghue, 2004; Wiens et al., 2010), metodológicas (Budic y Dormann, 2015; Cooper et al., 2010; Münkemüller et al., 2015; Warren et al., 2008) y de evidencias (Peterson, 2011). A continuación, presentamos una revisión de los métodos para evaluar el conservadurismo filogenético de nicho ecológico, analizando algunos problemas comunes, con énfasis en su relevancia para entender los patrones de riqueza de especies en la ZTM.

¿Qué se requiere para evaluar el conservadurismo filogenético de nicho ecológico?

Al ser un concepto basado en información filogenética, todas las pruebas están basadas en árboles filogenéticos, los cuales tienen que estar resueltos, tener longitud de ramas y ser ultramétricos. Dichos árboles se utilizan para comparar la evolución de los caracteres del nicho fundamental de las especies y dichos caracteres usualmente son medidas de nicho ecológico obtenidos a partir de registros de presencia. La mayoría de los métodos requiere un dato único para representar como un “carácter” el valor de una medida del nicho ecológico

para cada especie (ver ejemplos abajo). Es importante contar con estos datos que deben ser de la mejor calidad posible, pero el objetivo final no solo debe ser mapear los caracteres en la filogenia, sino poner a prueba hipótesis ecológicas y evolutivas (Crisp y Cook, 2012).

¿Con qué caracteres se evalúa el conservadurismo filogenético del nicho ecológico?

Valores puntuales. El nicho ecológico es n -dimensional (Hutchinson, 1957) y cada una de sus dimensiones se puede caracterizar por 3 atributos: óptimo, amplitud y posición (Carscadden et al., 2020), cuyo cambio lento caracteriza al conservadurismo filogenético de nicho ecológico (Soberón y Nakamura, 200). El óptimo de un nicho ecológico teóricamente representa el valor (i.e., medido sobre cada una de las dimensiones ambientales) donde las tasas de supervivencia y de reproducción alcanzan sus valores máximos (Carscadden et al., 2020; Pagel, 1999). En la práctica se pueden utilizar medidas de tendencia central (fig. 4A, Lizardo, Escobar et al., 2024; Ringelberg et al., 2024; Schnitzleer et al., 2012) o calcular el centroide a partir de un modelo elipsoidal de nicho ecológico (fig. 4B, Osorio-Olvera et al., 2020). También se ha propuesto utilizar los valores extremos, como intervalos de confianza de 95% alrededor del óptimo, para caracterizar el nicho ecológico, por ser aquellos valores los que en teoría restringen la distribución (fig. 4A, Budic y Dormann, 2015). Se ha sugerido que la amplitud derivada de dichos valores extremos sería más informativa que el óptimo (Carscadden et al., 2020). Finalmente, la posición definida como las condiciones realmente utilizadas por la especie, no es una propiedad de la especie, sino que se relaciona con la distribución de las condiciones ambientales y solo difiere del óptimo cuando una especie se encuentra en condiciones subóptimas (Carscadden et al., 2020). Dado que la posición es un concepto difícil de interpretar y no es intrínseco a la especie, no recomendamos su uso.

Métodos multivariados. El nicho ecológico es n -dimensional (Hutchinson, 1957), por lo que frecuentemente se analiza con estos métodos, en particular el análisis de componentes principales (PCA). Esto es problemático porque los componentes principales representan combinaciones lineales de variables ambientales que son difíciles de interpretar biológicamente, además de promover la sobreparametrización de los modelos de nicho. El uso de caracteres o atributos del nicho obtenidos a partir de PCA suele favorecer la detección errónea de patrones de evolución que siguen modelos “Early burst” (Uyeda et al., 2015), caracterizados por una alta tasa de diversificación inicial seguida por

estasis e interpretados usualmente como una radiación adaptativa (Harmon et al., 2010). Ante este problema, se ha sugerido utilizar otros métodos, como la escala no métrica multidimensional (NMDS; Hipp et al., 2018). Sin importar el método de análisis multivariado que se utilice, el valor a utilizar es también el óptimo, representado por la media, la amplitud o valores extremos de alguno de los ejes generados (fig. 4B). Sugerimos emplear los métodos multivariados como herramienta de visualización y analizar individualmente las variables ambientales que se incluirán en estos análisis para asegurar que no estén correlacionadas entre sí y tengan importancia biológica.

Ocupación del nicho predicho. Evans et al. (2009) propusieron utilizar los valores de idoneidad obtenidos del modelado de nicho para cuantificar la ocupación de las dimensiones climáticas y, así, obtener el valor a utilizar en la reconstrucción de carácter ancestral del nicho ecológico. Este método, llamado ocupación del nicho ecológico predicho (Predicted Niche Occupancy; Evans et al., 2009), permite integrar filogenias y los resultados de Maxent (Phillips et al., 2006). Se basa en la distribución de los valores de idoneidad de una especie respecto a los valores de una variable climática (fig. 4C), que son llamados perfiles de ocupación de nicho predicho. Este método obtiene el óptimo a partir del valor asociado a la mayor idoneidad climática y la amplitud, y los valores extremos se obtienen a partir de la distribución de la idoneidad en un intervalo de confianza dado.

Aunque se continúan proponiendo y refinando técnicas de modelado de nicho ecológico y otros criterios para su caracterización (Sillero et al., 2023), aún no existe un protocolo estandarizado para decidir qué medida del nicho ecológico utilizar en los estudios filogenéticos comparativos. Hasta entonces, es crucial definir y justificar explícitamente la decisión de la medida utilizada en cada análisis (Budic y Dormann, 2015).

Aplicación del método comparativo filogenético para evaluar el conservadurismo filogenético de nicho ecológico en la ZTM

No existe un método único para evaluar el conservadurismo filogenético del nicho ecológico. En realidad, son rutas (fig. 5) que surgen a partir de la naturaleza de la pregunta, de los datos y de las decisiones de quien investiga. Estas decisiones deben tomarse con precaución luego de evaluar los supuestos de cada análisis y la biología de los grupos estudiados (Cooper, Thomas y FitzJohn, 2016), no es aconsejable dejarse llevar por la facilidad de implementación de los análisis o la accesibilidad de datos. Las viñetas, tutoriales y el material suplementario de muchos artículos

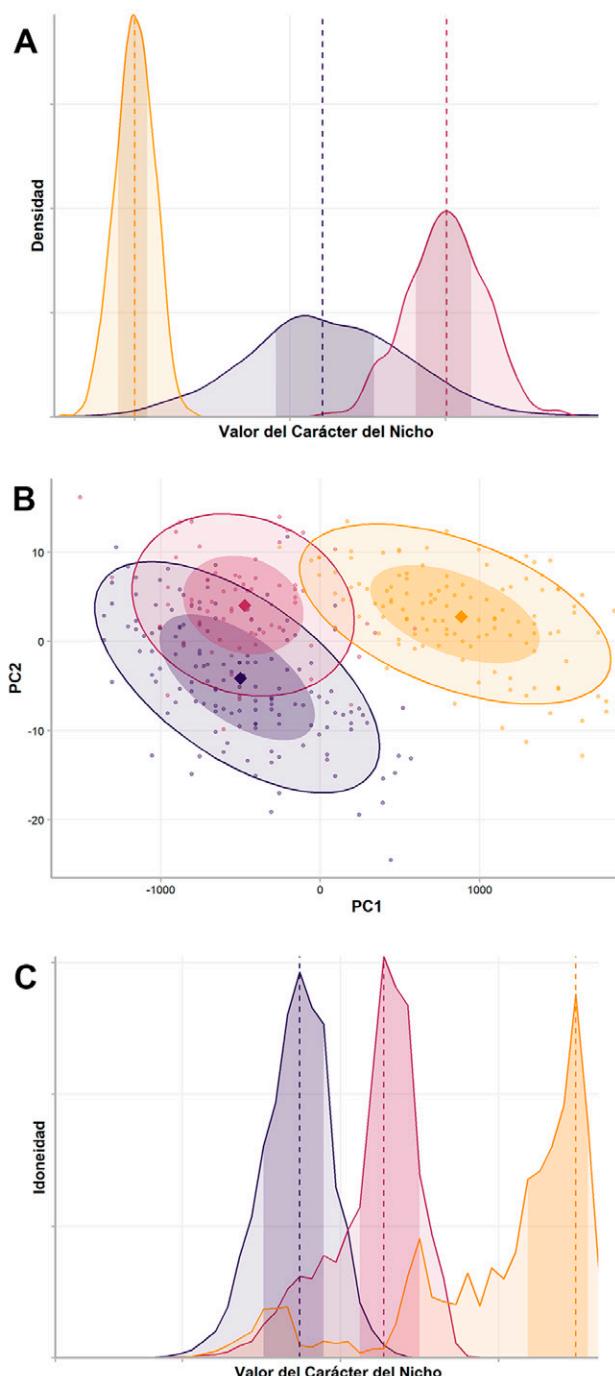


Figura 4. Diversas representaciones del nicho ecológico para evaluar el conservadurismo filogenético de un carácter del nicho. Se comparan 3 especies hipotéticas, con 50% de la distribución de datos resaltado en tonos más oscuros. En A y C, la línea punteada indica el óptimo, es decir, el valor del carácter en evaluación, en B el óptimo se muestra con un punto sólido. A) Distribución normal y unimodal del carácter del nicho, la línea punteada representando la media y el área sombreada delinea la amplitud del nicho, así como los posibles valores extremos; B) análisis de componentes principales basado en puntos de registro; el punto grande indica la media de los valores de los componentes (PC1 y PC2), esquemáticamente así también se obtiene el centroide de un nicho a partir del modelado de elipsoides; C) perfil de ocupación de nicho predicho, donde la idoneidad (obtenida a partir de algún método de modelado como Maxent) se muestra en el eje Y y el valor asociado al carácter del nicho en evaluación en el eje X; la línea punteada indica el valor del carácter donde la idoneidad es máxima.

contienen códigos computacionales con instrucciones de análisis que, aunque útiles, rara vez explican cómo interpretar o reportar los resultados o cómo comprobar el ajuste. Además, la mayoría de los tutoriales sobre métodos comparativos filogenéticos está enfocada en la comparación de caracteres morfológicos y omite la complejidad teórica que involucra analizar nichos ecológicos. Sin embargo, la lista aumenta constantemente; existe una lista actualizada con paquetes de R pertinentes para estos análisis (disponible en <https://cran.r-project.org/web/views/Phylogenetics.html>).

En este trabajo consideramos los aportes de revisiones previas focalizados en la evaluación del conservadurismo filogenético del nicho ecológico, el método comparativo filogenético (Cooper et al., 2010, 2016; Münkemüller et al., 2015), la señal filogenética (Münkemüller et al., 2012) y la integración de nichos abióticos con lo anterior para elaborar una propuesta de aplicación a los estudios de nicho y patrones de diversidad en la ZTM (Budic y Dormann, 2015). A continuación, haremos referencia a aquellas técnicas que consideramos más relevantes en este contexto.

Señal filogenética. La tendencia de las especies a parecerse más entre sí que lo esperado por el azar se denomina señal filogenética (Blomberg y Garland 2003) y entre sus métricas más populares están λ de Pagel (1999) y K de Blomberg et al. (2003). Estos índices asumen movimiento browniano como hipótesis nula del patrón de evolución de un carácter generado por conservadurismo filogenético de nicho ecológico (Crisp y Cook, 2012; Losos, 2008a; Wiens et al., 2010). Sin embargo, únicamente encontrando una señal filogenética muy cercana a 1 se puede proponer que hay conservadurismo filogenético de nicho ecológico (Cooper et al., 2010). Valores intermedios se pueden obtener por varios procesos (Budic y Dormann, 2015), mientras que la ausencia de señal filogenética podría significar que el nicho ecológico varía aleatoriamente, se encuentra en estasis (Wiens et al., 2010) o varía con una tendencia, es decir, no cumple el supuesto de evolucionar por movimiento browniano sino por Ornstein-Uhlenbeck (ambos se describen en la siguiente sección).

Implementación. Se calcula la señal filogenética para cada dimensión del nicho ecológico que sea de interés, utilizando un valor de medida del nicho por terminal (especie) en la filogenia. Se puede utilizar el paquete “phytools” (Revell, 2012) de R (R Core Team, 2021) para calcular K y λ con la función phylosig. K también se calcula con “Kcalc” del paquete “picante” (Kembel et al., 2010). Otros paquetes útiles son “adephylo” (Jombart et al., 2010) para calcular la I de Moran y C_{mean} de Abouheif y “phylosignal” (Keck et al., 2016) que calcula todos los mencionados. El número de terminales afecta el

desempeño del índice de señal filogenética (Münkemüller et al., 2012); para filogenias pequeñas (< 30 terminales, fig. 5) se recomienda utilizar λ o C_{mean} .

Ejemplo de aplicación. Tomando en cuenta los patrones de variación en la riqueza de especies de distintos cenocrones en la ZTM, se puede medir la señal filogenética en árboles de grupos de especies que han superado las barreras geográficas (e.g., cenocron del Altiplano Mexicano) vs. aquellos que no lo han hecho (e.g., cenocrones Neártico y Neotropical Típico). Por ejemplo, Lizardo, Escobar et al. (2024) encontraron ausencia de señal filogenética en el nicho térmico de la tribu Phanaeini, un grupo que contiene especies del cenocron del Altiplano Mexicano.

Ajuste a modelos macroevolutivos. Para discutir los valores de señal filogenética, primero es necesario evaluar el ajuste del carácter a un modelo evolutivo (Cooper et al., 2010), con base en conocimiento biológico y no solo en el ajuste estadístico. Una evolución de carácter ajustada a movimiento browniano es lo que esperaríamos en el caso de existir conservadurismo filogenético de nicho ecológico resultado de evolución por deriva (Crisp y Cook, 2012), es decir, fluctuaciones con dirección y magnitud aleatorias en el nicho ecológico a través del tiempo, de manera que la similitud fenotípica está relacionada con la relación filogenética (Losos, 2008a). Sin embargo, por lo general los datos empíricos tienden a ajustarse más al modelo Orstein-Uhlenbeck (OU), el cual se caracteriza por tener una tendencia (α) a un valor óptimo (o varios) (Cooper, Thomas, Venditti et al., 2016). Este modelo implica que las especies podrían evolucionar para adaptarse a condiciones ambientales específicas y mantenerse dentro de ciertos límites de variación que maximicen su aptitud en ese nicho ecológico particular. Una variación de OU, donde α tiende a infinito, es el modelo White Noise (WN). Este modelo representa variaciones aleatorias en el nicho ecológico, sin patrones deterministas claros que podrían ser el resultado de factores ambientales aleatorios no relacionados directamente con la evolución de una especie. Esto resulta en un cambio muy rápido en los valores de un carácter, independientemente de la estructura filogenética (Münkemüller et al., 2015).

La comparación entre estos 3 modelos es común para proponer deriva (movimiento browniano), selección estabilizadora (OU) o falta de señal filogenética (WN) (Hawkins et al., 2014; López-Estrada et al., 2019; Morinière et al., 2016). Es recomendable usar la comparación entre estos modelos como parte de la respuesta a una pregunta previamente establecida, el mejor ajuste a uno u otro no es concluyente para aceptar o descartar el conservadurismo filogenético de nicho ecológico. En cambio, puede ser un punto de partida para interpretar la señal filogenética ya

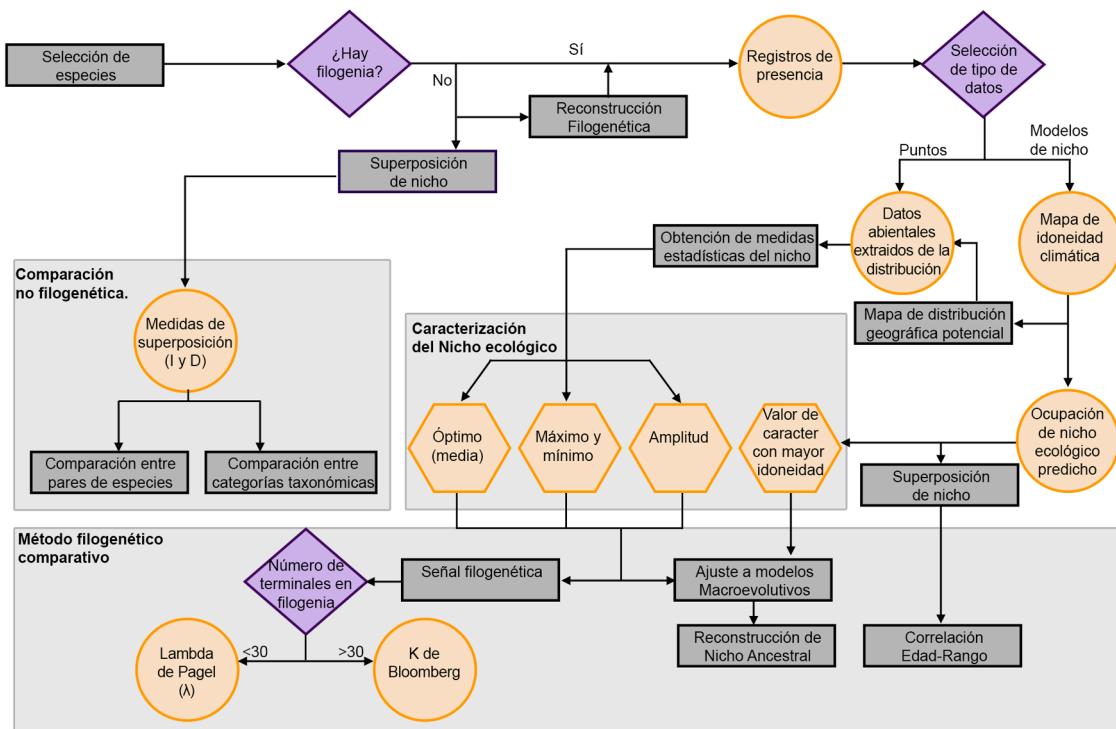


Figura 5. Diagrama de flujo con posibles enfoques y rutas metodológicas para analizar la evolución del nicho fundamental. Los rectángulos grises representan análisis, los rombos morados son situaciones donde se tienen que tomar decisiones, los círculos amarillos son datos obtenidos, los hexágonos son los valores de carácter de nicho ecológico que pueden usarse para evaluar el conservadurismo filogenético de nicho ecológico. Las vías no son excluyentes, sino que complementan la evidencia sobre el patrón de cambio en los caracteres del nicho.

que en simulaciones se pueden detectar valores espurios de señal filogenética para caracteres que evolucionan siguiendo un modelo OU de un solo óptimo y con fuertes restricciones, o con múltiples óptimos (nichos lábiles) (Münkemüller et al., 2015). Solo si el carácter sigue un modelo de movimiento browniano se puede utilizar el valor de señal filogenética como evidencia parcial de conservadurismo filogenético de nicho ecológico (Cooper, Thomas y FitzJohn, 2016).

El ajuste a modelos OU con parámetros variables es recomendable si la historia evolutiva del grupo en cuestión ha estado sujeta a cambios climáticos o si se sospecha una radiación adaptativa. En estos casos se puede poner a prueba el cambio en regímenes adaptativos (cambios en θ , es decir de óptimo), la variación de la atracción hacia el óptimo (cambios en α) o probar hipótesis específicas sobre regímenes adaptativos.

Implementación. Se calcula el ajuste de los datos que describen cada dimensión del nicho que sea de interés a modelos macroevolutivos, utilizando un valor de medida

del nicho por terminal (especie) en la filogenia. Cualquier software que analice caracteres continuos, como son los valores de características ambientales, es válido. En R (R Core Team, 2021), la función `fitContinuous` del paquete "Geiger" evalúa los modelos mencionados y algunos otros descritos (Harmon et al., 2010; Pagel, 1999). Los paquetes especializados en modelos OU, como "OUwie" y "bayou" (Uyeda y Harmon, 2014), permiten la adición de error estándar obtenido a partir de la estimación del valor de la medida de nicho para cada especie. El paquete "bayou", basado en estadística bayesiana, permite realizar ajustes a modelos OU variando parámetros con el objetivo de probar hipótesis adaptativas (Uyeda y Harmon, 2014).

Ejemplo de aplicación. La teoría de la ZTM propone la existencia de 4 cenocrones, 2 restringidos por el clima (Neotropical Típico y Neártico) y 2 adaptados a condiciones más frías que las de su nicho ancestral (del Altiplano Mexicano y Mesoamericano de Montaña). Por esto, se espera que los caracteres de taxones neárticos y neotropicales típicos se ajusten al movimiento browniano,

mientras que los taxones del Altiplano y mesoamericanos sigan un modelo OU, donde el valor óptimo ha cambiado hacia las características xéricas. Esto se ha observado en las especies de *Quercus* de México, lo que ha llevado a sugerir que han tenido 2 cambios de óptimo en sus nichos ecológicos en asociación con su diversificación en distintos hábitats del país (Hipp et al., 2018).

Reconstrucción del carácter ancestral. La reconstrucción del nicho ancestral se puede realizar si se analiza como un carácter continuo a partir del modelo de macroevolución seleccionado (Vieites et al., 2009). Estas reconstrucciones se han hecho con modelos de nicho ecológico (Vieites et al., 2009), registros de presencia (Hipp et al., 2018) y curvas de respuesta (Evans et al., 2009). Para reconstruir el estado ancestral de alguna dimensión del nicho ecológico, se requiere un dato único de medida de nicho por cada terminal (especie) en la filogenia. Estas reconstrucciones son muy sensibles al modelo macroevolutivo con el que se construyen y a sus parámetros, pero generalmente se asume movimiento browniano. A pesar de ésto, son herramientas útiles para visualizar el cambio de un carácter a lo largo de la filogenia y, en teoría, podría proyectarse el nicho ancestral sobre variables paleoclimáticas. Sin embargo, la reconstrucción de caracteres es una herramienta exploratoria y de visualización más que un análisis, ya que no ofrecen una medida de evolución o conservación del carácter.

Implementación. El paquete de R (R Core Team, 2021) más comúnmente utilizado es “phytools” (Revell, 2012), el cual incluye varias funciones que reconstruyen caracteres con máxima verosimilitud (fastAnc y anc.ML) y estadística bayesiana MCMC (anc.Bayes). Estas funciones permiten hacer reconstrucciones con movimiento browniano e “Early Burst”, y aunque también pueden hacer reconstrucciones con OU, en este caso es preferible utilizar “bayou” (Uyeda y Harmon, 2014). Se reconstruye a partir de un valor de medida del nicho por terminal (especie) en la filogenia y, en el caso de “bayou”, se puede incluir el error estándar de dicho valor. El resultado se grafica con “phytools” (Revell, 2012), mapeando el carácter sobre la filogenia con un gradiente de color (función contMap) o en un espacio bivariado con la función phylomorphospace. También se puede reconstruir el nicho ancestral con intervalos de confianza, a partir de perfiles de ocupación del nicho predicho (Evans et al., 2009) utilizando “phyloclim” (Heibl y Calenge, 2018). Si la reconstrucción tiene valores realistas e intervalos de confianza razonables, se pueden transferir los valores de los nodos sobre variables paleoclimáticas como las disponibles en el paquete “pastclim” (Leonardi et al., 2023), que contiene intervalos temporales de hasta 800,000 años antes del presente.

Ejemplo de aplicación. Una parte importante de la teoría de la ZTM son las rutas y tiempos de dispersión en relación con eventos climáticos y cambios de topografía. Al tener los valores de nicho ecológico de nodos datados y transferir sobre paleoclimas, se podrían inferir las vías de dispersión que habrían seguido las especies al rastrear el nicho ancestral.

Biogeografía paramétrica. La biogeografía paramétrica modela la historia de las distribuciones geográficas de taxones individuales en un contexto explícitamente filogenético y espacial (Ree y Sanmartín, 2009), identificando eventos como dispersión, extinción, cladogénesis y efecto fundador (Matzke, 2014). Estos métodos permiten estimar el área ancestral, donde el área ocupada por las especies es un carácter discreto definido *a priori* (Albert y Antonelli, 2017; Jablonski, 1987), lo cual es desventajoso pues solo se puede evaluar el conservadurismo filogenético de nicho ecológico a partir de áreas consideradas como equivalentes a condiciones ambientales (templado vs. tropical).

Existen varios modelos para describir la historia biogeográfica de un linaje. Dos de los más populares son el de cladogénesis-dispersión-extinción (DEC, por sus siglas en inglés; Ree y Smith, 2008; Ree et al., 2005) y el de dispersión-vicarianza (DIVA; Ronquist, 1997). Otro modelo es BayArea (Landis et al., 2013), el cual asume un modelo de tiempo continuo en que los cambios ocurren por dispersión, extinción y cladogénesis (Matzke, 2013). Esta última se da por 4 procesos: simpatría con distribuciones idénticas, simpatría con distribución en subconjunto, vicarianza y especiación por evento fundador. Los procesos anagenéticos que modifican la distribución entre dos eventos de especiación son la dispersión y la extinción. Estos métodos tienen la ventaja de modelar el movimiento y establecimiento de especies en una nueva área geográfica que deja una marca en la filogenia (Hackel y Sanmartín, 2021), lo cual podría ser aplicado al espacio ambiental. Sin embargo, no hemos encontrado publicaciones donde se aplique. Una propuesta cercana modela la dispersión de los linajes fuera del área donde actualmente tienen más riqueza de especies, encontrando que la dispersión fuera de esos “hotspots” de riqueza se asocia con un incremento en la amplitud del nicho ecológico y tasas elevadas de evolución (Skeels y Cardillo, 2017).

Implementación. No se usan características del nicho sino áreas geográficas o zonas climáticas que puedan servir como equivalente (i.e., templado vs. tropical). Como datos de entrada se requiere una filogenia datada y una matriz con la presencia-ausencia de las especies en las áreas de interés. Por limitaciones computacionales, los métodos basados en estadística bayesiana, generalmente,

pueden analizar menos de 10 áreas (Landis et al., 2013). Estos análisis se pueden realizar en R (R Core Team, 2021) con el paquete ‘BioGeoBEARS’ (Matzke, 2018), pero actualmente el paquete ha sido retirado del repositorio y carece de mantenimiento, por lo que es recomendable hacerlos con “RevBayes” (Höhna et al., 2016).

Ejemplo de aplicación. Para evaluar el conservadurismo filogenético de nicho ecológico se puede usar la zonación altitudinal como sustituto del clima. Esto fue aplicado para las Passalidae de América, donde hay 2 clados (Passalini y Proculini, Beza-Beza et al., 2021). Se encontró que los clados de distribución restringida son especialistas de las montañas (i.e., con conservadurismo de filogenético de nicho), mientras que aquellos de distribución amplia están en ambientes más variados (i.e., sin conservadurismo filogenético de nicho ecológico) y en tierras bajas de latitudes mayores, lo que puede deberse a condiciones climáticas equivalentes.

Patrones de riqueza de especies y aglomeración filogenética. Una pregunta focal en ecología y biogeografía es si los factores bióticos determinan la estructura de las comunidades y los patrones de riqueza a gran escala (Münkemüller et al., 2020; Qian y Ricklefs, 2016). Para analizar ésto, se compara el patrón de riqueza de especies observado con expectativas nulas. Por ejemplo, un valor de riqueza taxonómica o funcional menor que lo esperado por el azar indica que hay un filtro ambiental, mientras que valores más altos que lo esperado por el azar sugieren competencia por superposición de nicho ecológico (Münkemüller et al., 2020).

Qian y Ricklefs (2016) sugieren que se pueden contrastar los patrones de conservadurismo y convergencia de nicho ecológico a partir de la relación de variables ambientales con la riqueza, la edad y la aglomeración filogenética. Las especies con conservadurismo filogenético de nicho ecológico tienen correlación fuerte con características ambientales, con una edad menor y alta aglomeración filogenética en ambientes que difieren de su nicho ancestral. Cuando hay convergencia, los gradientes se suavizan o invierten (Lobo, 2007), mientras que a mayor edad (Jablonski et al., 2006; Qian et al., 2018) y dispersión filogenética (Hawkins et al., 2014; Qian y Ricklefs, 2016; Qian et al., 2018) los ambientes tienden a diferir del nicho ancestral. Este método tiene la ventaja de utilizar datos de registros de especies o modelos de distribución potencial, pero no se puede llegar a una conclusión general basándose únicamente en patrones de riqueza de especies (Münkemüller et al., 2020). Usando este método, se ha encontrado que la convergencia de nicho ecológico en angiospermas leñosas ocurre sobre gradientes altitudinales de riqueza de especies en ambientes templados a escala global, mientras que el conservadurismo filogenético de

nicho ecológico explica gradientes latitudinales de riqueza de especies en ambientes tropicales (Qian y Ricklefs, 2016; Qian et al., 2013, 2020, 2021).

Implementación. Se requiere una gradilla, a la cual se le asignan métricas de diversidad (riqueza de especies, índices de diversidad y diversidad filogenética), valores promedios de edad o longitud de ramas de las especies que contiene y métricas de aglomeración filogenética (e.g., Nearest Taxon Index, Qian y Ricklefs, 2016). Todas estas medidas se pueden obtener con los paquetes “BAT” (Cardoso et al., 2015), “picante” (Heibl y Calenge, 2018) y “phytools” (Revell, 2012) y luego se pueden correlacionar con valores de variables ambientales obtenidos para cada celda.

Ejemplo de aplicación. De acuerdo con Halffter (1964, 1978, 1987) y Halffter et al. (1995), la ZTM es un área donde los nichos ecológicos de especies del Neártico y del Neotrópico convergen, aunque las especies de dispersión más reciente tienen una distribución restringida debido a que sus nichos ecológicos son conservados. Esta hipótesis fue verificada por Lizardo, García-Trejo et al. (2024), quienes clasificaron las especies de aves en cenocrones y evaluaron la correlación de la riqueza de especies, edad, número de nodos y endemismo con variables ambientales. Los resultados indicaron que dichas variables son estadísticamente diferentes entre los cenocrones, apoyando las predicciones de la teoría de la ZTM. Además, las correlaciones de los cenocrones Neártico y Neotropical Típico con el ambiente mostraron un patrón conforme a lo esperado por el conservadurismo filogenético de nicho ecológico. Por el contrario, las correlaciones del total de especies y del cenocrón Mesoamericano de Montaña mostraron el patrón esperado por convergencia de nicho ecológico.

Superposición de nicho. Peterson et al. (1999) evaluaron el grado en que el nicho ecológico de una especie reproduce las características ecológicas de su especie hermana. Warren (2008) propuso métricas basadas en la superposición para determinar si 2 modelos de nicho ecológico son idénticos: D de Schoener e I de Hellinger. Estos coeficientes de asociación miden la similitud ecológica (Legendre y Legendre, 1998), con un valor que va de 0 (sin superposición) a 1 (las distribuciones son idénticas). Este tipo de análisis se hace a través de comparaciones entre pares de especies, por lo que su escala temporal está restringida al tiempo de separación de las especies hermanas. A esta escala, generalmente se llega a la conclusión de que las especies hermanas son más similares de lo esperado por el azar, pero rara vez son idénticas (Warren et al., 2008), recalmando la importancia de la escala temporal en la evaluación del conservadurismo filogenético de nicho ecológico (Losos, 2008a).

En las comparaciones pareadas no se usa necesariamente una filogenia. Sin embargo, Warren et al. (2008) propusieron una metodología para comparar más de 2 especies utilizando una filogenia. La primera aproximación parte de obtener una matriz de disimilitud ecológica basada en nichos ecológicos que se correlaciona con otra matriz de distancias filogenéticas entre todos los pares de especies a través de una prueba de Mantel (usada en Jaquemyn et al., 2024). La segunda consiste en correlacionar el grado de similitud de nicho ecológico con la edad de los nodos en la filogenia. Este último método, llamado correlación de edad-rango (Fitzpatrick y Turelli, 2006) intenta encontrar cambios de nicho ecológico posteriores a la especiación, bajo la hipótesis de que la superposición depende primero de la geografía de la especiación y luego se aleatoriza (Fitzpatrick y Turelli, 2006). Para ésto, se aplica un modelo de regresión lineal para medir la magnitud de la asociación (pendiente) entre el nicho ecológico (y) y la edad de separación de pares de especies (x). A partir del valor del intercepto del modelo (el valor donde x cruza el eje y) y la pendiente (que describe la magnitud de la relación entre la edad de separación de pares de especies y su nicho ecológico), es posible interpretar si hubo especiación alopátrida o competencia (Warren et al., 2008) o si existe señal filogenética en la evolución del nicho ecológico (Culumber y Tobler, 2016). Estas múltiples interpretaciones hacen problemático al método y existen métodos más directos para poner a prueba lo anterior. Además, las comparaciones focalizadas en medir la superposición de nicho entre pares de especies no tienen en cuenta la estructura filogenética, a excepción de la correlación de edad-rango.

Implementación. El cálculo de D de Schoener e I de Hellinger está disponible en el paquete “ENMtools” (Warren et al., 2010), con la función `env.overlap` y en “dismo” (Hijmans et al., 2017), con la función `nicheOverlap`. En ambos casos se requiere contar con la distribución potencial de las especies a comparar representadas como probabilidades de presencia de las especies (e.g., obtenidas a partir de Maxent (Phillips et al., 2006)), en formato ráster y que coincidan en resolución y extensión. Para realizar un ARC se utiliza el paquete “phyloclim” (Heibl y Calenge, 2018) y se aplican 3 pasos: 1) caracterizar el nicho a partir de los perfiles de ocupación de nicho predicho a partir de las capas con probabilidades obtenidas de Maxent y la capa climática de interés (que coincidan en resolución y extensión) con la función `pno`; 2) obtener métricas de superposición usando las funciones ya mencionadas, lo que permite generar una matriz de datos; y 3) a partir de la matriz se mide la correlación entre las métricas de superposición

y la edad de separación utilizando la función `age.range.correlation`.

Ejemplo de aplicación. *Phanaeus* (Coleoptera: Scarabaeidae) es un grupo modelo para el estudio de la biogeografía de la ZTM. Al comparar la similitud de los nichos ecológicos del grupo de especies *P. tridens* (Moctezuma et al., 2021), se encontró que hay poca superposición entre los nichos ecológicos de especies distribuidas adyacentemente, lo que sugiere poco conservadurismo filogenético de nicho ecológico a nivel del grupo.

Simulaciones. La forma más común de evaluar la eficacia de los métodos comparativos es por medio de simulaciones que proporcionen modelos nulos a comparar con datos reales. Las simulaciones han sido una herramienta poderosa para hacer inferencias evolutivas a partir de filogenias (Paradis, 2014b). Estas simulaciones se hacen bajo los modelos evolutivos previamente mencionados y se pueden ajustar los parámetros de acuerdo con la hipótesis a comprobar, por ejemplo, la evolución de un carácter de nicho ecológico con un valor de señal filogenética determinado (Münkemüller et al., 2015), con hipótesis de cambio de nicho ecológico en ciertos clados o simulando gradientes de riqueza de especies (Pontarp et al., 2019; Uyeda y Harmon, 2014). Por otro lado, es posible crear especies hipotéticas (Leroy et al., 2016), donde los parámetros para generarlas pueden utilizarse como “priors” para evaluar la evolución del carácter por métodos bayesianos (como en “bayou”: Uyeda y Harmon, 2014). Aunque las simulaciones para historias biogeográficas concretas y su integración con modelos de evolución de nicho ecológico no ha sido implementadas para la ZTM, estas simulaciones tienen potencial de ser útiles para medir la eficiencia de los métodos previamente descritos.

Implementación. Con el paquete “ape” (Paradis et al., 2004) se pueden simular caracteres continuos (i.e., características del nicho ecológico) con la función `rTraitCont` y árboles ultramétricos con la función `rcoal`. Otro paquete útil es “diversitree” (FitzJohn, 2012), que puede simular caracteres y árboles bajo varios modelos. Para simulaciones más complejas se puede utilizar “bayou” (Uyeda y Harmon, 2014). Hay un paquete dedicado a simular especies virtuales, llamado “virtualspecies” (Leroy et al., 2016) que puede generar distribuciones a partir de curvas de respuestas conocidas.

Ejemplo de aplicación. A partir de los patrones conocidos de vicarianza, se pueden simular filogenias con valores de nicho obtenidos por especies virtuales. Con ésto se obtendrían patrones de riqueza teóricos parecidos a los propuestos por Qian y Ricklefs (2016) para comparar con los empíricos.

Consideraciones finales

La incorporación del concepto de conservadurismo filogenético de nicho ecológico al marco de la teoría de la ZTM renueva el interés por estudiar la estructuración de su diversidad biológica desde una perspectiva integradora entre la ecología y la biogeografía histórica. Actualmente, esta integración se ve favorecida principalmente por dos factores. Por un lado, los cenocrones, postulados por la teoría de la ZTM, pueden considerarse como hipótesis evolutivas y ecológicas a partir de las cuales es posible derivar predicciones sobre los nichos ecológicos de las especies en relación con sus patrones de riqueza y distribución geográfica. En este trabajo, mostramos que la ecología ofrece varias hipótesis acerca de procesos de adaptación ecológica y dispersión para explicar los patrones de riqueza de especies, las que pueden relacionarse con las características de distintos cenocrones en la ZTM. Por otro lado, aunque muchas publicaciones sobre la ZTM donde se menciona el fenómeno del conservadurismo filogenético de nicho ecológico no realizan un análisis formal, en este trabajo mostramos una amplia variedad de posibilidades metodológicas disponibles para abordar el tema desde un enfoque cuantitativo y la aplicación del método comparativo filogenético.

Vincular el conservadurismo filogenético de nicho ecológico con la teoría de la ZTM nos acerca al objetivo de descubrir patrones generales en la naturaleza y establecer conexiones con los procesos subyacentes. No obstante, esta tarea no está exenta de desafíos. El conservadurismo filogenético de nicho ecológico y la riqueza de especies son patrones y ésto complica proponer relaciones causales directas entre ellos. En lugar de explicar un patrón con otro, se ha sugerido la importancia de teorizar sobre procesos y mecanismos (Diniz-Filho, 2023). En este sentido, la teoría de la ZTM enfatiza la importancia de la historia y la geodispersión (i.e., dispersión simultánea de linajes debido a la pérdida de una barrera) para entender el patrón de ensamble de la biodiversidad en la ZTM (Halffter, 1987; Halffter y Morrone, 2017; Morrone, 2020a, b).

La teoría de la ZTM, aunque originalmente propuesta en el contexto de la biogeografía evolutiva, se aproxima a una perspectiva general de la ecología que propone el ensamble de la biodiversidad basado en dispersión y donde la diferenciación de nicho refleja una historia promediada en el tiempo de ambientes selectivos cambiantes, a los cuales los linajes ancestrales estuvieron expuestos durante sus largas historias evolutivas (Hubbell, 2011). El hecho que G. Halffter considerara inadecuado proveer una regionalización biogeográfica “estática” de la ZTM y, en cambio, propusiera considerar faunas “fluidas” en dicha región (ver discusión en Morrone, 2020a) también es

consistente con una visión de ensamble de la biodiversidad basada en dispersión. Sin embargo, cabe enfatizar que en la teoría de la ZTM la dispersión es un proceso que ocurre a escala evolutiva (geodispersión), afectando simultáneamente a los distintos linajes que constituyen un cenocrón (Halffter, 1987; Halffter y Morrone, 2017; Morrone, 2020a).

Proponemos estudiar los patrones de riqueza y del conservadurismo filogenético de nicho ecológico en la ZTM teniendo en cuenta la naturaleza de la pregunta específica de investigación, el encuadre teórico de la teoría y la existencia de otras hipótesis que permiten derivar predicciones específicas. En un marco más general, recomendamos consultar las contribuciones de Hubbell (2001) y Diniz-Filho (2023) para una consideración de aspectos filosóficos y conceptuales pertinentes al estudio de los patrones de diversidad. Pontarp et al. (2019) ofrecen un marco teórico mecanístico útil para el estudio de gradientes de diversidad y Münkemüller et al. (2020) discuten prácticas de buen uso al inferir procesos a partir de patrones de riqueza de especies. Para aquellos estudios que consideren específicamente la integración del concepto de conservadurismo filogenético de nicho ecológico, sugerimos escoger métricas apropiadas que tengan en cuenta el trasfondo conceptual y considerar el uso de simulaciones y modelos mecanísticos para entender su relación con los patrones de diversidad. Si el estudio está basado en un grupo taxonómico o en un área geográfica determinada, es conveniente verificar las características de los datos, como la cantidad y calidad y su ajuste a modelos macroevolutivos, priorizando la comprensión de los supuestos y las limitaciones de cada análisis en relación con los datos y la pregunta de investigación.

Agradecimientos

Al Conahcyt por el financiamiento otorgado, así como al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, dentro del cual se realizó esta investigación como parte de la tesis doctoral de Viridiana Lizardo. Adriana Ruggiero agradece el financiamiento recibido a través del Programa de Estancias de Investigación (PREI) para su estancia académica en el Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”. Expresamos nuestra gratitud a Enrique Martínez Meyer, Patricia Dolores Dávila Aranda, Luis Antonio Sánchez González, Lázaro Guevara López e Isolda Luna Vega, por proponer el tema que dio origen a este ensayo. También a Isaac Emmanuel Díaz Ortega por las charlas acerca de los métodos. Finalmente, agradecemos a los 2 revisores anónimos y a la editora, Pilar Rodríguez, por los comentarios y sugerencias que enriquecieron y mejoraron este trabajo.

Referencias

- Ackerly, D. (2009). Conservatism and diversification of plant functional traits: evolutionary rates versus phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 19699–19706. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901635106>
- Albert, J. S. y Antonelli, A. (2017). Society for the Study of Systematic Biology symposium: Frontiers in parametric biogeography. *Systematic Biology*, 66, 125–127. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syx036>
- Algar, A. C., Kerr, J. T. y Currie, D. J. (2009). Evolutionary constraints on regional faunas: Whom, but not how many. *Ecology Letters*, 12, 57–65. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01260.x>
- Benavides, L. R., Pinto-da-Rocha, R. y Giribet, G. (2021). The phylogeny and evolution of the flashiest of the armored harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Systematic Biology*, 70, 648–659. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa080>
- Beza-Beza, C. F., Jiménez-Ferbans, L. y McKenna, D. D. (2021). Historical biogeography of New World passalid beetles (Coleoptera, Passalidae) reveals Mesoamerican tropical forests as a centre of origin and taxonomic diversification. *Journal of Biogeography*, 48, 2037–2052. <https://doi.org/10.1111/jbi.14134>
- Blomberg, S. P., Garland, T. e Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–745. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x>
- Bryant, J. A., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A. J., Enquist, B. J. y Green, J. L. (2008). Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 11505–11511. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801920105>
- Buckley, L. B., Davies, T. J., Ackerly, D. D., Kraft, N. J. B., Harrison, S. P., Anacker, B. L. et al. (2010). Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 2131–2138. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0179>
- Budic, L. y Dörmann, C. (2015). *Climatic niches in phylogenetic comparative studies: a review of challenges and approaches* [Preprint]. *BioRxiv*, 018796. <https://doi.org/10.1101/018796>
- Cardoso, P., Rigal, F. y Carvalho, J. C. (2015). BAT - Biodiversity Assessment Tools, an R package for the measurement and estimation of alpha and beta taxon, phylogenetic and functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 232–236. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12310>
- Carscadden, K. A., Emery, N. C., Arnillas, C. A., Cadotte, M. W., Afkhami, M. E., Gravel, D. et al. (2020). Niche breadth: Causes and consequences for ecology, evolution, and conservation. *The Quarterly Review of Biology*, 95, 179–214. <https://doi.org/10.1086/710388>
- Cavender-Bares, J., González-Rodríguez, A., Pahlich, A., Koehler, K. y Deacon, N. (2011). Phylogeography and climatic niche evolution in live oaks (*Quercus* series *Virentes*) from the tropics to the temperate zone: Live oak phylogeography and climate adaptation. *Journal of Biogeography*, 38, 962–981. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02451.x>
- Cerezer, F. O., Machac, A., Rangel, T. F. y Dambros, C. S. (2022). Exceptions to the rule: Relative roles of time, diversification rates and regional energy in shaping the inverse latitudinal diversity gradient. *Global Ecology and Biogeography*, 31, 1794–1809. <https://doi.org/10.1111/geb.13559>
- Chase, J. M. y Leibold, M. A. (2004). Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches. *Biodiversity and Conservation*, 13, 1791–1793. <https://doi.org/10.1023/B: BIO C.0000029366.24837.fc>
- Chazot, N., Condamine, F. L., Dudas, G., Peña, C., Kodandaramaiah, U., Matos-Maraví, P. et al. (2021). Conserved ancestral tropical niche but different continental histories explain the latitudinal diversity gradient in brush-footed butterflies. *Nature Communications*, 12, 5717. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-25906-8>
- Cooney, C. R., Seddon, N. y Tobias, J. A. (2016). Widespread correlations between climatic niche evolution and species diversification in birds. *Journal of Animal Ecology*, 85, 869–878. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12530>
- Cooper, N., Freckleton, R. P. y Jetz, W. (2010). Phylogenetic conservatism of environmental niches in mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 2384–2391. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2207>
- Cooper, N., Thomas, G. H. y FitzJohn, R. G. (2016). Shedding light on the ‘dark side’ of phylogenetic comparative methods. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 693–699. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12533>
- Cooper, N., Thomas, G. H., Venditti, C., Meade, A. y Freckleton, R. P. (2016). A cautionary note on the use of Ornstein–Uhlenbeck models in macroevolutionary studies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118, 64–77. <https://doi.org/10.1111/bij.12701>
- Crisp, M. D., Arroyo, M. T. K. K., Cook, L. G., Gandolfo, M. A., Jordan, G. J., McGlone, M. S. et al. (2009). Phylogenetic biome conservatism on a global scale. *Nature*, 458, 754–756. <https://doi.org/10.1038/nature07764>
- Crisp, M. D. y Cook, L. G. (2012). Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes? *New Phytologist*, 196, 681–694. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04298.x>
- Culmsee, H. y Leuschner, C. (2013). Consistent patterns of elevational change in tree taxonomic and phylogenetic diversity across Malesian mountain forests. *Journal of Biogeography*, 40, 1997–2010. <https://doi.org/10.1111/jbi.12138>
- Culumber, Z. W. y Tobler, M. (2016). Ecological divergence and conservatism: spatiotemporal patterns of niche evolution in a genus of livebearing fishes (Poeciliidae: *Xiphophorus*). *BMC Evolutionary Biology*, 16, 44. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0593-4>
- De Mendonça, L. H. y Ebach, M. C. (2020). A review of transition zones in biogeographical classification. *Biological Journal*

- of the Linnean Society, 131, 717–736. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa120>
- Diniz-Filho, J. A. F. (2023). *The macroecological perspective: theories, models and methods*. Cham, Suiza: Springer Nature. <https://doi.org/10.1007/978-3-031-44611-5>
- Evans, M. E. K., Smith, S. A., Flynn, R. S. y Donoghue, M. J. (2009). Climate, niche evolution, and diversification of the “bird-cage” evening primroses (*Oenothera*, sections *Anogra* and *Kleinia*). *The American Naturalist*, 173, 225–240. <https://doi.org/10.1086/595757>
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125, 1–15. <https://doi.org/10.1086/284325>
- Fine, P. V. A. (2015). Ecological and evolutionary drivers of geographic variation in species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 369–392. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054102>
- FitzJohn, R. G. (2012). Diversitree: comparative phylogenetic analyses of diversification in R: *Diversitree. Methods in Ecology and Evolution*, 3, 1084–1092. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00234.x>
- Fitzpatrick, B. M. y Turelli, M. (2006). The geography of mammalian speciation: Mixed signals from phylogenies and range maps. *Evolution*, 60, 601–615. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01140.x>
- Gaston, K. J. (2009). Geographic range limits of species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 1391–1393. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0100>
- Ghalambor, C. K., Huey, R. B., Martin, P. R., Tewksbury, J. J. y Wang, G. (2006). Are mountain passes higher in the tropics? Janzen’s hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, 46, 5–17. <https://doi.org/10.1093/ICB/ICJ003>
- Giehl, E. L. H. y Jarenkow, J. A. (2012). Niche conservatism and the differences in species richness at the transition of tropical and subtropical climates in South America. *Ecography*, 35, 933–943. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07430.x>
- González-Caro, S., Umaña, M. N., Álvarez, E., Stevenson, P. R. y Swenson, N. G. (2014). Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional-scale environmental gradients in northwest South America. *Journal of Plant Ecology*, 7, 145–153. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt076>
- González-Voyer, A. y Von Hardenberg, A. (2014). An introduction to phylogenetic path analysis. In L. Z. Garamszegi (Ed.), *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology* (pp. 201–229). Berlín y Heidelberg: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-43550-2_8
- Grandcolas, P., Nattier, R., Legendre, F. y Pellens, R. (2011). Mapping extrinsic traits such as extinction risks or modelled bioclimatic niches on phylogenies: Does it make sense at all? *Cladistics*, 27, 181–185. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2010.00324.x>
- Hackel, J. y Sanmartín, I. (2021). Modelling the tempo and mode of lineage dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, 36, 1102–1112. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.07.007>
- Hagen, O., Skeels, A., Onstein, R. E., Jetz, W. y Pellissier, L. (2021). Earth history events shaped the evolution of uneven biodiversity across tropical moist forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118, e2026347118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2026347118>
- Halfpfer, G. (1962). Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana*, 5, 1–17.
- Halfpfer, G. (1964). La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana*, 6, 1–108.
- Halfpfer, G. (1976). Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana*, 45, 1–64.
- Halfpfer, G. (1978). Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: El mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana*, 39, 219–222.
- Halfpfer, G. (1987). Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*, 32, 95–114. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.32.010187.000523>
- Halfpfer, G. (1991). Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 82, 195–238.
- Halfpfer, G., Favila, M. E. y Arellano, L. (1995). Spatial distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican Transition Zone and its biogeographical implications. *Elytron*, 9, 151–185.
- Halfpfer, G. y Morrone, J. J. (2017). An analytical review of Halfpfer’s Mexican transition zone, and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical regionalization. *Zootaxa*, 4226, 1–46. <https://doi.org/10.1164/zootaxa.4226.1.1>
- Harmon, L. J., Losos, J. B., Jonathan-Davies, T., Gillespie, R. G., Gittleman, J. L., Bryan-Jennings, W. et al. (2010). Early bursts of body size and shape evolution are rare in comparative data. *Evolution*, 64, 2385–2396. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01025.x>
- Harvey, P. H. y Pagel, M. D. (1991). *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Hawkins, B. A., Diniz-Filho, J. A. F., Jaramillo, C. A. y Soeller, S. A. (2006). Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography*, 33, 770–780. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01452.x>
- Hawkins, B. A., Diniz-Filho, J. A. F., Jaramillo, C. A. y Soeller, S. A. (2007). Climate, niche conservatism, and the global bird diversity gradient. *The American Naturalist*, 170, S16–S27. <https://doi.org/10.1086/519009>
- Hawkins, B. A., Rueda, M., Rangel, T. F., Field, R. y Diniz-Filho, J. A. F. (2014). Community phylogenetics at the biogeographical scale: Cold tolerance, niche conservatism and the structure of North American forests. *Journal of Biogeography*, 41, 23–38. <https://doi.org/10.1111/jbi.12171>

- Heibl, C. y Calenge, C. (2018). *phyloclim: integrating phylogenetics and climatic niche modeling*. Disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=phyloclim>
- Hernández-Rojas, A. C., Kluge, J., Noben, S., Reyes-Chávez, J. D., Krömer, T., Carvajal-Hernández, C. I. et al. (2021). Phylogenetic diversity of ferns reveals different patterns of niche conservatism and habitat filtering between epiphytic and terrestrial assemblages. *Frontiers of Biogeography*, 13, 1–16. <https://doi.org/10.21425/F5FBG50023>
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., Elith, J. y Hijmans, M. R. J. (2017). Package ‘dismo’. Disponible en: <http://cran.r-project.org/web/packages/dismo/index.html>.
- Hipp, A. L., Manos, P. S., González-Rodríguez, A., Hahn, M., Kaproth, M. et al. (2018). Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytologist*, 217, 439–452. <https://doi.org/10.1111/nph.14773>
- Höhna, S., Landis, M. J., Heath, T. A., Boussau, B., Lartillot, N. et al. (2016). RevBayes: Bayesian phylogenetic inference using graphical models and an interactive model-specification language. *Systematic Biology*, 65, 726–736. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw021>
- Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 19659–19665. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905137106>
- Holt, R. D. y Gaines, M. S. (1992). Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: Implications for the evolution of fundamental niches. *Evolutionary Ecology*, 6, 433–447. <https://doi.org/10.1007/BF02270702>
- Hubbell, S. P. (2011) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Quantitative Biology*, 22, 415–427. https://doi.org/10.1007/978-3-642-38007-5_26
- Jablonski, D. (1987). Heritability at the species level: analysis of geographic ranges of cretaceous mollusks. *Science*, 238, 360–363. <https://doi.org/10.1126/science.238.4825.360>
- Jablonski, D., Roy, K., y Valentine, J. W. (2006). Out of the tropics: Evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science*, 314, 102–106. <https://doi.org/10.1126/science.1130880>
- Janzen, D. H. (1967). Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101, 233–249.
- Jacquemyn, H., De Coensel, B., Evans, A., Wang, D. y Merckx, V. S. (2024). The relationship between phylogeny, range size, niche breadth and niche overlap in European orchids (Orchidaceae). *Journal of Biogeography*, 51, 409–421. <https://doi.org/10.1111/jbi.14769>
- Joaqui, T., Cultid-Medina, C. A., Dátilo, W. y Escobar, F. (2021). Different dung beetle diversity patterns emerge from overlapping biotas in a large mountain range of the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, 48, 1284–1295. <https://doi.org/10.1111/jbi.14075>
- Jombart, T., Balloux, F. y Dray, S. (2010). *adephylo: new tools for investigating the phylogenetic signal in biological traits*. *Bioinformatics*, 26, 1907–1909. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq292>
- Juárez-Barrera, F., Espinosa, D., Morrone, J. J., Escalante, T. y Bueno-Hernández, A. A. (2020). La complejidad biótica de la Zona de Transición Mexicana y la evolución del pensamiento biogeográfico de Gonzalo Halffter. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91, e913402. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3402>
- Keck, F., Rimet, F., Bouchez, A. y Franc, A. (2016). *phylosignal: An R package to measure, test, and explore the phylogenetic signal*. *Ecology and Evolution*, 6, 2774–2780. <https://doi.org/10.1002/ece3.2051>
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D. et al. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>
- Knowles, L. L. (2001). Did the Pleistocene glaciations promote divergence? Tests of explicit refugial models in montane grasshoppers. *Molecular Ecology*, 10, 691–701. <https://doi.org/pbidi.unam.mx:2443/10.1046/j.1365-294x.2001.01206.x>
- Kozak, K. H. y Wiens, J. J. (2010). Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification: Niche evolution and rapid diversification. *Ecology Letters*, 13, 1378–1389. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01530.x>
- Landis, M. J., Matzke, N. J., Moore, B. R. y Huelsenbeck, J. P. (2013). Bayesian analysis of biogeography when the number of areas is large. *Systematic Biology*, 62, 789–804. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syt040>
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998). *Numerical ecology (2nd English Ed)*. Amsterdam: Elsevier.
- Leonardi, M., Hallett, E. Y., Beyer, R., Krapp, M. y Manica, A. (2023). *pastclim 1.2: An R package to easily access and use paleoclimatic reconstructions*. *Ecography*, 2023. <https://doi.org/10.1111/ecog.06481>
- Leroy, B., Meynard, C. N., Bellard, C. y Courchamp, F. (2016). Virtualspecies, an R package to generate virtual species distributions. *Ecography*, 39, 599–607. <https://doi.org/10.1111/ecog.01388>
- Lizardo, V., Escobar, F., Martínez-Meyer, E. y Morrone, J. J. (2024). Adaptive shifts in Phanaeini dung beetles of the Mexican Plateau cenocron in the Mexican Transition Zone. *Zoologica Scripta*, 53, 1–10. <https://doi.org/10.1111/zsc.12656>
- Lizardo, V., García-Trejo, E. A. y Morrone, J. J. (2024). Niche conservatism and convergence in birds of three cenocrons in the Mexican Transition Zone. *PeerJ*, 12, 1–27. <https://doi.org/10.7717/peerj.16664>
- Lobo, J. M. (2007). Los ‘patrones de dispersión’ de la fauna Ibérica de Scarabaeinae (Coleoptera). En M. Zunino y A. Melic (Eds.), *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter* (pp. 159–177). Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa, Monografías 3er. Milenio M3M.

- Lobo, J. M. (2024). Hotter-is-not-better: a study on the thermal response of a winter active and nocturnal beetle. *Journal of Insect Physiology*, 153, 104602.
- López-Estrada, E. K., Sanmartín, I., García-París, M. y Zaldivar-Riverón, A. (2019). High extinction rates and non-adaptive radiation explains patterns of low diversity and extreme morphological disparity in North American blister beetles (Coleoptera, Meloidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 130, 156–168. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.09.014>
- Losos, J. B. (2008a). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, 995–1003. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x>
- Losos, J. B. (2008b). Rejoinder to Wiens (2008): Phylogenetic niche conservatism, its occurrence and importance. *Ecology Letters*, 11, 1005–1007. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01232.x>
- Love, S. J., Schweitzer, J. A., Woolbright, S. A. y Bailey, J. K. (2023). Sky islands are a global tool for predicting the ecological and evolutionary consequences of climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 54, 219–236.
- Löwenberg-Neto, P., De Carvalho, C. J. B. y Hawkins, B. A. (2011). Tropical niche conservatism as a historical narrative hypothesis for the Neotropics: a case study using the fly family Muscidae. *Journal of Biogeography*, 38, 1936–1947. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02540.x>
- Luna-Vega, I., Alcántara-Ayala O., Espinosa-Organista D. y Morrone J. J. (1999). Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography*, 26, 1299–1305. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00361.x>
- Machac, A. (2020). The dynamics of bird diversity in the New World. *Systematic Biology*, 69, 1180–1199. <https://doi.org/10.1093/SYSBIO/SYAA028>
- Martín-Piera, F., Veiga, C. M. y Lobo, J. M. (1992). Ecology and biogeography of dung-beetle communities (Coleoptera, Scarabaeoidea) in an Iberian mountain range. *Journal of Biogeography*, 19, 677–691.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A. T. y Hargrove, W. W. (2004). Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 305–314. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2004.00107.x>
- Mastretta-Yanes, A., Moreno-Letelier, A., Piñero, D., Jorgensen, T. H. y Emerson, B. C. (2015). Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography*, 42, 1586–1600. <https://doi.org/10.1111/j.1365-1254.2015.02456.x>
- Matzke, N. J. (2013). *Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing*. Berkeley: University of California.
- Matzke, N. J. (2014). Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. *Systematic Biology*, 63, 951–970. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu056>
- Matzke, N. J. (2018). nmatzke/BioGeoBEARS: BioGeoBEARS: BioGeography with Bayesian (and likelihood) Evolutionary Analysis with R Scripts (v1.1.1) [Computer software]. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.1478250>
- Moctezuma, V., Halffter, G. y Lizardo, V. (2021). The *Phanaeus tridens* species group (Coleoptera: Scarabaeoidea): A dung beetle group with genital morphological stasis but a changing ecological niche. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 61, 447–482. <https://doi.org/10.37520/aemnp.2021.025>
- Morinière, J., Van Dam, M. H., Hawlitschek, O., Bergsten, J., Michat, M. C., Hendrich, L. et al. (2016). Phylogenetic niche conservatism explains an inverse latitudinal diversity gradient in freshwater arthropods. *Scientific Reports*, 6, 26340.
- Morrone, J. J. (2015). Halffter's Mexican transition zone (1962–2014), cenocrons and evolutionary biogeography. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 53, 249–257. <https://doi.org/10.1111/jzs.12098>
- Morrone, J. J. (2020a). *The Mexican Transition Zone: a natural biogeographic laboratory to study biotic assembly*. Cham, Suiza: Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-47917-6>
- Morrone, J. J. (2020b). Biotic assembly in evolutionary biogeography: a case for integrative pluralism. *Frontiers of Biogeography*, 12.4, e48819. <https://doi.org/10.21425/F5FBG48819>
- Münkemüller, T., Boucher, F. C., Thuiller, W. y Lavergne, S. (2015). Phylogenetic niche conservatism – common pitfalls and ways forward. *Functional Ecology*, 29, 627–639. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12388>
- Münkemüller, T., Gallien, L., Pollock, L. J., Barros, C., Carboni, M., Chalmandrier, L. et al. (2020). Dos and don'ts when inferring assembly rules from diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 29, 1212–1229. <https://doi.org/10.1111/geb.13098>
- Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiessers, K. et al. (2012). How to measure and test phylogenetic signal: how to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 743–756. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x>
- Muñoz, M. M. y Bodensteiner, B. L. (2019). Janzen's hypothesis meets the Bogert Effect: Connecting climate variation, thermoregulatory behavior, and rates of physiological evolution. *Integrative Organismal Biology*, 1, 1–12. <https://doi.org/10.1093/IOB/OBY002>
- Osorio-Olvera, L., Lira-Noriega, A., Soberón, J., Peterson, A. T., Falconi, M., Contreras-Díaz, R. G. et al. (2020). ntbox: an R package with graphical user interface for modelling and evaluating multidimensional ecological niches. *Methods in Ecology and Evolution*, 11, 1199–1206. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13452>

- Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401, 877–884. <https://doi.org/10.1038/44766>
- Paradis, E. (2014a). An introduction to the phylogenetic comparative method. En L. Z. Garamszegi (Ed.), *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology* (pp. 3–18). Berlín y Heidelberg: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-43550-2_1
- Paradis, E. (2014b). Simulation of phylogenetic data. En L. Z. Garamszegi (Ed.), *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology* (pp. 335–350). Berlín y Heidelberg: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-662-43550-2_13
- Paradis, E., Claude, J. y Strimmer, K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>
- Pelegrin, J. S., Gamboa, S., Menéndez, I. y Hernández-Fernández, M. (2018). The great American biotic interchange: a paleoecological review considering Neotropical mammals and birds. *Ecosistemas*, 27, 5–17. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1455>
- Pellissier, V., Barnagaud, J., Kissling, W., Şekercioğlu, Ç. y Svenning, J. (2018). Niche packing and expansion account for species richness–productivity relationships in global bird assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 604–615. <https://doi.org/10.1111/geb.12723>
- Pennell, M. W., Eastman, J. M., Slater, G. J., Brown, J. W., Uyeda, J. C., FitzJohn, R. G. et al. (2014). geiger v2.0: an expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 30, 2216–2218. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu181>
- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence: Ecological niche conservatism. *Journal of Biogeography*, 38, 817–827. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x>
- Peterson, A. T., Soberón, J. y Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285, 1265–1267. <https://doi.org/10.1126/science.285.5431.1265>
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. et al. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press. Princeton.
- Pigot, A., Trisos, C. y Tobias, J. (2016). Functional traits reveal the expansion and packing of ecological niche space underlying an elevational diversity gradient in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 283, 20152013. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2013>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. y Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- Pontarp, M., Bunnefeld, L., Cabral, J. S., Etienne, R. S., Fritz, S. A., Gillespie, R. et al. (2019). The latitudinal diversity gradient: novel understanding through mechanistic eco-evolutionary models. *Trends in Ecology and Evolution*, 34, 211–223. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.11.009>
- Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A. y Burbrink, F. T. (2015). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation: Niche conservatism and speciation. *Biological Reviews*, 90, 1248–1262. <https://doi.org/10.1111/brv.12154>
- Qian, H. (2014). Contrasting relationships between clade age and temperature along latitudinal versus elevational gradients for woody angiosperms in forests of South America. *Journal of Vegetation Science*, 25, 1208–1215. <https://doi.org/10.1111/jvs.12175>
- Qian, H., Cao, Y., Li, D., Chu, C., Sandel, B. y Wang, X. (2020). Geographic patterns and environmental correlates of phylogenetic relatedness and diversity for freshwater fish assemblages in North America. *Ecography*, 43, 1814–1824. <https://doi.org/10.1111/ecog.05280>
- Qian, H., Deng, T., Jin, Y., Mao, L., Zhao, D. y Ricklefs, R. E. (2019). Phylogenetic dispersion and diversity in regional assemblages of seed plants in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116, 23192–23201. <https://doi.org/10.1073/pnas.1822153116>
- Qian, H., Jin, Y. y Ricklefs, R. E. (2017). Patterns of phylogenetic relatedness of angiosperm woody plants across biomes and life-history stages. *Journal of Biogeography*, 44, 1383–1392. <https://doi.org/10.1111/jbi.12936>
- Qian, H. y Ricklefs, R. E. (2016). Out of the tropical lowlands: Latitude versus elevation. *Trends in Ecology and Evolution*, 31, 738–741. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.07.012>
- Qian, H., Ricklefs, R. E. y Thuiller, W. (2021). Evolutionary assembly of flowering plants into sky islands. *Nature, Ecology and Evolution*, 5, 640–646. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01423-1>
- Qian, H., Zhang, J. y Hawkins, B. A. (2018). Mean family age of angiosperm tree communities and its climatic correlates along elevational and latitudinal gradients in eastern North America. *Journal of Biogeography*, 45, 259–268. <https://doi.org/10.1111/jbi.13108>
- Qian, H., Zhang, Y., Zhang, J. y Wang, X. (2013). Latitudinal gradients in phylogenetic relatedness of angiosperm trees in North America: Phylogenetic structure of angiosperm tree assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 1183–1191. <https://doi.org/10.1111/geb.12069>
- Quintero, I. y Jetz, W. (2018). Global elevational diversity and diversification of birds. *Nature*, 555, 246–250. <https://doi.org/10.1038/nature25794>
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. <https://www.R-project.org/>
- Rangel, T. F., Edwards, N. R., Holden, P. B., Diniz-Filho, J. A. F., Gosling, W. D., Coelho, M. T. P. et al. (2018). Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves. *Science*, 361, 1–13. <https://doi.org/10.1126/science.aar5452>
- Ree, R. H. y Sanmartín, I. (2009). Prospects and challenges for parametric models in historical biogeographical inference. *Journal of Biogeography*, 36, 1211–1220. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02068.x>

- Ree, R. H. y Smith, S.A. (2008) Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57, 4–14.
- Ree, R. H., Moore, B. R., Webb, C. O. y Donoghue, M. J. (2005) A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. *Evolution*, 59, 2299–2311.
- Reig, O.A. (1981) *Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur*. Mar del Plata: Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia.
- Revell, L. J. (2012). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things): *phytools: R package. Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217–223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>
- Ringelberg, J. J., Koenen, E. J., Sauter, B., Aebli, A., Rando, J. G., Iganci, J. R. et al. (2023). Precipitation is the main axis of tropical plant phylogenetic turnover across space and time. *Science Advances*, 9, eade4954. <https://doi.org/10.1126/sciadv.eade4954>
- Rolland, J., Condamine, F. L., Jiguet, F. y Morlon, H. (2014). Faster speciation and reduced extinction in the tropics contribute to the mammalian latitudinal diversity gradient. *PLoS Biology*, 12, e1001775. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001775>
- Ronquist, F. (1997). Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 45, 195–203.
- Rosenzweig, M. L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511623387>
- Rull, V. (2020). Neotropical diversification: historical overview and conceptual insights. En V. Rull y A. Carnaval (Eds.) *Neotropical diversification: patterns and processes*. Cham, Suiza: Fascinating Life Sciences. Springer, https://doi.org/10.1007/978-3-030-31167-4_2
- Schnitzler, J., Graham, C. H., Dormann, C. F., Schifflers, K. & Linder, P. H. (2012). Climatic niche evolution and species diversification in the Cape flora, South Africa. *Journal of Biogeography*, 39, 2201–2211. <https://doi.org/10.1111/jbi.12028>
- Sillero, N., Campos, J. C., Arenas-Castro, S. y Barbosa, A. M. (2023). A curated list of R packages for ecological niche modelling. *Ecological Modelling*, 476, 110242. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2022.110242>
- Skeels, A. y Cardillo, M. (2017). Environmental niche conservatism explains the accumulation of species richness in Mediterranean-hotspot plant genera: Hotspot niche conservatism. *Evolution*, 71, 582–594. <https://doi.org/10.1111/evo.13179>
- Soberón, J. M. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10, 1115–1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- Soberón, J. y Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10. <https://doi.org/10.1093/wber/lhm022>
- Soberón, J. M. y Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 19644–19650. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- Schnitzler, J., Graham, C. H., Dormann, C. F., Schifflers, K. y Linder, P. H. (2012). Climatic niche evolution and species diversification in the Cape flora, South Africa. *Journal of Biogeography*, 39, 2201–2211.
- Starko, S., Demes, K. W., Neufeld, C. J. y Martone, P. T. (2020). Convergent evolution of niche structure in Northeast Pacific kelp forests. *Functional Ecology*, 34, 2131–2146. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13621>
- Stebbins, G. L. (1974). *Flowering plants: evolution above the species level*. Cambridge, MA: Harvard University Press. <https://doi.org/10.4159/harvard.9780674864856>
- Stephens, P. R. y Wiens, J. J. (2003). Explaining species richness from continents to communities: The time-for-speciation effect in emydid turtles. *American Naturalist*, 161, 112–128. <https://doi.org/10.1086/345091>
- Stigall, A. L. (2014). When and how do species achieve niche stability over long time scales? *Ecography*, 37, 1123–1132. <https://doi.org/10.1111/ECOG.00719>
- Uyeda, J. C., Caetano, D. S. y Pennell, M. W. (2015). Comparative analysis of principal components can be misleading. *Systematic Biology*, 64, 677–689. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu019>
- Uyeda, J. C. y Harmon, L. J. (2014). A novel Bayesian method for inferring and interpreting the dynamics of adaptive landscapes from phylogenetic comparative data. *Systematic Biology*, 63, 902–918. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu057>
- Vasconcelos, T., O'Meara, B. C. y Beaulieu, J. M. (2022). Retiring “cradles” and “museums” of biodiversity. *American Naturalist*, 199, 194–205. <https://doi.org/10.1086/717412>
- Vieites, D. R., Nieto-Román, S. y Wake, D. B. (2009). Reconstruction of the climate envelopes of salamanders and their evolution through time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 19715–19722. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902956106>
- Warren, D. L., Cardillo, M., Rosauer, D. F. y Bolnick, D. I. (2014). Mistaking geography for biology: Inferring processes from species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, 29, 572–580. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.08.003>
- Warren, D. L., Glor, R. E. y Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62, 2868–2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Warren, D. L., Glor, R. E. y Turelli, M. (2010). ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33, 607–611. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>
- Wiens, J. J. (2008). Commentary on Losos (2008): niche conservatism déjà vu. *Ecology Letters*, 11, 1004–1005. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01238.x>

- Wiens, J. J. (2011). The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2336–2350. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0059>
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V. et al. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13, 1310–1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>
- Wiens, J. J. y Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 639–644. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>
- Wiens, J. J. y Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 519–539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>
- Wiens, J. J., Graham, C. H., Moen, D. S., Smith, S. A. y Reeder, T. W. (2006). Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist*, 168, 579–596. <https://doi.org/10.1086/507882>
- Willis, J. C. (1922). *Age and area: a study in geographical distribution and origin of species*. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.30741>
- Winger, B. M., Barker, F. K. y Ree, R. H. (2014). Temperate origins of long-distance seasonal migration in New World songbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 12115–12120. <https://doi.org/10.1073/pnas.1405000111>
- Worm, B. y Tittensor, D. P. (2018). *A theory of global biodiversity (MPB-60)*. Princeton: Princeton University Press.
- Yue, J. y Li, R. (2021). Phylogenetic relatedness of woody angiosperm assemblages and its environmental determinants along a subtropical elevational gradient in China. *Plant Diversity*, 43, 111–116. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2020.08.003>