

# Explorando patrones en rasgos macroecológicos utilizando regresión secuencial de autovectores filogenéticos

Luis Mauricio Bini<sup>1,\*</sup>, Fabricio Villalobos<sup>1</sup>, José Alexandre F. Diniz-Filho<sup>1</sup>

(1) Departamento de Ecología, ICB, Universidade Federal de Goiás. CxP 131, 74001-970 Goiânia, GO, Brasil.

\* Autor de correspondencia: L.M. Bini [[lbini@gmail.com](mailto:lbini@gmail.com)]

> Recibido el 8 de octubre de 2013, aceptado el 09 de febrero de 2014.

**Bini, L.M., Villalobos, F., Diniz-Filho, J.A.F. 2014. Explorando patrones en rasgos macroecológicos utilizando regresión secuencial de autovectores filogenéticos. *Ecosistemas* 23(1):21-26. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1.04**

Diferentes métodos han sido propuestos para evaluar el grado de señal filogenética (autocorrelación) en los rasgos macroecológicos. Estos métodos son útiles para desarrollar maneras alternativas de evitar el problema de la falta de independencia entre especies y, actualmente, han demostrado ser importantes para inferir la velocidad de evolución de un rasgo al compararlo con modelos evolutivos alternativos, tales como el movimiento Browniano o el proceso Ornstein-Uhlenbeck (OU). Recientemente, desarrollamos un método llamado Curva de Señal-Representación Filogenética (PSR, por sus siglas en inglés), una expansión de la regresión de autovectores filogenéticos (PVR, por sus siglas en inglés) propuesto en 1998, que consiste en estimar diferentes coeficientes de determinación mediante la regresión de un rasgo de interés contra los autovectores extraídos de una matriz de distancias filogenéticas. El primer modelo únicamente utiliza los primeros de estos autovectores como variable explicativa, el segundo modelo utiliza tanto los primeros como los segundos autovectores y así sucesivamente. Posteriormente, los coeficientes de determinación resultantes son graficados contra los autovalores acumulados y la forma de esta curva es relacionada con modelos evolutivos determinando la variación del rasgo (i.e. un patrón lineal es esperado bajo movimiento Browniano). Aquí, aplicamos la curva PSR para estudiar los patrones de variación interespecífica en la talla corporal y tamaño de área de distribución de los carnívoros a nivel mundial y comparamos dichas curvas con aquellas simuladas bajo diferentes modelos de evolución. Nuestros resultados apoyan inequívocamente nuestras expectativas basadas en estudios previos acerca de la talla corporal presentando una fuerte señal filogenética, aproximada por un patrón OU con baja restricción, mientras el tamaño de área de distribución es más variable y mejor ajustado por un modelo nulo sugiriendo la ausencia de señal filogenética.

**Palabras clave:** área de distribución; macroecología; métodos comparativos; modelos evolutivos; regresión de autovectores; talla corporal

**Bini, L.M., Villalobos, F., Diniz-Filho, J.A.F. 2014. Exploring patterns in macroecological traits using sequential phylogenetic eigenvector regression. *Ecosistemas* 23(1):21-26. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1.04**

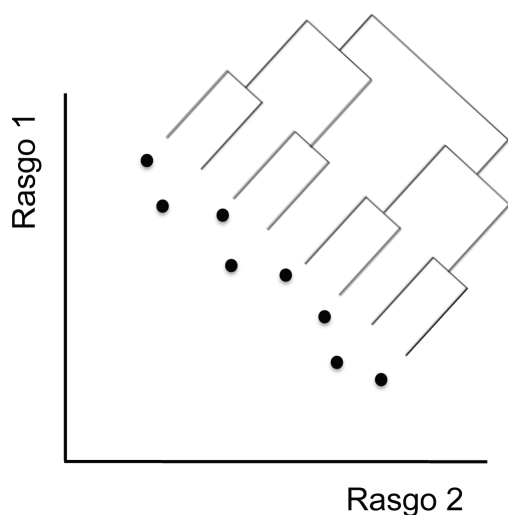
A number of methods have been proposed to estimate the level of phylogenetic signal (autocorrelation) in macroecological traits. These methods are useful to devise alternative ways to circumvent the problem of lack of independence among species and, recently, they have also proved valuable to infer how fast a trait has evolved in comparison with alternative evolutionary models, such as a Brownian motion or Ornstein-Uhlenbeck process. Recently, we developed a method called phylogenetic signal-representation (PSR) curve, an expansion of the phylogenetic eigenvector regression (PVR) proposed in 1998, which consists in estimating different coefficients of determination by regressing a trait of interest on the eigenvectors extracted from a phylogenetic distance matrix. The first model uses only the first of these eigenvectors as an explanatory variable; the second model uses both the first and the second and so on. After, the resultant coefficients of determination are plotted against the cumulative eigenvalues, and the shape of this curve is related to evolutionary models driving trait variation (i.e., a linear pattern is expected under Brownian evolution). Here, we used the PSR curve to study patterns of interspecific variation in Carnivora body size and geographical range size, and compared them with simulated curves under distinct evolutionary processes. Our results unequivocally support our expectations based on previous studies that body size has a strong phylogenetic signal, approximated by an OU pattern with low restraining force, whereas geographic range size is more labile and better fits the null expectations (i.e., absence of phylogenetic signal).

**Key words:** body size; comparative methods; eigenvector regression; evolutionary models; macroecology

## Introducción

La diversidad biológica está organizada jerárquicamente como resultado de las relaciones de ancestría-descendencia entre las especies (Mayr 1982). Dichas relaciones determinan que especies cercanamente relacionadas sean más parecidas entre sí que pares de especies elegidas al azar. Asimismo, esas relaciones pueden ser representadas en filogenias para describir los patrones de descendencia e informar acerca de los procesos que generaron la diversidad biológica que observamos actualmente (Pagel 1999). La

tendencia de las especies a parecerse más entre sí que con un conjunto aleatorio de especies se conoce como “señal filogenética” (Blomberg y Garland 2002). Por esta razón, las especies no pueden ser consideradas como unidades independientes al momento de realizar análisis estadísticos (Fig. 1). En las últimas tres décadas se han propuesto diversos métodos para medir dicha señal o autocorrelación filogenética y evitar el riesgo de pseudoreplicación ocasionado por la no-independencia de las especies, el cual puede incrementar la tasa de error tipo I afectando el poder estadístico de métodos como correlaciones, regresión y análisis de varianza en



**Figura 1.** Relación hipotética entre dos rasgos biológicos, ejemplificando las relaciones filogenéticas entre especies que determinan su falta de independencia en términos estadísticos.

**Figure 1.** Hypothetical relationship between two biological traits, exemplifying the phylogenetic relationships among species that determine statistical non-independence.

el estudio de evolución correlacionada o variación interespecífica (Cheverud et al. 1985, Felsenstein 1985, Diniz-Filho et al. 2012a). Además de la comprensión de patrones filogenéticos, estos métodos comparativos se asocian con modelos evolutivos heurísticos para entender los procesos que generan la variación interespecífica en los rasgos biológicos (Blomberg et al. 2003; Freckleton et al. 2002; Diniz-Filho 2001; pero véase Revell et al. 2008).

La regresión de autovectores filogenéticos (PVR, por sus siglas en inglés, Diniz-Filho et al. 1998) es uno de los métodos que pueden utilizarse para analizar datos comparativos, tanto para describir y explorar patrones de evolución como para considerar la estructura filogenética en la correcta aplicación de técnicas estadísticas al evaluar la correlación entre rasgos. Este método es análogo a técnicas utilizadas en estadística espacial (véase Diniz-Filho y Bini 2005; Dray et al. 2006; Griffith y Peres-Neto 2006). Básicamente consiste en la aplicación de un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA, por sus siglas en inglés) a una matriz pareada que describe las relaciones filogenéticas entre especies, de manera que los primeros autovectores seleccionados expresan esta relación (Diniz-Filho et al. 2012b). A su vez, estos autovectores pueden utilizarse como variables explicativas en una regresión múltiple de mínimos cuadrados, donde el coeficiente de determinación ( $R^2$ ) expresa la cantidad de señal filogenética en los datos y los residuos del modelo expresan la fracción de la variación en el rasgo que es independiente de la filogenia (Cheverud et al. 1985; Gittleman y Kot 1990). Los autovectores también pueden, por ejemplo, ser incorporados junto con otras variables explicativas en un contexto de regresión parcial (Desdevices et al. 2003).

El método PVR ha sido criticado por Rohlf (2001), quien mencionó que debido a la selección de autovectores, no toda la estructura filogenética es descrita y los coeficientes serían, por definición, sesgados. Por otro lado, el uso de todos los autovectores “saturaría” el modelo y produciría un coeficiente de determinación ( $R^2$ ) de 1.0. Debido a esto, el método PVR está más sujeto a errores de tipo I en comparación con otros métodos (aunque es mejor que no utilizar ningún análisis filogenético) (Diniz-Filho y Tôrres 2002; Freckleton et al. 2011; Martins et al. 2002). A pesar de estos problemas, el método PVR es un enfoque simple y ha sido aplicado exitosamente en diferentes estudios empíricos y de simulación (Diniz-Filho et al. 2011, 2012b).

Recientemente, Diniz-Filho et al. (2012c), basándose en las críticas originales de Rohlf (2001) mostraron que, a pesar de que el razonamiento era correcto, este era aplicable únicamente cuando los

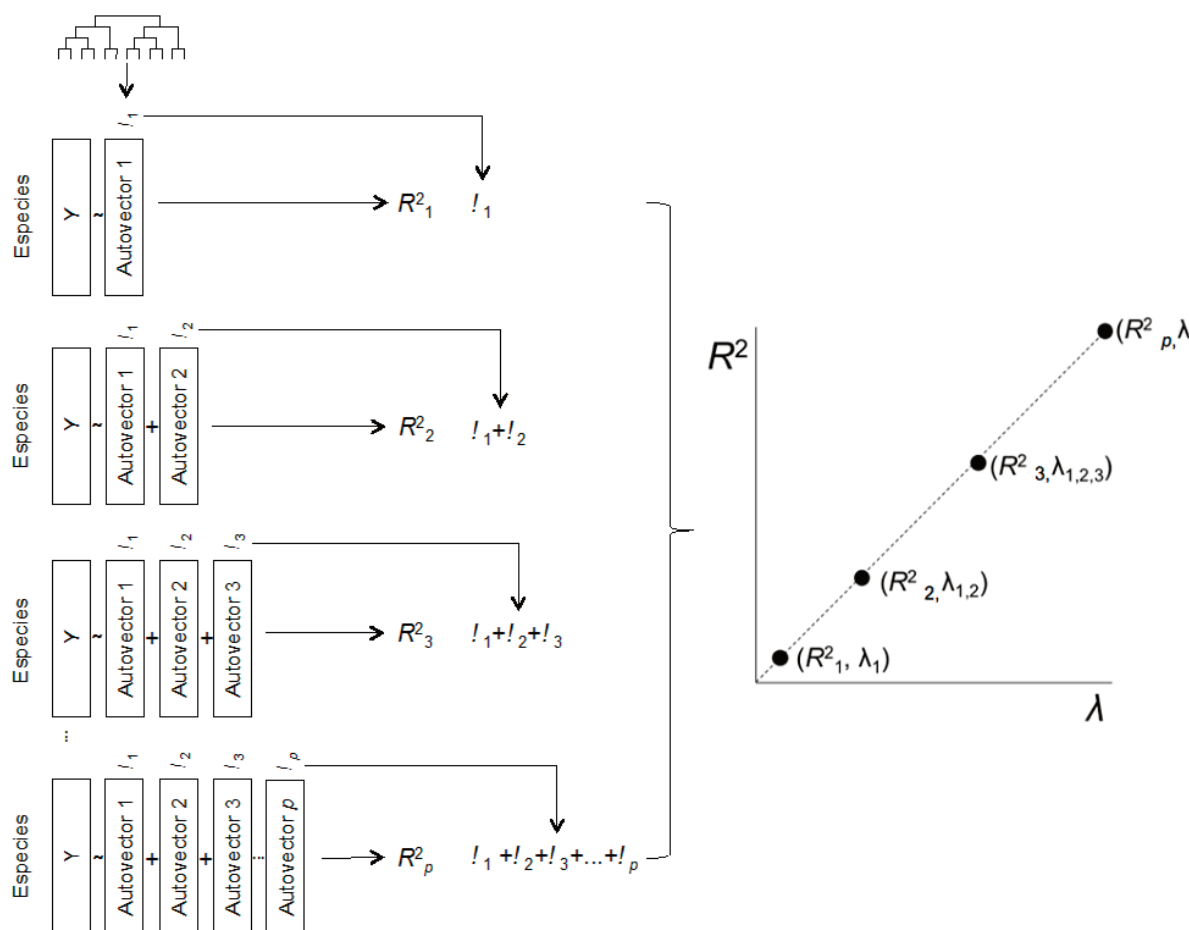
rasgos estudiados evolucionan bajo movimiento Browniano – donde la diferencia esperada entre dos especies es proporcional al tiempo desde que divergieron de su ancestro. Además, es posible expandir el método PVR para explorar diferentes modelos evolutivos heurísticos como el movimiento Browniano y Ornstein-Uhlenbeck (OU). La idea señalada por Rohlf (2001) es que si los primeros autovectores son seleccionados, se perdería información filogenética en el análisis. Diniz-Filho et al. (2012c) mostraron que, bajo un modelo lineal de evolución (Browniano), la cantidad de explicación esperada por PVR (i.e.  $R^2$  de la regresión múltiple entre el rasgo de interés y los autovectores seleccionados) sería directamente proporcional al valor acumulado de los autovalores asociados con los autovectores seleccionados (i.e. porcentaje de representación filogenética). De manera que, es necesario calcular una serie de PVRs incrementando sucesivamente el número de autovectores utilizados en la regresión múltiple como variables explicativas (desde 1 hasta  $n-1$ ) y registrar el  $R^2$  de cada una.

La representación gráfica de los  $R^2$ s de cada regresión múltiple contra el valor acumulado de los autovalores utilizados genera una curva conocida como Curva de Señal-Representación Filogenética (PSR, por sus siglas en inglés). Bajo un proceso de evolución regido por movimiento Browniano, dicha curva PSR sería una línea recta de 45°. Si hay una fuerte diferenciación temprana seguida de relativa estabilidad en la divergencia entre especies, el primer  $R^2$  será mayor que lo esperado por los autovalores – por la cantidad de divergencia fenotípica – y la curva PSR se encontraría por encima de la relación lineal. Por otro lado, si el rasgo evoluciona bajo un proceso OU de selección estabilizadora – donde la estructura filogenética a gran distancia es forzada hacia un pico adaptativo – restringiendo la variación del rasgo, la señal filogenética se perdería y la curva PSR se encontraría por debajo de la relación lineal entre los  $R^2$  y los autovalores.

En este estudio aplicamos el nuevo método PSR para evaluar la variación interespecífica en dos rasgos biológicos ampliamente utilizados en estudios macroecológicos, la talla corporal y el área de distribución. Utilizamos como ejemplo datos del orden Carnívora a nivel mundial y discutimos las implicaciones de los patrones evolutivos en dichos rasgos. También, comparamos las curvas PSR para cada rasgo con curvas esperadas a partir de modelos evolutivos (Browniano y OU). En los últimos años ha habido un resurgimiento en el interés por los componentes filogenéticos de rasgos macroecológicos, especialmente en el contexto de la conservación de nicho ecológico (Ackerly 2009; Losos 2008, Wiens 2008). De manera que la demostración del funcionamiento de la curva PSR con datos empíricos y cómo estos pueden ser comparados con diferentes modelos evolutivos heurísticos es relevante y contribuye a la comprensión de los procesos responsables por dichos patrones filogenéticos en la variación interespecífica de rasgos biológicos en escalas macroecológicas.

## Material y métodos

Analizamos datos de talla corporal (TC) y tamaño de área de distribución (AD) de 209 especies del orden Carnívora a nivel mundial (véanse detalle en Diniz-Filho et al. 2009). También, aplicamos el método de Curva de Señal-Representación Filogenética (PSR) para relacionar la variación interespecífica en dichos rasgos con las relaciones filogenéticas entre especies obtenidas a partir de un superárbol (Bininda-Emonds et al. 1999, 2007). Si bien existen algunas filogenias más recientes para los Carnívoros, la filogenia de BinindaEmonds et al. (1999) es adecuada para nuestros objetivos, dado que es robusta e incorpora la totalidad de las especies utilizadas en este estudio. A partir de una matriz de distancias filogenéticas pareadas (distancias patrísticas) derivadas del superárbol, extrajimos autovectores filogenéticos mediante el método PVR. Dichos autovectores fueron sucesivamente incluidos en un modelo de regresión múltiple en donde TC y AD fueron las variables de respuesta, produciendo un total de 150 modelos variando desde la inclusión de los primeros autovectores (cuyos autovalores explicaron 29.6 % de la variación en estructura



**Figura 2.** Procedimiento general para la construcción de la curva de Señal-Representación Filogenética (PSR). La gráfica se construye a partir del valor acumulado de los autovalores ( $\lambda$ ) asociados a los autovectores filogenéticos ( $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_p$ ) frente a los  $R^2$  ( $R^2_1, R^2_2, \dots, R^2_p$ ) resultantes de las regresiones múltiples secuenciales entre el valor del rasgo de las especies (vector  $Y$ ) y los autovectores (ver detalles en el texto).

**Figure 2.** General procedure for constructing the phylogenetic signal-representation (PSR) curve. The plot is constructed from the cumulative value of eigenvalues ( $\lambda$ ) associated to the phylogenetic eigenvectors ( $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_p$ ) against the  $R^2$  ( $R^2_1, R^2_2, \dots, R^2_p$ ) resulting from the sequential multiple regressions between the trait value of species ( $Y$  axis) and the eigenvectors (see details in text).

filogenética) hasta un modelo de 150 autovectores (que explicaron 99 % de la estructura filogenética). La curva PSR fue generada graficando el  $R^2$  de cada modelo de regresión múltiple contra el autovalor acumulado de los autovectores utilizados (% de representación filogenética) en cada modelo (Fig. 2).

Posteriormente, comparamos las curvas PSR para TC y AD con curvas obtenidas a partir de simulaciones bajo modelos evolutivos heurísticos, basados en el mismo superárbol utilizados para los análisis empíricos. El superárbol fue reescalado para generar una longitud de 1.0, simplemente para facilitar la interpretación de los parámetros alfa del proceso OU, pues estos varían entre 0 para movimiento Browniano y aproximadamente 10 para la ausencia de señal filogenética. Las simulaciones fueron hechas utilizando un proceso OU general en el software PDAP (Garland et al. 1993, véanse detalles en Diniz-Filho et al. 2012c) con un parámetro de fuerza de restricción variando desde 0 (simulando movimiento Browniano) hasta 10. Mientras que el modelo de movimiento Browniano produce una relación lineal entre la variación del rasgo y el tiempo de divergencia – y como consecuencia, una curva PSR lineal –, el incremento en la fuerza de restricción crea un patrón de divergencia exponencial y, con valores mayores de este parámetro (e.g. más de 10), la señal filogenética se pierde y la variación del rasgo deja de estar estructurada en la filogenia (Hansen y Martins 1996). Además, generamos un modelo nulo para comparar la curva PSR con simulaciones basadas en la aleatorización de los valores de las especies en la filogenia. Realizamos un total de 1000 simulaciones para el proceso OU y las aleatorizaciones, a partir de las cuales generamos una curva PSR para

cada simulación. Estas curvas fueron promediadas para los modelos y los valores promedio de estas fueron comparados contra las curvas empíricas de TC y AD utilizando la distancia de Manhattan entre estas (i.e. permitiendo evaluar qué modelo describe mejor los patrones en TC y AD).

## Resultados

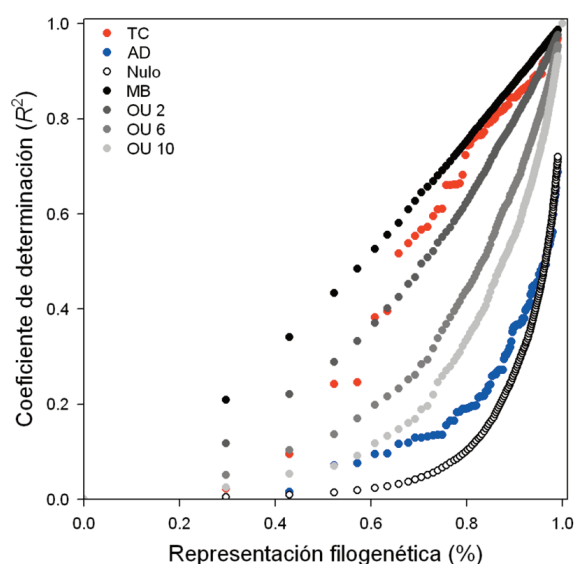
Las curvas PSR mostraron diferentes patrones para los rasgos analizados, talla corporal (TC) y área de distribución (AD) (Fig. 3). Para TC, la curva fue semejante a la línea esperada de 45° que describe al movimiento Browniano, revelando así una fuerte señal filogenética en la variación interespecífica de este rasgo. Por el contrario, para AD, la curva fue más semejante a la expectativa nula derivada de las aleatorizaciones, sugiriendo la ausencia de señal filogenética.

Las curvas simuladas bajo procesos OU varían desde una relación lineal cuando la fuerza de restricción es igual a cero (i.e. bajo un modelo de movimiento Browniano) hasta la ausencia casi completa de señal filogenética cuando la fuerza de restricción es alta (e.g. 10) (Fig. 3). El incremento en la fuerza de restricción generó una curva tipo exponencial por debajo de la expectativa lineal Browniana. La comparación con curvas empíricas para TC y AD mediante las distancias de Manhattan revelaron que la evolución de la talla corporal se asemeja a un proceso OU con alpha igual a 2, aunque relativamente parecido al movimiento Browniano (alpha = 0) (Tabla 1). Por el contrario, la curva para el área de distribución (AD) fue más próxima a la curva PSR nula.

**Tabla 1.** Comparación entre curvas PSR empíricas de la talla corporal y tamaño de área de distribución contra curvas PSR simuladas bajo aleatorización (Nulo) y bajo diferentes modelos de evolución (MB: movimiento Browniano; OU: Ornstein-Uhlenbeck) y fuerzas de restricción (2, 4, 6, 8 y 10). Los valores corresponden a las distancias de Manhattan entre las curvas PSR empíricas y las simuladas, con las menores distancias señaladas en negrita.

**Table 1.** Comparisons among empirical PSR curves of body size and range size against simulated PSR curves from randomizations (Null) and under different modes of evolution (MB: Brownian movement; OU: Ornstein-Uhlenbeck) and restriction forces (2, 4, 6, 8, 10). Values correspond to Manhattan distances among empirical and simulated PSR curves, with lower distances highlighted in bold.

| Modelo | Talla Corporal | Área de distribución |
|--------|----------------|----------------------|
| Nulo   | 0.46           | <b>0.05</b>          |
| MB     | 0.04           | 0.46                 |
| OU2    | <b>0.03</b>    | 0.40                 |
| OU4    | 0.08           | 0.35                 |
| OU6    | 0.13           | 0.29                 |
| OU8    | 0.18           | 0.25                 |
| OU10   | 0.21           | 0.21                 |



**Figura 3.** Curvas de Señal-Representación Filogenética (PSR) de simulaciones bajo diferentes modelos evolutivos y aleatorizaciones comparando con las curvas PSR empíricas para la talla corporal (TC) y el área de distribución (AD). MB: movimiento Browniano; OU: proceso Ornstein-Uhlenbeck, ejemplificando tres valores diferentes de fuerza de restricción (OU 2, OU 6 y OU 10) para facilitar la visualización entre diferentes curvas.

**Figure 3.** Phylogenetic signal-representation (PSR) curves resulting from simulations under different evolutionary models and randomizations, comparing them with the empirical PSR curves for the body size (TC) and geographic range size (AD). MB: Brownian movement; OU: Ornstein-Uhlenbeck, exemplifying three different values of restricting forces (OU 2, OU 6 y OU 10) to ease visualization among different curves.

## Discusión

Las curvas PSR para los dos rasgos macroecológicos de Carnivora que analizamos, utilizando una nueva técnica de análisis comparativo, apoyan los patrones evolutivos previamente sugeridos para estos rasgos (Diniz-Filho y Törres 2002). Asimismo, nuestros resultados refuerzan lo encontrado para distintos grupos de organismos y bajo otros métodos estadísticos, alcanzando así conclusiones semejantes: la talla corporal y otros rasgos morfológicos asociados usualmente se encuentran fuertemente estructurados en la filogenia, mientras que rasgos ecológicos como el tamaño del área de distribución son mucho más variables y no

muestran una fuerte (si alguna) estructura filogenética (Blomberg et al. 2003; Freckleton et al. 2002; Freckleton y Jetz 2009).

La talla corporal es uno de los rasgos biológicos más relevantes para estudios ecológicos y evolutivos debido a su papel como sustituto de diversos procesos ecológicos, fisiológicos y conductuales (Calder 1984, Peters 1983). Además, la talla corporal es un rasgo que puede ser medido con relativa facilidad y comparado entre diferentes especies. De manera que no es sorprendente que la talla corporal haya sido utilizada en diversos análisis comparativos para diferentes grupos de organismos y sistemas ecológicos. Existen consecuencias importantes al hecho de que la talla corporal usualmente presente un fuerte patrón filogenético, como sugerido en este y anteriores estudios (Freckleton y Jetz 2009). En términos teóricos, la relación intrínseca entre talla corporal y diferentes procesos biológicos conlleva a la fuerte estructuración filogenética de esta, puesto que la talla corporal está restringida por dichas relaciones y, consecuentemente, no varía de forma independiente de sus valores ancestrales aún bajo fuertes presiones de selección. Por ejemplo, Diniz-Filho et al. (2007, 2009) mostraron que los patrones de adaptación climática relacionados con la regla de Bergmann no pueden ser directamente evaluados considerando únicamente la talla corporal y que es importante desacoplar la variación de este rasgo en sus componentes filogenético y específico (utilizando PVR) para detectar su adaptación climática en escalas macroecológicas – esta dificultad podría estar generando parte de la controversia que rodea a dicha regla ecogeográfica. En términos estadísticos, el fuerte patrón filogenético de la talla corporal refuerzan el hecho de que datos comparativos e interespecíficos no deben ser analizados sin considerar dicha estructura filogenética (Freckleton et al. 2002). Cabe notar que, en este caso, el ajuste de un modelo filogenético de tipo Browniano no indica evolución neutra o no adaptativa (véase Revell et al. 2008).

El área de distribución de las especies es considerada un rasgo “emergente” expresado al nivel de especies, potencialmente heredable y, por tanto, sujeto a selección (Grantham 1995; Jablonski 1987). Esta propiedad “emergente” del área de distribución, la hace diferente de la talla corporal que es considerada como un rasgo “agregado” puesto que representa simplemente un agregado estadístico de los valores de los individuos que componen a las especies (Grantham 1995). De manera que, en teoría, el área de distribución también debería presentar una fuerte señal filogenética. Sin embargo, la evidencia acerca de la heredabilidad del área de distribución, principalmente en términos de tamaño, es controversial (Freckleton et al. 2002; Waldron 2007). Por ejemplo, Webb y Gaston (2003, 2005) evaluaron el tamaño del área de distribución entre especies hermanas de aves actuales y no encontraron evidencia a favor de su heredabilidad (i.e. señal filogenética). Por el contrario, Jablonski (1987) y Hunt et al. (2005), evaluando especies fósiles de moluscos, apoyaron la heredabilidad en los tamaños de área de distribución, mientras que Borregaard et al. (2012) y Waldron (2007) reafirmaron estos resultados basándose en simulaciones. De igual manera, Freckleton et al. (2002), reanalizando datos para distintos grupos taxonómicos, encontraron diferentes resultados acerca de la heredabilidad del tamaño del área de distribución (señal vs. ausencia de señal filogenética) dependiendo del taxón estudiado, del nivel de inclusión taxonómica (e.g. clase vs. órdenes) y del método utilizado (Waldron 2007).

Nuestros resultados basados en la curva PSR confirman que el tamaño del área de distribución usualmente no presenta una fuerte señal filogenética, indicando “plasticidad” o “labilidad” en este rasgo biológico como lo sugerido por estudios anteriores para diferentes órdenes de mamíferos, incluyendo Carnivora (e.g. Freckleton y Jetz 2009). Esta plasticidad puede deberse a diferentes factores, lo que vuelve interesante su discusión en el contexto de heredabilidad del área de distribución y de la conservación de nicho, un tema actualmente muy discutido por ecólogos y biogeógrafos (véase Peterson 2011; Wiens y Graham 2005; Wiens et al. 2010). En primer lugar es importante notar que, aún bajo un razonamiento “Grinneliano” en donde el área de distribución representa la expresión geográfica de las propiedades del nicho (Colwell y Rangel 2009, Soberón

2007), el tamaño del área de distribución solamente representa uno de los componentes del nicho – amplitud – y este podría no estar estructurado en la filogenia. Tal vez otras propiedades del nicho como, por ejemplo, el centroide (i.e. óptimo) sea la característica más relacionada con la expansión de un linaje filogenéticamente estructurado a través del espacio. Otro aspecto importante que podría explicar la falta de señal filogenética del área de distribución es que otros factores, tales como la dispersión estocástica y las interacciones bióticas, explican parte de la ocupación del nicho fundamental y establecen el nicho realizado que, a su vez, determina el tamaño del área de distribución.

Por otro lado, la edad de las especies también puede influir en la determinación del área de distribución y su dinámica temporal, evitando que esta presente señal filogenética. Por ejemplo, especies evolutivamente más jóvenes pueden no haber tenido tiempo suficiente para alcanzar su distribución potencial y presentan áreas de distribución menores comparadas con las áreas de especies más viejas (Willis 1922). Esto produciría una falta de señal filogenética en el tamaño de las áreas de distribución pues especies recientes tendrían tamaños de distribución muy distintos a los especies más antiguas. Sin embargo, dicha dinámica temporal de las áreas de distribución, conocida como relación edad-área (Willis 1922), ha recibido poco apoyo empírico y resultados contradictorios (Jablonski 1987; Ricklefs y Cox 1972; Webb y Gaston 2000). Esta compleja cadena de procesos puede crear una amplia variación en los tamaños de área de distribución que es independiente de la historia evolutiva de las especies, contada por la hipótesis filogenética utilizada (i.e. descrita por los caracteres usados, usualmente neutros, en la reconstrucción filogenética), y consecuentemente la pérdida de señal filogenética.

En términos metodológicos, nuestros análisis muestran cómo la curva PSR puede ser utilizada para analizar rasgos biológicos considerando explícitamente su variación interespecífica y estructura filogenética. Nuestro enfoque involucra la comparación gráfica y cuantitativa de curvas PSR empíricas y simuladas. A pesar de que existen otras técnicas estadísticas con objetivos semejantes al del método PSR (véase, por ejemplo, Blomberg et al. 2003 y Diniz-Filho 2012a,c para una comparación entre dichos métodos), nuestros análisis muestran que la curva PSR produce resultados robustos para diferentes tipos de rasgos biológicos y modelos de evolución. La curva PSR es utilizada principalmente para describir los patrones filogenéticos de rasgos biológicos en un contexto exploratorio. Esto es posible gracias a que, a diferencia de los otros métodos comparativos, la curva PSR tiene una representación visual simple que facilita la identificación de los patrones filogenéticos y su comparación. Por el contrario, para visualizar los resultados de modelos evolutivos ajustados bajo otros métodos comparativos sería necesario graficar las diferentes filogenias simuladas con diferentes parámetros y compararlas una a una. Lo cual no es necesario bajo el método PSR que representa todas estas posibilidades en un único gráfico.

Dentro del contexto más general de métodos comparativos, aún es necesario discutir cómo la curva PSR puede ayudar a definir directrices para el análisis de evolución correlacionada y la selección de autovectores filogenéticos (véase Diniz-Filho et al. 2012c para una breve discusión de estos temas). Aún así, la comprensión de los procesos que subyacen la variación interespecífica de los rasgos biológicos, a través de la aplicación del método PSR, es un primer paso hacia un mejor modelado de la evolución correlacionada y la adaptación. La consistencia de la curva PSR ayuda a mostrar cómo los autovectores describen dicha variación de los rasgos a través de la filogenia y provee una base para la fácil aplicación de técnicas estadísticas bien conocidas como las regresiones parciales y múltiples bajo un contexto comparativo.

## Conclusiones

Hemos demostrado el uso y aplicación de un nuevo método comparativo, la curva PSR, para el análisis de rasgos biológicos y entendimiento de los procesos evolutivos que potencialmente subyacen su variación interespecífica. La curva PSR, basada en au-

tovectores filogenéticos que describen el patrón evolutivo de las especies, es un método flexible y útil que puede ser aplicado para describir patrones filogenéticos en diferentes rasgos biológicos considerando diferentes modelos de evolución. Los métodos filogenéticos comparativos han adquirido gran relevancia en la investigación de patrones de biodiversidad en amplias escalas espaciales, como los comúnmente estudiados en macroecología. Por lo tanto, la disponibilidad de métodos simples que permitan la integración con técnicas estadísticas más tradicionales prometen una mayor aplicación de dichos métodos comparativos y un avance hacia la comprensión de las causas que generan, mantienen y afectan la biodiversidad.

## Agradecimientos

Agradecemos a Miguel Á. Olalla-Tárraga por la invitación a contribuir nuestro estudio y por sus importantes comentarios al mismo. A Pablo A. Martínez y un revisor anónimo por sus comentarios que contribuyeron para mejorar el manuscrito. L.M.B y J.A.F.D-F. han sido constantemente apoyados por CNPq. F.V. recibió una beca Postdoctoral de CNPq.

## Referencias

- Ackerly, D.D. 2009. Conservatism and diversification of plant functional traits: evolutionary rates versus phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106:19699-19706.
- Bininda-Emonds, O.R., Cardillo, M., Jones, K.E., MacPhee, R.D., Beck, R.M., Grenyer, R., et al. 2007. The delayed rise of present-day mammals. *Nature* 446: 507-512.
- Bininda-Emonds, O.R., Gittleman, J. L., Purvis, A. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Reviews* 74: 143-175.
- Blomberg, S.P., Garland, T.Jr. 2002. Tempo and model in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology* 15:899-910.
- Blomberg, S.P., Garland, T.Jr., Ives, A.R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717-745.
- Borregaard, M.K., Gotelli, N.J., Rahbek, C. 2012. Are range-size distributions consistent with species-level heritability? *Evolution* 66: 2216-2226.
- Calder, W.A., III. 1984. *Size, function and life-history*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, EEUU.
- Cheverud, J.M., Dow, M.M., Leutenegger, W. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight in primates. *Evolution* 39:1335-1351.
- Colwell, R.K., Rangel, T.F. 2009. Hutchinson's duality: The once and future niche. - *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106:19651-19658.
- Desdevises, Y., Legendre, P., Azouzi, L., Morand, S. 2003. Quantifying phylogenetically structured environmental variation. *Evolution* 57:2647-2652.
- Diniz-Filho, J.A.F. 2001. Phylogenetic autocorrelation under distinct evolutionary processes. *Evolution* 55:1104-1109.
- Diniz-Filho, J.A.F., Tôrres, N.M. 2002. Phylogenetic comparative methods and the geographic range size-body size relationship in new world terrestrial carnivora. *Evolutionary Ecology* 16:351-367.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. 2005. Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology Biogeography* 14:177-185.
- Diniz-Filho, J.A.F., Sant'Ana, C.E.R., Bini, L.M. 1998. An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution* 52:1247-1262.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Rodríguez, M.A., Rangel, T.F.L.V.B., Hawkins, B.A. 2007. Seeing the forest for the trees: partitioning ecological and phylogenetic components of Bergmann's rule in European Carnivora. *Ecography* 30:598-608.
- Diniz-Filho, J.A.F., Rodríguez, M.A., Bini, L.M., Olalla-Tárraga, M.A., Cardillo, M., Nabout, J. C., Hortal, J., Hawkins, B.A. 2009. Climate history, human impacts and global body size of Carnivora (Mammalia: Eutheria) at multiple evolutionary scales. *Journal of Biogeography* 36:2222-2236.
- Diniz-Filho, J.A.F., Cianciaruso, M.V. Rangel, T.F., Bini, L.M. 2011. Eigenvector estimating of phylogenetic and functional diversity. *Functional Ecology* 25:735-744.

- Diniz-Filho, J.A.F., Rangel, T.F., Santos, T., Bini, L.M. 2012a. A comparison of metrics for estimating phylogenetic signal under alternative evolutionary models. *Genetics and Molecular Biology* 35:673-679.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Rangel, T.F., Morales-Castilla, I., Olalla-Tárraga, M.A., Rodríguez, M.A., Hawkins, B.A. 2012b. On the selection of phylogenetic eigenvectors for ecological analysis. *Ecography* 35:239-249.
- Diniz-Filho, J.A.F., Rangel, T.F., Santos, T., Bini, L.M. 2012c. Exploring patterns of interspecific variation in quantitative traits using sequential phylogenetic eigenvector regression. *Evolution* 66:1079-1090.
- Dray, S., Legendre, P., Peres-Neto, P. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196: 483-493.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125:1-15.
- Freckleton, R.P., Jetz, W. 2009. Space versus phylogeny: disentangling phylogenetic and spatial signals in comparative data. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 21-30.
- Freckleton, R.P., Harvey, P.H., Pagel, M. 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: A test and review of evidence. *American Naturalist* 160:712-726.
- Freckleton, R.P., Cooper, N., Jetz, W. 2011. Comparative method as a statistical fix: the dangers of ignoring evolutionary models. *American Naturalist* 178:E10-E17.
- Garland, T., Dickerman A.W., Janis, C.M., Jones, J.A. 1993. Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Systematic Biology* 42:265-292.
- Gittleman, J.L., Kot, M. 1990. Adaptation: Statistics and a null model for estimating phylogenetic effects. *Systematic Zoology* 39:227-241.
- Grantham, T.A. 1995. Hierarchical approaches to macroevolution: recent work on species selection and the "effect hypothesis". *Annual Review of Ecology and Systematics* 26:301-321.
- Griffith, D.A., Peres-Neto, P.R. 2006. Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology* 87: 2603-2613.
- Hansen, T.F., Martins, E.P. 1996. Translating between microevolutionary process and macroevolutionary patterns: The correlation structure of interspecific data. *Evolution* 50:1404-1417.
- Hunt, G., Roy, K., Jablonski, D. 2005. Species-level heritability reaffirmed: a comment on "on the heritability of geographic range sizes". *American Naturalist* 166:129-135.
- Jablonski, D. 1987. Heritability at the species level: analysis of geographic ranges of cretaceous mollusks. *Science* 238:360-363.
- Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* 11:995-1007.
- Martins, E.P., Diniz, J.A.F., Housworth, E.A. 2002. Adaptive constraints and the phylogenetic comparative method: A computer simulation test. *Evolution* 56:1-13.
- Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Belknap Press, Cambridge, MA. U.S.A.EEUU.
- Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401:877-84.
- Peters, R.H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, UKReino Unido.
- Peterson, A.T. 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography* 38:817-827.
- Revell, L.J., Harmon, L.J., Collar D.C. 2008. Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. *Systematic Biology* 57:591-601.
- Ricklefs, R.E., Cox, G. 1972. Taxon cycles in the West Indian avifauna. *American Naturalist* 106: 195-219.
- Rohlf, F.J. 2001. Comparative methods for the analysis of continuous variables: Geometric interpretations. *Evolution* 55:2143-2160.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10:1115-1123.
- Waldron, A. 2007. Null models of geographic range size evolution reaffirm its heritability. *American Naturalist* 170:221-231.
- Webb, T.J., Gaston, K.J. 2000. Geographic range size and evolutionary age in birds. *Proceedings of the Royal Society B* 267: 1843-50.
- Webb, T.J., Gaston, K.J. 2003. On the heritability of geographic range sizes. *American Naturalist* 161:553-566.
- Webb, T.J., Gaston, K.J. 2005. Heritability of geographic range sizes revisited: a reply to Hunt et al. *American Naturalist* 166:136-143.
- Wiens, J.J. 2008. Commentary on Losos (2008): niche conservatism déjà vu. *Ecology Letters* 11:1004-1005.
- 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.
- Wiens, J.J., Graham, C.H. 2005. Niche conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36: 519-539.
- Willis, J. 1922. Age and area. A study in geographical distribution and origin of species. Cambridge University Press, London.