

¿ESTÁN LAS DISTRIBUCIONES ALOPÁTRICAS DE LAS SUBESPECIES DE *RUPICOLA PERUVIANUS* (AVES: COTINGIDAE) ASOCIADAS CON DIVERGENCIA ECOLÓGICA?

Nombre del Estudiante:

Gustavo Adolfo Narváez Alfonso

Universidad del Valle, Calle 13 #100-00, Cali – Colombia.

Correo electrónico: gustavo.narvaez@correounivalle.edu.co

Nombre del Director del Trabajo de Grado:

Yherson Franchesco Molina Henao

Correo electrónico: yherson.molina@correounivalle.edu.co

RESUMEN

Una tarea central de la biología evolutiva es explorar cómo la ecología dirige la diversificación biológica a través de la especiación, impulsada en gran medida por la selección natural. Existen dos modelos dominantes: especiación ecológica y de orden mutacional. La especiación ecológica implica diversificación por selección natural divergente en diferentes nichos. El "nicho ecológico", ahora definido como el conjunto de factores que impactan a una especie, ha evolucionado con el tiempo. Las herramientas modernas permiten modelar y analizar dichos nichos. Esta investigación se centra en la relación entre la distribución geográfica y los nichos ecológicos del Gallito de Roca Andino (*Rupicola peruvianus*), ave emblemática de la región andino-amazónica, conocida por su dimorfismo sexual y rituales de cortejo. Se examina la interacción entre barreras geográficas y la divergencia ecológica en sus subespecies, y su conexión con *R. rupicola*. Se utilizan datos climáticos y de ocurrencia de GBIF y se aplican Modelos de Nicho Ecológico (ENM) para identificar equivalencias y similitudes en nichos, además de evaluar óptimos y rangos de nichos en las subespecies investigadas. Generalmente, los nichos son más similares de lo esperado aleatoriamente. Los resultados respaldan la hipótesis de similitud de nicho entre subespecies geográficamente cercanas, aunque la combinación de datos de nicho ecológico con estudios genéticos y morfológicos podrían proporcionar una idea más completa de la evolución y la divergencia en este fascinante grupo de aves.

Palabras clave: Especiación alopátrica, Especiación ecológica, Divergencia de nicho ecológico, Conservadurismo de nicho ecológico, Gallito de Roca Andino, *Rupicola peruvianus*, Subespecies

ABSTRACT

A central task of evolutionary biology is to explore how ecology drives biological diversification through speciation, largely driven by natural selection. There are two dominant models: ecological speciation and mutational order. Ecological speciation involves diversification by divergent natural selection in different niches. The "ecological niche," now defined as the set of factors that impact a species, has evolved over time. Modern tools allow for the modeling and analysis of such niches. This research focuses on the relationship between geographical distribution and the ecological niches of the Andean Cock-of-the-Rock (*Rupicola peruvianus*), an emblematic bird of the Andean-Amazonian region, known for its sexual dimorphism and courtship rituals. The interaction between geographical barriers and the ecological divergence in its subspecies, and its connection with *R. rupicola*, is examined. Climatic and occurrence data from GBIF are used, and Ecological Niche Models (ENM) are applied to identify equivalences and similarities in niches, as well as to evaluate optimal and range niches in the studied subspecies. Generally, niches are more similar than randomly expected. The results support the hypothesis of niche similarity among geographically close subspecies although the combination of ecological niche data with genetic and morphological studies could provide a more complete idea of evolution and divergence in this fascinating group of birds.

Keywords: Allopatric speciation, Ecological speciation, Ecological niche divergence, Ecological niche conservatism, Andean Cock-of-the-rock, *Rupicola peruvianus*, Subspecies

INTRODUCCIÓN

Uno de los principales objetivos de la biología evolutiva es comprender de qué manera, la ecología desempeña un papel en la promoción de la diversificación biológica. La fuerza evolutiva primaria que generalmente impulsa la formación de nuevas especies, proceso conocido como especiación, es la selección natural. Los modelos de especiación basados en la selección natural se pueden dividir en dos grandes categorías principales: especiación ecológica y especiación de orden mutacional (Schluter, 2009). El modelo de especiación ecológica postula que el aislamiento reproductivo surge debido a la selección natural divergente de rasgos (comportamentales, fisiológicos o morfológicos) en diferentes entornos, ya sean bióticos o abióticos. Esto se conoce como divergencia de nicho (Schluter, 2001). La especiación ecológica tiene la capacidad de generar varios tipos de barreras de aislamiento reproductivo y puede ocurrir en situaciones de aislamiento geográfico (alopatría) o sin barreras (simpatría) (Rundle and Nosil, 2005). En estos términos, las especies podrían presentar tanto divergencia como conservadurismo de nicho, desarrollando adaptaciones en respuesta a presiones evolutivas particulares (Wiens, 2004; Wiens and Graham, 2005, Mani and Clarke, 1990). La recopilación de datos ecológicos con información espacial precisa ha proporcionado la oportunidad de investigar la prevalencia relativa de estos dos modelos en la naturaleza, lo que permite poner a prueba hipótesis relacionadas con la divergencia o el conservadurismo de nichos ecológicos.

En 1917, Grinnell introdujo la definición del nicho ecológico como la unidad de distribución final de un conjunto de especies, donde cada una está restringida por sus propias limitaciones. Esto implica que cada especie posee características fisiológicas, morfológicas y comportamentales específicas que determinan su ocupación en diversos entornos naturales (el nicho es una característica del entorno y no de los organismos). Bajo esta concepción, se pueden encontrar nichos vacíos, donde la interacción principal es la exclusión competitiva, lo que sugiere que no

existe un equilibrio entre dos o más especies y que las especies con similitudes ecológicas pueden desplazarse mutuamente. Además, se asume que organismos similares ocupan nichos parecidos en diferentes lugares, y se hace referencia al "hábitat" como el espacio disponible para que una especie lo ocupe. En contraste, Elton en 1927 definió el nicho como el "estatus de un animal en su comunidad", es decir, su posición dentro del entorno biótico, especialmente en relación con los recursos alimenticios y las interacciones con los depredadores naturales. Esta definición no considera las condiciones abióticas y enfatiza el papel de la especie dentro de una comunidad. Hutchinson en 1957 propuso una definición más completa del nicho como "la suma de todos los factores que actúan sobre un organismo", concebido como un hiperespacio de múltiples dimensiones. En esta conceptualización, los factores pueden ser tanto físicos como biológicos (bióticos o abióticos) y determinan las condiciones en las cuales una población puede persistir y mantener sus poblaciones estables. Hutchinson también introdujo la distinción entre el nicho realizado y el nicho fundamental. El primero se refiere a las condiciones en las que una especie puede persistir debido a la presencia de otras especies, mientras que el nicho fundamental describe las condiciones abióticas en las cuales la especie puede sobrevivir.

La concepción de las propiedades ecológicas de las especies, como el nicho ecológico y el área de distribución, tiene sus raíces en investigaciones anteriores (Grinnell, 1917; James et al., 1984). Desde los tiempos de Darwin, los biólogos evolutivos han sostenido la idea de que la ecología desempeña un papel crítico en el proceso de especiación. En tiempos recientes, numerosos investigadores y científicos han abordado una serie de preguntas fundamentales en la biología evolutiva, incluyendo: ¿Cómo influye la selección en la especiación? ¿Cuál es el papel de la ecología en el proceso de especiación? ¿Hasta qué punto la ecología impulsa la diversificación? (Schluter, 2001; Kozak, Graham and Wiens, 2008; McCormack, Zellmer and Knowles, 2010). Estos se han enfocado en entender cómo el aislamiento reproductivo evoluciona como resultado

de la selección divergente de características en diferentes entornos y en las interacciones con otras especies (como la competencia por recursos, la depredación, el mutualismo y diversas formas de relaciones interespecíficas) (Wiens, 2004). Hasta hace poco, no existía evidencia sólida que respaldara la especiación ecológica, ni se habían desarrollado pruebas sólidas para distinguir entre los distintos mecanismos que pueden dar origen a nuevas especies, como la deriva génica (Schluter, 2001).

El papel de la ecología en el proceso de especiación ha sido un tema de gran interés. Sin embargo, estimar la distribución de una especie es un desafío, y el estudio de los nichos ecológicos puede resultar confuso debido a la falta de claridad en los términos utilizados es por esto que al referirnos de distribución de especie hablaremos en los términos definidos por Zunino y Palestrini, 1991 teniendo en cuenta que este fenómeno espacial es dinámico (Maciel Mata et al., 2015; Kearney, 2006), o el término de especie unificado por De Queiroz, 2007 refiriéndose a las especies como linajes de metapoblaciones que evolucionan de manera independiente buscando evitar problemas derivados de la multiplicidad de conceptos (Frankham *et al.*, 2012).

Los avances en tecnologías y metodologías han proporcionado nuevas fuentes de datos ecológicos y conjuntos extensos de registros de presencia de especies. Acompañados por los progresos en sistemas de información geográfica (SIG) y métodos estadísticos, ahora se pueden calcular las condiciones ambientales en las áreas de distribución de las especies (Soberón, 2007). El modelado de nichos ecológicos o ambientales ha demostrado ser exitoso en la estimación de estas áreas (Guisan and Zimmermann, 2000; Peterson, 2001; Guisan and Thuiller, 2005). Para comprender las relaciones entre los nichos y las áreas de distribución de las especies se utilizan mapas abstractos que representan los patrones temporales y espaciales de distribución de los organismos en el planeta (Brown, Stevens and Kaufman, 2003; Gaston, 2003). Además es fundamental considerar tres grupos principales de factores que inciden en este proceso (Guisan and Thuiller, 2005; Soberon

and Peterson, 2005): (i) la capacidad de dispersión de las especies, que varía según los medios de dispersión propios o la influencia de agentes externos que faciliten su movimiento; (ii) la distribución espacial de las condiciones ambientales favorables, que determina la presencia y distribución de condiciones ambientales óptimas para el establecimiento, supervivencia y reproducción de las especies, lo cual es determinante en su distribución geográfica; y (iii) la estructura del ambiente biótico. Estos factores interactúan con los aspectos abióticos y pueden ejercer una influencia en los patrones de distribución de las especies.

Teniendo en cuenta los aspectos mencionados y reconociendo que los procesos evolutivos se ven influenciados por las variaciones espacio temporales en el entorno (Kozak, Graham and Wiens, 2008), junto con los modelos de nichos, se ha investigado si la especiación está vinculada a la divergencia de nicho. En este escenario, los rasgos evolucionan en direcciones opuestas entre diferentes ambientes (Nosil, Funk and Ortiz-Barrientos, 2009; Dobzhansky, 2015; Nosil, Feder and Gompert, 2021). También se ha evaluado la posibilidad de conservación del nicho, donde linajes cercanos tienden a mantenerse ecológicamente similares y conservar el nicho ancestral (Wiens, 2004; Soberón, 2007). Estas diferencias ecológicas pueden acumularse después de la especiación, especialmente en modelos donde las especies o linajes han evolucionado en condiciones ecológicas similares en aislamiento geográfico, teniendo en cuenta la autocorrelación espacial de las variables ambientales (Wiens and Graham, 2005; McCormack, Zellmer and Knowles, 2010).

Rupicola peruvianus (Latham, 1790), es una especie de ave que podría considerarse en una fase incipiente de diversificación debido a sus patrones intraespecíficos, los cuales pueden ser analizados mediante modelos de nicho. Las cuatro subespecies alopátricas que conforman esta especie son: *R. p. sanguinolentus* (Gould, 1859), presente en el oeste de los Andes Colombianos y noroeste de Ecuador; *R. p. aequatorialis* (Taczanowski, 1884), encontrada en los Andes del oeste de Venezuela, centro y este de los Andes Colombianos, y en la frontera entre Ecuador y Perú; *R. p.*

peruvianus (Latham, 1790), ubicada en el centro de Perú y *R. p. saturatus* (Cabanis and Heine, 1859), distribuida en el sureste de Perú y oeste de Bolivia; a esto se le suma que presentan rasgos morfológicos distintivos entre ellas como lo son la coloración del plumaje, las patas, el anillo ocular y el iris (Hoyo *et al.*, 1992; Hilty *et al.*, 2001; Restall, Rodner and Lentino R., 2007). Además, *R. peruvianus* es alopátrica con su especie hermana *R. rupicola* (Linné, 1766), distribuida desde el este de Colombia, sur de Venezuela, Surinam, Guayana francesa, y en el norte de Brasil (Hilty *et al.*, 2001; Restall, Rodner and Lentino R., 2007).

Este estudio tiene como objetivo emplear datos a gran escala sobre el clima, junto con herramientas estadísticas y SIG, para modelar los nichos climáticos de las subespecies *Rupicola peruvianus*, con el propósito de determinar si los linajes distribuidos de forma alopátrica ocupan nichos similares o diferentes (lo que se conoce como divergencia o conservadurismo de nicho). Esto permitirá comprender la relación entre la distribución geográfica y los nichos ecológicos en estos linajes. La alopatría suele explicarse por barreras geográficas, como ríos, océanos o desiertos, que influyen en la dispersión de las especies. Estas barreras han sido ampliamente documentadas en las aves de Sudamérica (Hazzi *et al.*, 2018) y en comparación con los mapas representados en el Manual de Aves del Mundo - Volumen 9 (Hoyo *et al.*, 1992), en la Guía de identificación de Aves del Norte de Sudamérica (Restall, Rodner and Lentino R., 2007), así como la Guía de Aves de Colombia (Hilty *et al.*, 2001) para las cuatro subespecies de *R. peruvianus* estas coinciden con su distribución. Además, análisis recientes basados en SIG sugieren que la alopatría también puede estar asociada con la especialización en pequeñas diferencias en las condiciones ambientales, que se han mantenido a lo largo del tiempo a grandes escalas evolutivas. Esto puede resultar en la conservación del nicho ecológico ancestral (Peterson, Soberón and Sánchez-Cordero, 1999; Kozak, Graham and Wiens, 2008).

MÉTODOS

1. Modelo de estudio

El Gallito de Roca Andino (*Rupicola peruvianus*) es una especie de ave nativa de la región andino-amazónica y pertenece a la familia Cotingidae. Uno de sus rasgos más distintivos es su marcado dimorfismo sexual, evidenciado por los machos que presentan un plumaje rojo-anaranjado brillante, mientras que las hembras exhiben un plumaje de tonalidad marrón-rojiza, estas características morfológicas varían su tonalidad entre subespecies, así como el color de las patas, el iris y el anillo ocular (Hoyo *et al.*, 1992; Hilty *et al.*, 2001; Restall, Rodner and Lentino R., 2007; Schulenberg *et al.*, 2010). Además, esta especie se destaca por sus elaborados despliegues visuales y auditivos durante el proceso de cortejo, conocido como lek (Benalcazar & Benalcazar, 1984). La relación filogenética entre el Gallito de Roca Andino y su especie hermana, *Rupicola rupicola*, así como su lugar en la familia Cotingidae, ha sido ampliamente estudiada (Berv and Prum, 2014). Además, recientemente se ha completado la secuenciación de su genoma mitocondrial (Bustamante *et al.*, 2019). Este estudio se centra en la investigación de la posible relación entre las barreras geográficas y la divergencia ecológica en las subespecies de *R. peruvianus* teniendo en cuenta su relación con *R. rupicola*, las comparaciones entre estas nos permiten tener un punto de referencia cercanos logrando identificar patrones de conservadurismo o divergencia de los nichos ecológicos lo que ayuda a entender cómo han evolucionado en diferentes áreas geográficas ya que se reconoce que la especiación alopátrica se considera el mecanismo más frecuente en la formación de nuevas especies (Chesser and Zink, 1994; Peterson, 2001; Wiens *et al.*, 2010), y el género *Rupicola* brinda una oportunidad única para analizar esta relación por la existencia de poblaciones alopátricas entre especies y, además, entre las cuatro subespecies de *R. peruvianus* tomando como referencia las distribuciones documentadas en las guías de aves y el estudio realizado por (Hoyo *et al.*, 1992; Hilty *et al.*, 2001; Restall, Rodner and Lentino R., 2007; Hazzi *et al.*, 2018; Snow, 2020).

2. Puntos de ocurrencia

Para caracterizar los nichos climáticos de las cuatro subespecies de *R. peruvianus* y su especie hermana *R. rupicola*, se reunieron datos climáticos procedentes de ubicaciones específicas donde se conoce la existencia de estos grupos. Para obtener los registros de ubicación, se recurrió a la base de datos de GBIF (Global Biodiversity Information Facility, www.gbif.org). GBIF recopila datos de diversas fuentes, como eBird (www.ebird.org), iNaturalist (www.inaturalist.org), registros de profesionales y especímenes de museos. Estos datos pasan por un proceso de verificación por expertos, incluyendo una revisión de las coordenadas GPS para asegurar que correspondan a hábitats adecuados y se excluyan las zonas altamente urbanizadas. En GBIF, se aplicaron filtros específicos, como el nombre científico (especie o subespecie), el estado de ocurrencia, la inclusión de coordenadas y se eliminaron registros anteriores a 1960 para minimizar la influencia del cambio climático, además, para delimitar la distribución de cada subespecie se tomó como referencia las representaciones las guías de aves ya mencionadas en conjunto con las barreras alopátricas en aves estudiadas por Hazzi et al., 2018 tales como la depresión del Táchira, el macizo Colombiano, el Paso de las Cruces, el valle del río Marañón y el valle del río Apurímac, señalados en la Figura 2 como líneas blancas, creando un polígono dentro de la interfaz de GBIF que recogiera todos los puntos dentro de cada zona. Para la especie hermana *R. rupicola* se tomaron todos los registros hasta el momento. Adicionalmente, se realizaron eliminaciones de registros duplicados y se estableció una distancia de 1 kilómetro entre los puntos de ocurrencia para reducir la autocorrelación espacial (Boria *et al.*, 2014). Se recopilaron 3.177 puntos de ocurrencia (Figura 3). Estos puntos se distribuyen de la siguiente manera: 1.102 corresponden a *R. p. aequatorialis*, 1.148 a *R. p. sanguinolentus*, 831 a *R. p. peruvianus*, 96 a *R. p. saturatus*, y 544 a la especie hermana *R. rupicola* (Figura 3).

3. Variables climáticas

Para obtener datos climáticos precisos, se recurrió a la base de datos WorldClim versión 2.1, la cual ofrece una resolución de aproximadamente 1 km² y se encuentra disponible en: <http://www.worldclim.org/> (Hijmans et al., 2005). Se utilizó el paquete 'raster' (Hijmans y Van Etten, 2012) en la versión 4.2.2 de R (R Core Team 2012) para extraer información climática de cada ubicación georreferenciada. La base de datos WorldClim se basa en interpolaciones espaciales de datos provenientes de estaciones meteorológicas y proporciona valores promedio de variables climáticas desde 1950 hasta 2000. En este análisis se incluyeron todas las variables climáticas disponibles (Tabla 1).

Se calculó una "región de fondo" con el propósito de recopilar datos climáticos que serán empleados en el análisis de similitud de nichos (detallado más adelante). Esta "región de fondo" consiste en un conjunto de puntos de datos que se encuentran en las proximidades de las ubicaciones de presencia de los linajes, y su función es establecer el dominio ambiental disponible para los taxones en el ámbito de su rango geográfico. Vale la pena destacar que esta área es considerablemente más extensa que los datos de presencia, los cuales únicamente reflejan las condiciones en las que se ha confirmado la existencia de la especie.

El proceso de creación de esta "región de fondo" implicó la proyección de las coordenadas geográficas de cada población utilizando QGIS versión 3.32.3. Posteriormente, se trazó un polígono convexo que engloba todos los puntos de datos proyectados, tomando como referencia la distribución observada en las diferentes guías de aves y las barreras descritas por Hazzi et al., 2018, delimitando el rango geográfico y generando puntos aleatorios dentro para *R. rupicola* y cada subespecie de *R. peruvianus*. Luego, se procedió a extraer las coordenadas y sus respectivos valores climáticos de WorldClim para crear lo que se denominó la "región de fondo" climática.

4. Análisis de Modelos de Nicho:

Los análisis de Modelos de Nicho Ecológico (ENM) se dividieron en tres partes, en donde se utilizó el paquete 'ecospat' (Broennimann et al., 2012; Di Cola et al., 2017) en R versión 4.2.2 (R Core Team 2012). En primer lugar, se estimaron los ENM para todos los taxones y se calculó el valor D para la superposición entre ellos. En segundo lugar, se realizaron pruebas de equivalencia y similitud entre los ENM. Finalmente, se estimaron y compararon los óptimos y la amplitud de los ENM.

4.1. Estimación de la superposición de nichos: Se empleó un enfoque de ordenación (Análisis de Componentes Principales, PCA) para estimar las densidades de ocurrencia y los factores climáticos a lo largo de ejes ambientales (PCA-env) generando un nuevo conjunto de variables no correlacionadas, se utilizaron estas densidades para calcular la superposición de los nichos que se evaluó mediante la métrica D (Schoener, 1968), la cual varía de 0 (sin superposición) a 1 (superposición completa), utilizando la función “ecospat.niche.overlap”.

4.2. Pruebas de equivalencia y similitud de nichos: Las pruebas de equivalencia y similitud son medidas complementarias de los ENM, aunque evalúan hipótesis ligeramente diferentes. La prueba de equivalencia de nichos evalúa si los ENM son estadísticamente idénticos al compararlos directamente entre sí utilizando un enfoque de remuestreo de bootstrap mientras que la prueba de similitud de ENM lo utiliza para evaluar si un ENM predice al otro mejor que un ENM generado aleatoriamente a partir del rango geográfico (Warren et al., 2008; Broennimann et al., 2012). Para cada comparación de ENM, se generó una distribución nula basada con todos los puntos de datos de presencia observados generando dos cuadrículas de densidades donde se comparan las expansiones (expansion.alternative), estabilidades (stability.alternative) y vaciados (unfilling.alternative) de los nichos observados con valores simulados aleatoriamente desarrollados a partir de las mismas ocurrencias (Warren, Glor and Turelli, 2008a). Luego, se calcularon los estadísticos D en estos conjuntos. Se realizaron 1000

remuestreos para crear una distribución nula de D y se pone a prueba si el valor de D observado es menor que la distribución nula de D, se rechaza la hipótesis nula de equivalencia de nichos y se concluye que los ENM no son equivalentes en cualquiera de los contextos, sea divergencia o conservadurismo de nicho. Si los nichos no son equivalentes, se evalúan las diferencias en los óptimos y la amplitud de los nichos para determinar la razón. La prueba de similitud se estimó una distribución nula de similitud de ENM extrayendo variables climáticas de un conjunto aleatorio de localidades geográficas dentro de la "región de fondo" que contiene los dos taxones a comparar. El ENM basado en estos puntos de fondo es el ENM "aleatorio". Se comparó este ENM aleatorio con el ENM real de cada linaje calculado a partir de los datos de presencia utilizando el estadístico D para evaluar la superposición entre ellos (Warren et al., 2008; Broennimann et al., 2012). Los valores observados de D mayores que la distribución nula indican que los ENM son más similares de lo esperado dado sus rangos geográficos, mientras que valores significativamente menores que la distribución nula indican que los ENM son divergentes. Un resultado no significativo en la prueba de similitud indica que hay una baja capacidad para detectar similitudes o diferencias (Warren et al., 2008; Broennimann et al., 2012). Si este es el caso, se procede a evaluar las diferencias en los óptimos y la amplitud de los nichos.

4.3. Estimación de óptimos y amplitud de nichos: La métrica D de Schoener proporciona una estimación de la conservación versus la divergencia de nichos; sin embargo, ofrece información limitada sobre cómo varían los nichos de los taxones. Concretamente, la métrica D de Schoener, y por lo tanto las pruebas de equivalencia y similitud, no distinguen entre diferencias en los óptimos y la amplitud de los nichos (Glennon et al., 2014). Como los nichos comparados no resultaron significativamente equivalentes, se calculó el óptimo y la amplitud de los ENM respectivamente como la mediana y la longitud del intervalo interpercentil del 95% a lo largo

de los dos primeros ejes del PCA-env (Broennimann et al., 2012). Se evaluó si los taxones diferían en el óptimo y la amplitud de los ENM utilizando un enfoque de bootstrap. Para cada comparación, se generó una distribución nula de diferencias en el óptimo y la amplitud de los ENM basados en todos los puntos de datos de presencia observados. Concretamente, se agruparon todos los puntos de datos de presencia de ambos taxones a comparar, los cuales fueron remuestreados asignando puntos de presencia a dos conjuntos de manera aleatoria. Luego, se calculó la mediana y la longitud del intervalo interpercentil del 95% en estos dos conjuntos y se estimaron sus diferencias. Se realizaron 1000 repeticiones para crear una distribución nula de diferencias en el óptimo y la amplitud de los ENM, respectivamente, si la diferencia observada en la mediana es mayor que la distribución nula, se rechaza la hipótesis de óptimos de ENM similares y si la diferencia observada en el intervalo interpercentil del 95% es mayor que la distribución nula, entonces el ENM de un linaje se ha expandido con respecto al ENM del otro.

RESULTADOS

1. Modelos de Nicho Ecológico (ENM):

Se utilizaron las 19 variables bioclimáticas de WorldClim correspondientes a los puntos de ocurrencia (Tabla 1). Mediante el análisis de componentes principales (PCA), se examinó el espacio climático ocupado por los taxones evaluados y se identificaron los dos ejes más relevantes. Dichos componentes, denominados PCA-env, explicaron el 53.3% y 21.4% de la varianza respectivamente (Figura 2). Los ENM se derivaron de los PCA de las variables bioclimáticas. Se realizó una comparativa entre las subespecies de *R. peruvianus* y también con *R. rupicola*. En la Figura 4, la zona sombreada indica la superposición de nicho.

2. Análisis de Superposición y Divergencia de Nicho:

2.1 Superposición de nicho (D-Schoener)

Utilizando los PCA-env, se determinó la superposición de los nichos mediante la estimación del estadístico D (Schoener, 1968), para cada comparación (Tabla 2). Las comparaciones entre *R. p. sanguinolentus* y *R. p. aequatorialis* (las dos subespecies del norte), así como entre *R. p. saturatus* y *R. p. peruvianus* (las dos subespecies del sur), mostraron los valores más altos de superposición (0.480 y 0.540 respectivamente). Mientras que las comparaciones entre *R. p. sanguinolentus* con *R.p. peruvianus* y con *R.p. saturatus* mostraron los valores más bajos de superposición (0.203 y 0.110 respectivamente). La superposición de nicho con la especie hermana *R. rupicola* varió entre 0.126 y 0.310. Resaltando en la Tabla 2 los valores más altos obtenidos.

2.2 Pruebas de equivalencia y similitud:

Con el objetivo de discernir si los ENM de cada linaje se conservaban o divergían, se llevaron a cabo pruebas de equivalencia y similitud. Los resultados están detallados en la Tabla 2 y representados en las Figura 5 y 6. Algunas comparaciones, como *R.p. sanguinolentus* y *R.p. peruvianus*, *R.p. aequatorialis* con *R.p. peruvianus* y *R.p. saturatus*, la comparación entre *R.p. saturatus* y *R.p. peruvianus*, así como también la de *R.p. peruvianus* vs *R. rupicola* mostraron nichos equivalentes. Respecto a las pruebas de similitud, algunas comparaciones como *R.p. saturatus* y *R.p. peruvianus*, y, *R.p. peruvianus* con *R. rupicola* mostraron nichos más similares de lo esperado aleatoriamente. Por lo tanto, se puede afirmar que estos nichos se conservan. Los resultados más relevantes están en negrilla en la Tabla 2.

Sin embargo, en algunas comparaciones como *R.p. sanguinolentus* con *R.p. saturatus*, *R.p. aequatorialis* y *R. rupicola*, así mismo como *R.p. aequatorialis* con *R. rupicola*, y, *R.p. saturatus* con *R. rupicola* no se obtuvieron conclusiones claras, llevando a análisis post hoc de Amplitud y Óptimo (Tabla 3 y 4)

2.3 Amplitud y óptimo de los nichos:

Ante la ausencia de resultados concluyentes con la métrica D de Schoener para algunas comparaciones, se realizaron análisis de amplitud y óptimo del nicho para comprender mejor la variabilidad entre los nichos modelados. Los datos se representan mediante diagramas de cajas para los valores de PC1 y PC2 (Figura 7). Algunas comparaciones, tales como *R. p. aequatorialis* con *R. p. sanguinolentus* y *R. p. peruvianus* mostraron diferencias notables en el óptimo (mediana), mientras que al comparar *R. p. aequatorialis* con *R. p. saturatus* no hay diferencias significativas. Por otro lado, algunas comparaciones como *R. p. sanguinolentus* y *R. p.* no presentan diferencias en sus óptimos en el PC1, mientras que todas presentaron diferencias en el PC2. La subespecie que más presentó amplitud del nicho fue *R. p. saturatus* en ambos componentes principales y *R. p. aequatorialis* en el PC2. Con respecto a las comparaciones con *R. rupicola*, el óptimo con la subespecie *R. p. peruvianus* no hay diferencias bajo el PC2 y la amplitud fue diferente en todas las comparaciones; revelando expansiones o contracciones en el nicho de un linaje respecto al otro.

DISCUSIÓN

Desde mediados del siglo XX, ha existido un debate intenso sobre la relación entre la distribución de las especies y su ecología en el contexto de la formación de nuevas especies separadas por barreras geográficas, conocida como especiación alopátrica. A principios del siglo XXI, la discusión se centró en determinar si este proceso resultaba de la adaptación divergente a diferentes presiones ecológicas, como propuso (Darwin *et al.*, 1859). Actualmente, existe consenso entre los biólogos evolutivos de que la mayoría de los eventos de especiación implican una fase alopátrica. Sin embargo, aún se debate si esta especiación se da como respuesta a la divergencia ecológica adaptativa (divergencia de nicho) o si los linajes evolucionan hacia condiciones similares en alopatria (conservadurismo de nicho) (Nosil, Funk and Ortiz-Barrientos, 2009; McCormack,

Zellmer and Knowles, 2010; Molina-Henao and Hopkins, 2019; Payne, Polechová and Payne, 2020; Anderson and Weir, 2022).

La comprensión de estos fenómenos es crucial, ya que las diferencias en rasgos ecológicos, como tamaño corporal y coloración del plumaje en aves, emergen cuando las poblaciones evolucionan en alopatria. Con el tiempo, este proceso puede resultar en aislamiento reproductivo y formación de nuevas especies (Anderson y Weir, 2022). Si las poblaciones alopátricas conservan nichos similares, es probable que también compartan características adaptativas similares. En cambio, si experimentan condiciones ambientales distintas, pueden evolucionar de manera diferente, conduciendo a una divergencia evolutiva (McKinnon *et al.*, 2004; Rundle and Nosil, 2005; Wiens and Graham, 2005).

Para arrojar luz sobre este tema, se analizó la divergencia o conservadurismo de nicho en las cuatro subespecies del Gallito de Roca Andino. Se tomó como referencia estudios previos, como el de Hazzi *et al.* (2018), que investigó las barreras asociadas con el aislamiento geográfico y la diversificación en aves andinas, y otro que abordó la filogenia de la relación entre las especies de la familia Cotingidae y con su especie hermana *R. rupicola* (Berv and Prum, 2014). Además de tener en cuenta las descripciones, distribuciones, historia natural y demás información obtenida de guías ((Hoyo *et al.*, 1992; Hilty *et al.*, 2001; Restall, Rodner and Lentino R., 2007; Schulenberg *et al.*, 2010; Snow, 2020), así como de artículos referentes a las especies a analizar (Azpiroz, 2005; Kirwan and Green, 2011; Bustamante *et al.*, 2019; Linares-Romero *et al.*, 2020; Beltrán-Suito, 2021; Meza Mori *et al.*, 2023).

Los resultados sugieren que las subespecies *R. p. peruvianus* y *R. p. saturatus* tienen nichos similares y equivalentes. Esto se refleja también al comparar el nicho ecológico de *R. rupicola* con *R. p. peruvianus*. Sin embargo, para otras comparaciones, no fue posible concluir si prevalece la divergencia o el conservadurismo de nicho. Las pruebas de similitud sugieren que, en general, los

nichos son más similares de lo esperado al azar, un resultado no significativo en estas pruebas puede indicar que hay poca capacidad para detectar similitudes o diferencias, o que la diferenciación real de nichos es simplemente lo que se esperaría por casualidad, como resultaron ser las comparaciones restantes.

Los nichos ecológicos que cada especie puede ocupar son complejos y multidimensionales, por lo cual no pueden ser capturados completamente por un conjunto limitado de variables climáticas. Se sabe que estos pueden variar espacial y temporalmente a causa de factores, como la disponibilidad de recursos, que dificultan la identificación de patrones consistentes. Por otra parte, las interacciones ecológicas como la competencia interespecífica y las relaciones depredador-presa pueden influir en la estructuración de los nichos. También hay que tener en cuenta que la evolución de los nichos ecológicos es un proceso dinámico y complejo que puede implicar tanto la divergencia adaptativa como el conservadurismo de nicho, en diferentes momentos o contextos evolutivos dificultando la determinación precisa de alguno de estos factores (Hutchinson, 1957; Kearney, 2006; Soberón, 2007; Warren, Glor and Turelli, 2008b; Soberón and Nakamura, 2009a). Valores de D superiores a la distribución nula indicaron que los Modelos de Nicho Ecológico (ENM) son más similares de lo anticipado basándose en sus rangos geográficos. Este patrón se observó en la comparación de *R. p. peruvianus* y *R. p. saturatus*, lo que señala que este ENM tienden a conservarse, y que linajes cercanos geográficamente son ecológicamente similares y retienen el nicho ancestral (Wiens, 2004; Soberón, 2007). Por otro lado, valores notablemente inferiores a la distribución nula sugieren que los ENM son divergentes, una situación que no se manifestó en los análisis. Un resultado no significativo en la prueba de similitud podría haber reflejado una baja capacidad para identificar similitudes o diferencias, o que la similitud prevista entre los nichos, de acuerdo con la hipótesis nula basada en rangos geográficos, es excepcionalmente alta. En tal escenario, cualquier diferenciación observada en los nichos sería lo

esperado por mero azar (Warren et al., 2008; Broennimann et al., 2006). Si se determina que los nichos no son similares, se consideró necesario evaluar las diferencias en los óptimos y la amplitud de los nichos, tal como se ilustra en la Figura 1. La falta de diferencias significativas en los óptimos y la amplitud de nicho podría indicar que, a pesar de las variaciones geográficas, las subespecies *R. p. peruvianus* y *R. p. saturatus* muestran que han mantenido preferencias de hábitat relativamente estables a lo largo del tiempo evolutivo. Esto sugiere que las condiciones ambientales específicas que prefieren pueden no haber cambiado drásticamente en sus áreas de distribución, como parece estar conservándose los nichos entre *R. rupicola* y *R. p. peruvianus* una ubicada en Venezuela principalmente y otra en Perú. Además, la amplitud de nicho podría indicar una limitada flexibilidad evolutiva en términos de las condiciones ambientales que estas subespecies pueden colonizar con éxito. Aunque las subespecies pueden ocupar nichos similares, pueden ser menos tolerantes a las variaciones ambientales fuera de sus nichos preferidos, lo que podría explicar la falta de expansión en la amplitud del nicho en la especie hermana *R. rupicola*, o, por el contrario, resistir unas condiciones de variedad climática más amplia como en el caso de la subespecie *R. p. saturatus*. (Milesi, Lopez and Casenave, no date; Soberon and Peterson, 2005; Wiens and Graham, 2005; Kearney, 2006; Soberón, 2007; Soberón and Nakamura, 2009a, 2009b).

En conclusión, estos análisis respaldan la hipótesis de similitud de nicho, al observar que las subespecies cercanas geográficamente tienden a ser más parecidas de lo previsto en comparación con proyecciones aleatorias o con similitudes ambientales de las regiones que habitan, esto podría estar relacionado con la conservación de ciertas características ancestrales compartidas. La comprensión de estas similitudes podría ayudar a identificar áreas específicas del genoma o rutas evolutivas que han sido conservadas a lo largo del tiempo. La combinación de datos de nicho ecológico con estudios genéticos y morfológicos más detallados podría proporcionar una imagen más completa de la evolución y la divergencia en este fascinante grupo de aves.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis padres por su apoyo económico y paciencia infinita, a mi profesor director de tesis por su orientación invaluable. Además, agradezco profundamente a mi pareja por estar siempre presente y ayudarme de innumerables formas. Su amor y apoyo fueron mi mayor fortaleza durante este proceso.

LITERATURA CITADA

Anderson, S.A.S. and Weir, J.T. (2022) ‘The role of divergent ecological adaptation during allopatric speciation in vertebrates’, *Science*, 378(6625), pp. 1214–1218. Available at: https://doi.org/10.1126/SCIENCE.ABO7719/SUPPL_FILE/SCIENCE.ABO7719_MDAR_REPRODUCIBILITY_CHECKLIST.PDF.

Azpiroz, A. (2005) ‘Notes on the natural history of the Andean Cock-of-the-Rock (*Rupicola peruviana*) in western Venezuela’, *Ornitologia Neotropical* [Preprint]. Available at: https://www.academia.edu/49212603/Notes_on_the_natural_history_of_the_Andean_Cock_of_the_Rock_Rupicola_peruviana_in_western_Venezuela (Accessed: 2 September 2023).

Beltrán-Suito, R. (2021) ‘Rojo: el color del Perú’, *Revista de Química PUCP*, 35(2). Available at: <https://revistas.pucp.edu.pe/index.php/quimica/article/view/24289/23106> (Accessed: 25 July 2022).

Berv, J.S. and Prum, R.O. (2014) ‘A comprehensive multilocus phylogeny of the Neotropical cotingas (Cotingidae, Aves) with a comparative evolutionary analysis of breeding system and plumage dimorphism and a revised phylogenetic classification’, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 81, pp. 120–136. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.09.001>.

Benalcazar, CE.; S. de B.F. (1984) ‘Historia natural del gallo de roca andino (*Rupicola peruviana sanguinolenta*)’, *Cespedesia*, 8, pp. 59-92 Nos 47–48. Available at: <https://doi.org/10.0/FONT/BOOTSTRAP-ICONS.CSS>.

Boria, R.A. *et al.* (2014) ‘Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models’, *Ecological Modelling*, 275, pp. 73–77. Available at: <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMODEL.2013.12.012>.

Brown, J.H., Stevens, G.C. and Kaufman, D.M. (2003) ‘THE GEOGRAPHIC RANGE: Size, Shape, Boundaries, and Internal Structure’, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.597>, 27, pp. 597–623. Available at: <https://doi.org/10.1146/ANNUREV.ECOLSYS.27.1.597>.

Bustamante, D.E. *et al.* (2019) ‘The complete mitochondrial genome of the national bird of Peru: *Rupicola peruvianus* (Aves, Passeriformes, Cotingidae)’, *Mitochondrial DNA Part B*, 4(2). Available at: <https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1688721>.

Cabanis, J.L. and Heine, F. (1859) 'Museum Heineanum', *Museum Heineanum : Verzeichniss der ornithologischen Sammlung des Oberamtmann Ferdinand Heine, auf Gut St. Burchard vor Halberstadt* /, T.2 (1859-1860). Available at: <https://doi.org/10.5962/BHL.TITLE.112135>.

Chesser, R.T. and Zink, R.M. (1994) 'MODES OF SPECIATION IN BIRDS: A TEST OF LYNCH'S METHOD', *Evolution; international journal of organic evolution*, 48(2), pp. 490–497. Available at: <https://doi.org/10.1111/J.1558-5646.1994.TB01326.X>.

Darwin, C. *et al.* (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or, The preservation of favoured races in the struggle for life*. 1st edn. Available at: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.82303>.

Dobzhansky, Th. (2015) 'Speciation as a Stage in Evolutionary Divergence', <https://doi.org/10.1086/280899>, 74(753), pp. 312–321. Available at: <https://doi.org/10.1086/280899>.

Elton, C. (1927) 'Animal ecology', *The MacMillan Company*, p. 207.

Frankham, R. *et al.* (2012) 'Implications of different species concepts for conserving biodiversity', *Biological Conservation*, 153, pp. 25–31. Available at: <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2012.04.034>.

Gaston, K.J. (2003) 'The structure and dynamics of geographic ranges', p. 304. Available at: https://books.google.com/books/about/The_Structure_and_Dynamics_of_Geographic.html?hl=es&id=zBqpX1ajLFMC (Accessed: 23 July 2022).

Gould, J. (1859) *Proceedings of the Zoological Society of London*. London: Academic Press, [etc.]. Available at: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/100589> (Accessed: 25 July 2022).

Grinnell, J. (1917) 'The Niche-Relationships of the California Thrasher', *Oxford University Press*, 34(4), pp. 427–433. Available at: <https://www.jstor.org/stable/4072271> (Accessed: 17 July 2022).

Guisan, A. and Thuiller, W. (2005) 'Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models', *Ecology Letters*, 8(9), pp. 993–1009. Available at: <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2005.00792.X>.

Guisan, A. and Zimmermann, N.E. (2000) 'Predictive habitat distribution models in ecology', *Ecological Modelling*, 135(2–3), pp. 147–186. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9).

Hazzi, N.A. *et al.* (2018) 'Biogeographic regions and events of isolation and diversification of the endemic biota of the tropical Andes', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(31), pp. 7985–7990. Available at: https://doi.org/10.1073/PNAS.1803908115/SUPPL_FILE/PNAS.1803908115.SAPP.PDF.

- Hilty, S.L. *et al.* (2001) 'Guia de las aves de Colombia.' Available at: <https://asociacioncolombianadeornitologia.org/producto/guia-de-las-aves-de-colombia-hilty-brown-reimpresion-en-espanol/> (Accessed: 7 October 2023).
- Hoyo, J. del. *et al.* (1992) 'Handbook of the birds of the world'.
- Hutchinson, G.E. (1957) 'Concluding Remarks', *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0), pp. 415–427. Available at: <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>.
- James, F.C. *et al.* (1984) 'The Grinnellian niche of the wood thrush.', *American Naturalist*, 124(1), pp. 17–47. Available at: <https://doi.org/10.1086/284250>.
- Kearney, M. (2006) 'Habitat, environment and niche: what are we modelling?', *Oikos*, 115(1), pp. 186–191. Available at: <https://doi.org/10.1111/J.2006.0030-1299.14908.X>.
- Kirwan, G.M. and Green, Graeme. (2011) 'Cotingas and manakins', p. 624.
- Kozak, K.H., Graham, C.H. and Wiens, J.J. (2008) 'Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology', *Trends in Ecology and Evolution*, pp. 141–148. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.001>.
- Latham, J. (1790) 'Index ornithologicus, sive, Systema ornithologiae', *Index ornithologicus, sive, Systema ornithologiae : complectens avium divisionem in classes, ordines, genera, species, ipsarumque varietates : adjectis synonymis, locis, descriptionibus, &c*, v.2 (1790). Available at: <https://doi.org/10.5962/BHL.TITLE.131313>.
- Linares-Romero, L.G. *et al.* (2020) 'Birds of the chingaza national park and buffer zone, eastern cordillera colombia', *Biota Colombiana*. Available at: <https://doi.org/10.21068/c2020.v21n01a09>.
- Linné, C. von, (1766) 'Caroli a Linné ... Systema naturae', *Caroli a Linné ... Systema naturae : per regna tria natura, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* / [Preprint]. Available at: <https://doi.org/10.5962/BHL.TITLE.68927>.
- Mani, G.S. and Clarke, B.C. (1990) 'Mutational order: a major stochastic process in evolution', *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 240(1297), pp. 29–37. Available at: <https://doi.org/10.1098/RSPB.1990.0025>.
- McCormack, J.E., Zellmer, A.J. and Knowles, L.L. (2010) 'Does niche divergence accompany allopatric divergence in Aphelocoma jays as predicted under ecological speciation?: Insights from tests with niche models', *Evolution*, 64(5), pp. 1231–1244. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00900.x>.
- McKinnon, J.S. *et al.* (2004) 'Evidence for ecology's role in speciation', *Nature*, 429(6989), pp. 294–298. Available at: <https://doi.org/10.1038/NATURE02556>.

- Meza Mori, G. *et al.* (2023) ‘Does climate change impact the potential habitat suitability and conservation status of the national bird of Peru (*Rupicola peruvianus*) ?’, *Biodiversity and Conservation*, 32(7), pp. 2323–2344. Available at: <https://doi.org/10.1007/S10531-023-02606-X/TABLES/4>.
- Milesi, F.A., Lopez, J. and Casenave, D.E. (no date) ‘El nicho : conceptos y aplicaciones’.
- Molina-Henao, Y.F. and Hopkins, R. (2019) ‘Autopolyploid lineage shows climatic niche expansion but not divergence in *Arabidopsis arenosa*’, *American Journal of Botany*, 106(1), pp. 61–70. Available at: <https://doi.org/10.1002/AJB2.1212>.
- Nosil, P., Feder, J.L. and Gompert, Z. (2021) ‘How many genetic changes create new species?’, *Science*, 371(6531), pp. 777–779. Available at: <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.ABF6671>.
- Nosil, P., Funk, D.J. and Ortiz-Barrientos, D. (2009) ‘Divergent selection and heterogeneous genomic divergence’, *Molecular Ecology*, 18(3), pp. 375–402. Available at: <https://doi.org/10.1111/J.1365-294X.2008.03946.X>.
- Payne, P., Polechová, J. and Payne, P. (2020) ‘Sympatric ecological divergence with coevolution of niche preference: Sympatric divergence with niche choice’, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1806). Available at: <https://doi.org/10.1098/RSTB.2019.0749>.
- Peterson, A.T. (2001) ‘Predicting species’ geographic distributions based on ecological niche modeling’, *The Condor*, 103(3) : 599-605 [Preprint]. Available at: <https://doi.org/10.1650/0010>.
- Peterson, A.T., Soberón, J. and Sánchez-Cordero, V. (1999) ‘Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time’, *Science*, 285(5431), pp. 1265–1267. Available at: <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.285.5431.1265>.
- De Queiroz, K. (2007) ‘Species concepts and species delimitation’, *Systematic Biology*, 56(6), pp. 879–886. Available at: <https://doi.org/10.1080/10635150701701083>.
- Restall, R.L., Rodner, Clemencia. and Lentino R., Miguel. (2007) ‘Birds of northern South America : an identification guide’.
- Rundle, H.D. and Nosil, P. (2005) ‘Ecological speciation’, *Ecology Letters*, 8(3), pp. 336–352. Available at: <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2004.00715.X>.
- Schluter, D. (2001) ‘Ecology and the origin of species’, *Trends in Ecology and Evolution*, 16(7), pp. 372–380. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02198-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02198-X).
- Schluter, D. (2009) ‘Evidence for ecological speciation and its alternative’, *Science*, 323(5915), pp. 737–741. Available at: https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1160006/SUPPL_FILE/SCHLUTER.SOM.PDF.
- Schulenberg, T.S. *et al.* (2010) ‘Birds de Peru’, pp. 1–665.

Snow, D. (2020) ‘Andean Cock-of-the-rock (*Rupicola peruvianus*)’, in *Birds of the World*. Available at: <https://doi.org/10.2173/bow.andcot1.01>.

Soberón, J. (2007) ‘Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species’, *Ecology Letters*, 10(12), pp. 1115–1123. Available at: <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2007.01107.X>.

Soberón, J. and Nakamura, M. (2009a) ‘Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions’, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(SUPPL. 2), pp. 19644–19650. Available at: <https://doi.org/10.1073/PNAS.0901637106/ASSET/71254AE4-9B73-4EF9-BC8B-415B7186AD07/ASSETS/GRAPHIC/ZPQ05409-9868-M03.JPEG>.

Soberón, J. and Nakamura, M. (2009b) ‘Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions’, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(SUPPL. 2), pp. 19644–19650. Available at: <https://doi.org/10.1073/PNAS.0901637106/ASSET/71254AE4-9B73-4EF9-BC8B-415B7186AD07/ASSETS/GRAPHIC/ZPQ05409-9868-M03.JPEG>.

Soberon, J. and Peterson, A.T. (2005) ‘Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species’ Distributional Areas’, *Biodiversity Informatics*, 2(0). Available at: <https://doi.org/10.17161/BI.V2I0.4>.

Taczanowski, W. (1884) ‘Ornithologie du Pérou’, *Ornithologie du Pérou, par Ladislas Taczanowski*, t.1 (1884). Available at: <https://doi.org/10.5962/BHL.TITLE.14183>.

Warren, D.L., Glor, R.E. and Turelli, M. (2008a) ‘ENVIRONMENTAL NICHE EQUIVALENCY VERSUS CONSERVATISM: QUANTITATIVE APPROACHES TO NICHE EVOLUTION’, *Evolution*, 62(11), pp. 2868–2883. Available at: <https://doi.org/10.1111/J.1558-5646.2008.00482.X>.

Warren, D.L., Glor, R.E. and Turelli, M. (2008b) ‘ENVIRONMENTAL NICHE EQUIVALENCY VERSUS CONSERVATISM: QUANTITATIVE APPROACHES TO NICHE EVOLUTION’, *Evolution*, 62(11), pp. 2868–2883. Available at: <https://doi.org/10.1111/J.1558-5646.2008.00482.X>.

Wiens, J.J. (2004) ‘Speciation and ecology revisited: Pylogenetic niche conservatism and the origin of species’, *Evolution*, 58(1), pp. 193–197. Available at: <https://doi.org/10.1111/J.0014-3820.2004.TB01586.X>.

Wiens, J.J. *et al.* (2010) ‘Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology’, *Ecology Letters*, 13(10), pp. 1310–1324. Available at: <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2010.01515.X>.

Wiens, J.J. and Graham, C.H. (2005) ‘Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology’, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, pp. 519–539. Available at: <https://doi.org/10.1146/ANNUREV.ECOLSYS.36.102803.095431>.

Tabla 1. Variables bioclimáticas obtenidas de WorldClim
(<https://www.worldclim.org/data/bioclim.html>).

Variable	Descripción
BIO 1	Temperatura Media Anual (°C)
BIO 2	Rango medio diurno (Media mensual (temperatura máxima - temperatura mínima)) (°C)
BIO 3	Isotermalidad (BIO2/BIO7) (×100)
BIO 4	Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar ×100)
BIO 5	Temperatura máxima del mes más cálido (°C)
BIO 6	Temperatura mínima del mes más frío (°C)
BIO 7	Rango Anual de Temperatura (BIO5-BIO6) (°C)
BIO 8	Temperatura media del trimestre más húmedo(°C)
BIO 9	Temperatura media del trimestre más seco (°C)
BIO 10	Temperatura media del trimestre más cálido (°C)
BIO 11	Temperatura media del trimestre más frío (°C)
BIO 12	Precipitación Anual (mm)
BIO 13	Precipitación del mes más húmedo (mm)
BIO 14	Precipitación del Mes Más Seco (mm)
BIO 15	Estacionalidad de las Precipitaciones (Coeficiente de Variación)
BIO 16	Precipitación del trimestre más húmedo (mm)
BIO 17	Precipitación del Cuarto Más Seco (mm)
BIO 18	Precipitación del trimestre más cálido (mm)
BIO 19	Precipitación del Cuarto Más Frío (mm)

Tabla 2. Valores de D-schoener (“D”) y de las pruebas de equivalencia y similitud (“sim1=AvsB, donde B sería la especie aleatoria; sim2=BvsA, donde A sería la especie aleatoria”). Los resultados con negrilla fueron los más relevantes.

Subespecies (AvsB)	Valor D	Prueba de equivalencia (H0=Conservadurismo)	Prueba de similitud (Sim1=AvsB Sim2=BvsA)
		Valor - p	
<i>R.p. sanguinolentus</i> vs <i>R.p. peruvianus</i>	0.203	>0.999	0.124 0.292
<i>R.p. sanguinolentus</i> vs <i>R.p. saturatus</i>	0.110	0.001	0.467 0.391
<i>R.p. sanguinolentus</i> vs <i>R.p. aequatorialis</i>	0.480	0.001	0.026 0.018
<i>R.p. aequatorialis</i> vs <i>R.p. peruvianus</i>	0.213	>0.999	0.125 0.307
<i>R.p. aequatorialis</i> vs <i>R.p. saturatus</i>	0.245	>0.999	0.183 0.286
<i>R.p. saturatus</i> vs <i>R.p. peruvianus</i>	0.540	>0.999	0.005 0.092
<i>R.p. sanguinolentus</i> vs <i>R. rupicola</i>	0.126	0.004	0.259 0.331
<i>R.p. aequatorialis</i> vs <i>R. rupicola</i>	0.201	0.001	0.085 0.422
<i>R.p. saturatus</i> vs <i>R. rupicola</i>	0.310	0.001	0.007 0.238
<i>R.p. peruvianus</i> vs <i>R. rupicola</i>	0.278	>0.999	0.031 0.224

Tabla 3. Valores de amplitud y óptimo de los nichos ecológicos para cada comparación entre subespecies.

ÓPTIMO						
Subespecies	<i>R.p.</i> <i>sanguinolentus</i> vs <i>R.p.</i> <i>saturatus</i>	<i>R.p.</i> <i>sanguinolentus</i> vs <i>R.p.</i> <i>peruvianus</i>	<i>R.p.</i> <i>sanguinolentus</i> vs <i>R.p.</i> <i>aequatorialis</i>	<i>R.p.</i> <i>aequatorialis</i> vs <i>R.p.</i> <i>saturatus</i>	<i>R.p.</i> <i>saturatus</i> vs <i>R.p.</i> <i>peruvianus</i>	<i>R.p.</i> <i>aequatoriali</i> s vs <i>R.p.</i> <i>peruvianus</i>
PC1	>0.999	>0.999	<0.001	<0.001	>0.999	<0.001
PC2	>0.999	>0.999	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
AMPLITUD						
PC1	<0.001	<0.001	0.999	>0.999	>0.999	>0.999
PC2	>0.999	0.554	>0.999	>0.999	0.001	>0.999

Tabla 4. Valores de amplitud y óptimo de los nichos ecológicos para cada comparación entre las subespecies y la especie hermana *R. rupicola*.

ÓPTIMO				
	<i>R.p.</i> <i>sanguinolentus</i> vs <i>R. rupicola</i>	<i>R.p.</i> <i>saturatus</i> vs <i>R.</i> <i>rupicola</i>	<i>R.p.</i> <i>peruvianus</i> vs <i>R.</i> <i>rupicola</i>	<i>R.p.</i> <i>aequatorialis</i> vs <i>R. rupicola</i>
Media1 <= 0	>0.999	>0.999	>0.999	>0.999
Media2 >=0	<0.001	>0.999	<0.001	<0.001
AMPLITUD				
Media1 <= 0	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Media2 >=0	>0.999	>0.999	>0.999	>0.999

Figura 1. Diagrama para los análisis del estadístico D, las pruebas de similitud y equivalencia.

Figura 2. Diagrama de PCA-env realizado con las variables bioclimáticas.

Figura 3. Mapa de distribución realizado con los puntos de ocurrencias obtenidas en GBIF para las cuatro subespecies de *Rupicola peruvianus* y la especie *Rupicola rupicola*. Las barreras estudiadas por Hazzi *et al* (2018) se señalan con líneas blancas.

Figura 4. Modelos de nichos ecológicos para las comparaciones entre las cuatro subespecies de *R. peruvianus* y estas con *R. rupicola*.

Figura 5. Pruebas de equivalencia para las comparaciones entre las cuatro subespecies de *R. peruvianus* y entre estas con *R. rupicola*.

Figura 6. Pruebas de similitud para las comparaciones entre las cuatro subespecies de *R. peruvianus* y entre estas con *R. rupicola*.

Figura 7. Diagrama de cajas para los valores de PC1 y PC2 de las cuatro subespecies de *R. peruvianus* y *R. rupicola*.













