

Análisis de la sensibilidad de la reconstrucción de estados ancestrales variando métodos de reconstrucción, modelos de transformación y codificación de caracteres

Daniela Pachón Prada

Trabajo de Grado para Optar al Título de Bióloga

Director

Héctor Emilio Ramírez Chaves

PhD. Ciencias Biológicas

Codirector

Daniel Rafael Miranda Esquivel

PhD. Ciencias Naturales

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2021

### **Agradecimientos**

A mis directores Héctor Emilio Ramírez Chaves y Daniel Rafael Miranda Esquivel, por su apoyo, confianza y enseñanzas durante el desarrollo y culminación del trabajo de grado.

A mis amigos, por su acompañamiento durante todo mi proceso académico.

A mi familia, por su cariño, aliento e incondicionalidad.

**Tabla de Contenido**

	<b>Pág.</b>
Introducción .....	7
1. Objetivos .....	9
1.1. Objetivo General .....	9
1.2. Objetivos Específicos.....	9
2. Métodos.....	10
2.1. Búsquedas de literatura .....	10
2.2. Codificaciones de estado.....	10
2.3. Filogenia .....	11
2.4. Reconstrucción de estados ancestrales.....	12
2.5. Análisis de sensibilidad.....	12
3. Resultados .....	13
4. Discusión.....	14
5. Conclusiones .....	16
Referencias Bibliográficas .....	20

**Lista de Figuras**

Figura 1. Representación gráfica de la reconstrucción de estados ancestrales realizada en la topología propuesta por Upham et al. (2019) bajo los cambios de valores en los tres parámetros evaluados.....	17
Figura 2. Comparaciones entre las reconstrucciones de dieta ancestral bajo distintos valores de parámetros, dados los valores de nodos comunes.....	18
Figura 3. Comparación de las reconstrucciones obtenidas en este trabajo con parsimonia (A) y MV (B) con trabajos previos sobre la dieta ancestral de Phyllostomidae .....	20

## Resumen

**Título:** Análisis de la sensibilidad de la reconstrucción de estados ancestrales variando métodos de reconstrucción, modelos de transformación y codificación de caracteres\*

**Autor:** Daniela Pachón Prada\*\*

**Palabras Clave:** ancestral, Chiroptera, reconstrucción, sensibilidad, Phyllostomidae

**Descripción:** La reconstrucción de estados ancestrales depende de parámetros que pueden tomar diversos valores, y dependiendo de estos valores se pueden obtener diferentes resultados. Por consiguiente, se evaluó la sensibilidad de la reconstrucción ancestral de la dieta de los murciélagos de la familia Phyllostomidae, usando dos métodos: parsimonia y Máxima verosimilitud; tres modelos de transformación: uno simétrico, y dos asimétricos; y cinco codificaciones de estado: dos multiestado y tres binarias. Encontramos que Máxima verosimilitud es más estable que parsimonia bajo todas las transformaciones. Máxima verosimilitud y parsimonia presentan el mayor número de nodos comunes cuando la matriz de transformación es simétrica, contrario a cuando la transformación es asimétrica. Aun así, el método fue el parámetro que alteró en menor medida las reconstrucciones, ya que al comparar nuestros resultados con otras propuestas de dieta ancestral en Phyllostomidae, no presentaron diferencias evidentes. En contraste, las codificaciones comparadas entre sí, demostraron resultados distintos. Considerando lo anterior, concluimos que la reconstrucción de estados ancestrales es sensible al cambio en los valores de los tres parámetros evaluados. Por lo tanto, es fundamental realizar análisis de sensibilidad de los parámetros a usar, y conocer el comportamiento de los resultados bajo distintos escenarios para evitar posibles sesgos metodológicos.

---

\* Trabajo de grado

\*\* Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Universidad Industrial de Santander

**Abstract**

**Title:** Sensitivity analysis of ancestral state reconstruction varying reconstruction methods, transformation models and characters codification\*

**Author:** Daniela Pachon Prada\*\*

**Key Words:** ancestral, Chiroptera, reconstruction, sensibility, Phyllostomidae

**Description:** The ancestral states reconstruction depends on parameters that can take different values and depending on these values, different results can be obtained. Therefore, the sensitivity of the ancestral diet reconstruction of the bats of the family Phyllostomidae was evaluated, using two methods: parsimony and Maximum likelihood; three transformation models: one symmetric, and two asymmetric; and five state encodings: two multistate and three binaries. We find that Maximum likelihood is more stable than parsimony under all transformations. Maximum likelihood and parsimony have the highest number of common nodes when the transformation matrix is symmetric, contrary to when the transformation is asymmetric. Even so, the method was the parameter that less disturbing reconstruction reconstructions, since when comparing our results with other proposals for an ancestral diet in Phyllostomidae, they show no obvious differences. In contrast to the encodings, when compared to each other, showed different results. Considering the above, we conclude that the reconstruction of ancestral states is sensitive to the change in the values of the three parameters evaluated. Therefore, it is essential to carry out sensitivity analysis of the parameters to be used, and to know the behavior of the results under different scenarios to avoid possible methodological biases.

---

\* Degree work

\*\* Faculty of Sciences, School of Biology, Universidad Industrial de Santander

## Introducción

La reconstrucción de estados ancestrales es un conjunto de técnicas que permiten estudiar la historia evolutiva de un rasgo, al estimar su condición en el ancestro de un grupo taxonómico, dados los estados del carácter en las especies actuales (Joy et al., 2016). Con esta técnica se pueden testear hipótesis evolutivas (Royer-Carenzi et al., 2013) y de procesos de selección (Messier y Stewart, 1997), evaluar la evolución de caracteres correlacionados (Swofford y Maddison, 1992), mapear mutaciones en una filogenia (Nielsen, 2002) y resolver conflictos taxonómicos (Schäffer et al., 2010). Para ser llevada a cabo, son necesarios parámetros como: la filogenia resuelta del grupo, un modelo de evolución del carácter, un método de reconstrucción, la codificación de los caracteres en las especies actuales, la incertidumbre filogenética, la longitud de las ramas, la tasa de heterogeneidad de los caracteres, entre otros (Ronquist, 2004; Hardy, 2006; Duchêne y Lanfear, 2015; King y Lee, 2015; Joy et al., 2016). Estos parámetros pueden tomar distintos valores, provocando cambios en los resultados del análisis (Felsenstein, 1985; Ree y Donoghue, 1998; Huelsenbeck et al., 2003; Ronquist, 2004; Hardy y Linder, 2005; Bollback, 2006; Royer-Carenzi et al., 2013; Holland et al., 2020).

Dada la variedad de parámetros, y valores que estos pueden tomar en la reconstrucción de estados ancestrales, se ha discutido acerca de cuáles valores de parámetro permiten resultados más acertados (Hardy y Linder, 2005; Royer-Carenzi, 2013; Holland et al., 2020). Así, varios autores (e.g., Hardy y Linder, 2005; Hardy, 2006) han señalado las problemáticas y soluciones al momento de reconstruir estados ancestrales de rasgos ecológicos, los cuales no son rastreables en el registro fósil y cuya expresión en las especies frecuente ser multiestado. Esta última condición es de gran

interés, puesto que en ocasiones no se considera la condición multiestado, suscitando a asumir un único estado en el ancestro (Hardy y Linder, 2005; Hardy, 2006).

Un carácter ecológico comúnmente empleado en reconstrucción de estados ancestrales ha sido la dieta, la cual ha sido evaluada en grupos como peces (Huie et al., 2019; Knudsen et al., 2019), aves (Chen y Zhao, 2019), gasterópodos (Goodheart et al., 2017), insectos (Rainford y Mayhew, 2015) y murciélagos, principalmente de la familia Phyllostomidae (Monteiro y Nogueira, 2011; Rojas et al., 2011). Para la estimación de la dieta ancestral en este último grupo se han empleado los tres métodos de reconstrucción ancestral propuestos, parsimonia, Máxima verosimilitud (MV) e Inferencia Bayesiana (IB) (Joy et al. 2016; Bremer, 1992; Pagel, 1999; Ronquist, 2004), codificaciones multiestado y binarias, filogenias con distinto nivel de resolución y modelos de transformación simétricos y asimétricos (Ferrarezzi y Gimenez, 1996; Wetterer et al., 2000; Datzmann et al., 2010; Monteiro y Nogueira, 2011; Rojas et al., 2011). Por otro lado, Phyllostomidae es la familia de los murciélagos con la mayor cantidad de hábitos alimenticios reportados para Chiroptera (Gardner, 1977; Fenton y Simmons, 2015), y que pueden presentar especies con más de un tipo de dieta (Gardner, 1977; dos Reis y Peracchi, 1987; Bernard, 2003). Aun así, dado que la dieta es un carácter ecológico, no se han testado los parámetros y considerado las problemáticas que conlleva reconstruir el estado ancestral de este tipo de caracteres. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es evaluar el comportamiento de la reconstrucción de estados ancestrales bajo valores distintos de tres parámetros: método de reconstrucción, modelo de transformación y codificación de caracteres; mediante un análisis de sensibilidad (Wheeler, 1995), usando como modelo biológico la dieta de las especies de la familia Phyllostomidae.

## **1. Objetivos**

### **1.1. Objetivo General**

Evaluar el resultado de la reconstrucción de la dieta ancestral en Phyllostomidae al variar métodos de reconstrucción, modelos de transformación o codificación de caracteres.

### **1.2. Objetivos Específicos**

Categorizar las dietas de las especies de la familia Phyllostomidae en relación con las codificaciones a testear.

Estimar la dieta ancestral de Phyllostomidae a partir de los parámetros y valores considerados.

Contrastar los resultados de las diferentes reconstrucciones realizadas de la dieta ancestral.

## 2. Métodos

### 2.1. Búsquedas de literatura

Para reconstruir la dieta ancestral de la raíz y nodos internos de Phyllostomidae se buscó literatura sobre la dieta de los murciélagos de esta familia y dos especies de Mormoopidae, presentes en la filogenia para mamíferos actuales propuesta por Upham et al. (2019), usando las palabras clave “dieta”, “comida”, “contenido estomacal” y “hábito alimenticio”, en español, inglés, portugués y francés en la base de datos de Google Académico con la herramienta Octoparse v.8.1.24.90111 (Octopus Data Inc., 2020). De las búsquedas, solo se incluyeron registros de observaciones directas de consumo, e ítems alimenticios hallados en refugios, heces y contenidos estomacal o intestinal. Las dietas fueron asignadas a las categorías insectivoría, carnivoría, hematofagia, frugivoría y nectarivoría, acorde con Rojas et al. (2011).

### 2.2. Codificaciones de estado

Se manejaron cinco esquemas de codificación de estado, dos codificaciones multiestado llamadas matriz base y matriz multiestado; y tres codificaciones binarias denominadas matriz binaria 1, 2 y 3, siguiendo a Pleijel (1995), Kever y Hart (2008), Rojas et al. (2011), Pereira et al. (2015) y Knudsen et al. (2019). Las matrices fueron codificadas teniendo en cuenta los reportes de dieta obtenidos de las búsquedas de literatura de la siguiente manera:

i) Matriz base (Mb), incluye cinco caracteres (insectivoría, carnivoría, hematofagia, frugivoría y nectarivoría) de cuatro estados (ausente, complementario, predominante y estricto). Para su codificación se calcularon las frecuencias de reportes bibliográficos de dieta para cada especie, asignando los estados, acorde con los intervalos de frecuencia de reporte propuestos por

Monteiro y Nogueira (2011) y Rojas et al. (2011), modificando estos intervalos a valores más restrictivos: ausente 0-0.05; complementario 0.051-0.5; predominante, 0.51-0.94, y estricto, 0.95-1.

ii) Codificación multiestado (Multiestado), que incluye un solo carácter de cinco estados (insectivoría, carnivoría, hematofagia, frugivoría y nectarivoría) codificados según las dietas con frecuencia de reporte  $> 0.5$ .

iii) Codificaciones binarias, que incluyen cinco caracteres (insectivoría, carnivoría, hematofagia, frugivoría y nectarivoría) de dos estados (presente y ausente), con frecuencias de reporte para la asignación del estado presente  $\geq 0.05$  para la codificación binaria 1 (B1),  $\geq 0.5$  para la codificación binaria 2 (B2) y  $\geq 0.95$  para la codificación binaria 3 (B3).

### 2.3 Modelos de transformación.

Se construyeron tres matrices de transformación para la reconstrucción de la dieta ancestral con todas las codificaciones: tasas de transformación simétricas, tasas de transformación asimétricas favoreciendo múltiples apariciones ( $0 \rightarrow 1$ ) y tasas de transformación asimétricas favoreciendo reversiones ( $1 \rightarrow 0$ ). Se asignaron los valores de cambio 1.0 y 2.9 debido a que si la diferencia entre los valores de cambio es mayor a 1.9 las tasas de cambio no eran leídas por las funciones (mencionadas adelante) para reconstruir el estado ancestral.

### 2.3. Filogenia

Para obtener la reconstrucción de la dieta ancestral de Phyllostomidae, se empleó la topología propuesta por Upham et al. (2019), denominada en el trabajo original “Global RAxML tree”, filogenia obtenida con el mayor número de especies y evidencia empleada en dicho trabajo. Esta topología fue podada, ajustándola a las especies para las cuales se obtuvo reporte de dieta en

la literatura, usando la función `drop.tip` del paquete `ape` v. 5.4-1 (Paradis y Schliep, 2019) en el lenguaje R (R Core Team, 2021). La nomenclatura de las terminales en el árbol se actualizó usando como referencia *The Mammal Diversity Database* v. 1.5 (Burgin et al., 2018), debido a que hubo cambios taxonómicos para los géneros *Dermanura*, *Mimon* y *Vampyressa*, desde la publicación de la filogenia en cuestión.

#### **2.4. Reconstrucción de estados ancestrales**

Las reconstrucciones de estados ancestrales se realizaron con dos enfoques metodológicos, parsimonia y Máxima verosimilitud (MV), las tres matrices de transformación y las cinco codificaciones de estado, con las funciones `ace` del paquete `ape` v. 5.4-1 (Paradis y Schliep, 2019) para MV, bajo el modelo de Markov para estados discretos (Mk; Pagel, 1999), y `asr_max_parsimony` del paquete `castor` v 1.6.7 (Louca y Doebeli, 2018) para parsimonia, en R.

#### **2.5. Análisis de sensibilidad**

Para determinar la sensibilidad de la reconstrucción de estados ancestrales a los distintos valores de parámetros se calculó el número de nodos que compartieran la misma asignación de estado ancestral entre distintos pares de reconstrucciones, escalado por el número máximo de nodos registrados en cualquiera de los pares comparados. Este valor es denominado conteo de nodos comunes.

Para comparar las reconstrucciones de dieta obtenidas con trabajos anteriores sobre la dieta ancestral de *Phyllostomidae* se realizó el mismo conteo de nodos comunes explicado anteriormente para los nodos de las 11 subfamilias y la raíz de *Phyllostomidae*, propuestas por Baker et al. (2016). Para facilitar las comparaciones, los resultados de las reconstrucciones de la codificación Mb se dividieron en tres categorías de frecuencia complementaria, predominante y estricta.

El código usado en estos análisis se encuentra disponible en el enlace GitHub <https://github.com/DanielaP10/Sensibilidad-reconstruccion-de-estados-ancestrales>

### 3. Resultados

Se revisaron 104 trabajos sobre la dieta de 108 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae y dos de Mormoopidae, de los cuales se obtuvieron 335 reportes de dieta.

Las reconstrucciones obtenidas con Parsimonia y MV usando la transformación simétrica comparten 81 % de nodos comunes, mientras que las generadas con las transformaciones que favorecen múltiples apariciones y reversiones comparten 53 y 63 % de nodos comunes respectivamente. Adicionalmente, las comparaciones de ambos métodos demostraron que los resultados de estos son más semejantes dentro de ellos que entre ellos, dado que bajo las transformaciones asimétricas MV genera reconstrucciones que comparten 99 % de nodos comunes, mientras que en parsimonia comparten el 43 %. Aun así, el valor de nodos comunes entre transformaciones simétricas y asimétricas dentro de los métodos es cercano, con 70 % para MV y 61 y 71 % (transformación asimétrica que favorece múltiples apariciones y reversiones respectivamente) en parsimonia (Figuras 1 y 2).

Mb y B1 fueron las codificaciones con mayor similitud en sus reconstrucciones, con valores de nodos comunes en el rango de 72 a 99 %, entre ambos métodos. Contrario a estas, las comparaciones entre las reconstrucciones generadas por las codificaciones binarias obtuvieron valores de nodos comunes entre 13 y 68 % (Figura 2). Por otro lado, la cantidad de nodos reconstruidos cambió con respecto al rango de frecuencia empleado en la construcción de las

codificaciones binarias, debido a que cuando la frecuencia de dieta se excluía a valores mayores a 0.95 (codificación B3), el número de nodos reconstruidos disminuía, contrario al caso donde estas frecuencias eran mayores a 0.05 (codificación B1) (Figura 1).

En las estimaciones de estado ancestral por dieta, vistas como caracteres, frugivoría e insectivoría fueron reconstruidas bajo todos los posibles escenarios, mientras que carnivoría, hematofagia y nectarivoría, no. De estas, las que presentaron mayor número de nodos comunes en las comparaciones entre parámetros fueron frugivoría y hematofagia bajo la transformación asimétrica que favorece las reversiones, en ambos métodos (Figura 2 C, 2-3). En contraste, carnivoría no fue reconstruida en ningún escenario de B3 y B2 en parsimonia, debido a las pocas especies con frecuencias de reportes de este tipo de dieta mayores a 0.5 en la familia (Figura 1 y 2).

#### **4. Discusión**

El comportamiento observado de la reconstrucción de estados ancestrales bajo matrices de transformación asimétricas en MV, el cual no indica cambio en los resultados debido al tipo de transformación, ha sido reportado previamente en estudios empleando estados continuos (Holland et al., 2020). Así mismo, el comportamiento de este análisis usando parsimonia y transformaciones asimétricas, demostró que la reconstrucción de estados ancestrales realizada con dicho método se ve afectada por la asimetría de las matrices de transformación, correspondiendo a lo demostrado por Holland et al., (2020), debido a que el método asume transformaciones simétricas para explicar los cambios de estado. Sin embargo, MV y parsimonia pueden ser congruentes bajo

transformaciones simétricas (Pagel, 1999; Ekman et al., 2008; Wu et al., 2015), como lo encontrado en este trabajo.

Por otro lado, los resultados permiten afirmar que la codificación multiestado, la más usada en reconstrucciones de dieta ancestral (Rojas et al., 2011; Goodheart et al., 2017; Huie et al., 2019; Knudsen et al., 2019), presenta menor dificultad de manejo, ya que, solo es necesario reconstruir el carácter una vez, lo cual a su vez permite asignar directamente los estados ancestrales a los nodos, dados estos resultados. Sin embargo, esta codificación brinda poca información sobre los hábitos alimenticios de los ancestros, ya que no considera los diversos hábitos que pueden presentar las especies actuales (Hardy, 2006). En contraste, Mb fue la codificación más informativa de las tres empleadas, aunque dificulta establecer una dieta ancestral en los nodos internos, dado que esta codificación depende del resultado neto de las reconstrucciones (máxima probabilidad en MV y la asignación del estado distinto a ausente en parsimonia). Por otro lado, las codificaciones binarias que también son frecuentemente empleadas (Keever y Hart, 2008; Royer-Carenzi et al., 2013; Pereira et al., 2015; Wu et al., 2015) fueron las más complejas de construir. Sin embargo, estas permiten entender el efecto que genera la interpretación del rasgo a evaluar en la reconstrucción, ya que en comparación con la codificación Mb y multiestado fragmenta las dietas según su representatividad, dadas las frecuencias de reportes en las especies (Pleijel, 1995).

Datzmann et al. (2010) y Monteiro y Nogueira (2011) han reconstruido la dieta ancestral de los nodos internos y la raíz de la familia Phyllostomidae usando una codificación multiestado en MV bajo modelos de transformación simétricos y Rojas et al. (2011) con Inferencia Bayesiana y modelos de transformaciones asimétricos. Aun así, de las reconstrucciones realizadas en este trabajo, las que presentaron valores de nodos comunes más altos (80, 66 y 66 % respectivamente) con las propuestas anteriores fueron la codificación Mb, estados complementarios, bajo tasas de

transformación asimétricas en MV, y esta misma codificación en parsimonia, con valores de nodos comunes de 60, 58 y 58% respectivamente (Figura 3). Aunque bajo las transformaciones asimétricas los métodos compartieron menos nodos comunes en comparación con lo obtenido bajo la transformación simétrica, los resultados de estas comparaciones pueden ser un indicativo de que el método de reconstrucción sería el parámetro que menos genera cambios en los resultados de la reconstrucción de estados ancestrales, resultado igualmente encontrado por Schäffer et al. (2010).

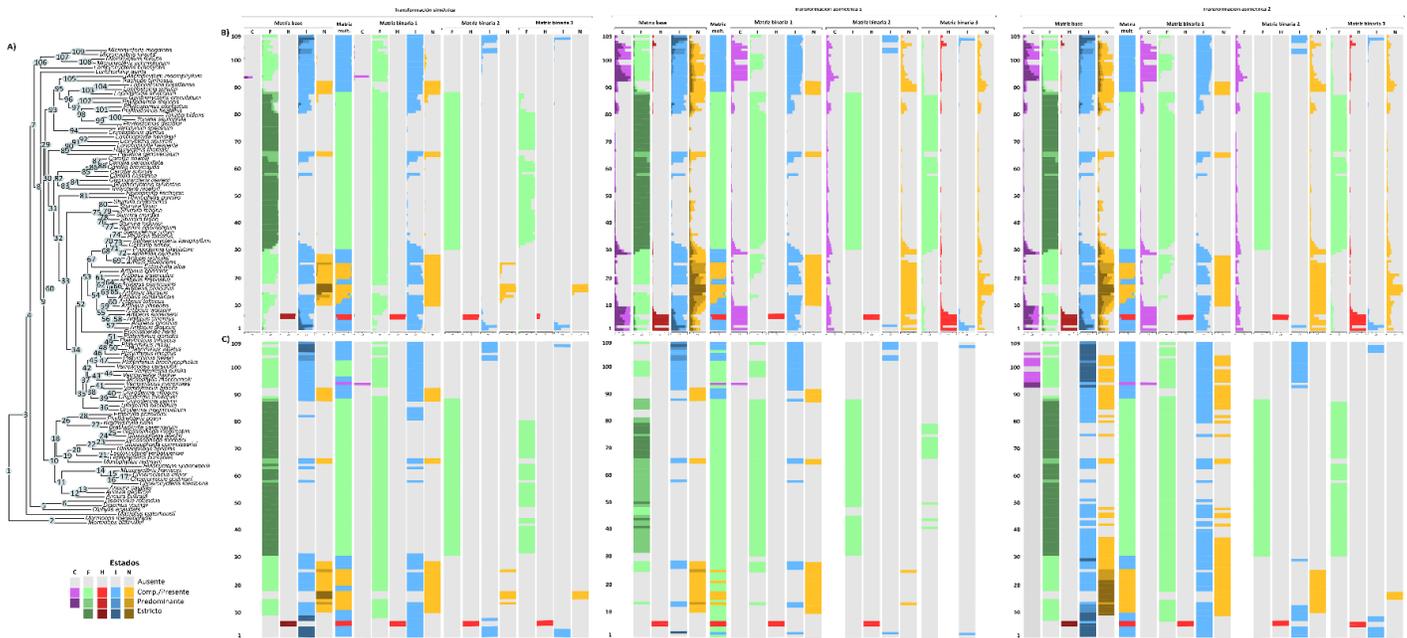
## 5. Conclusiones

Este trabajo brinda una aproximación a la comprensión del comportamiento de la reconstrucción de estados ancestrales, en este caso, al cambio de los valores de tres parámetros: métodos de reconstrucción, modelos de transformación y codificación del carácter. Al detallar el efecto diferencial de cada parámetro en la reconstrucción de estados ancestrales, los análisis de sensibilidad indican que los cambios de los resultados obtenidos con los métodos y transformaciones son debido principalmente a la transformación (para los métodos) y método (para las transformaciones) empleado. Por otro lado, se sugiere el uso de codificaciones que consideren los posibles polimorfismos ancestrales, en un rasgo ecológico, como las codificaciones Matriz base y Binarias, aunque esta decisión estaría principalmente ligada al manejo del carácter por parte del investigador y a la pregunta de investigación. En cuanto a la elección de los valores de parámetro, no se encontraron argumentos que motivan la elección de un valor sobre otro, siendo preferible realizar un análisis de sensibilidad para escoger dichos valores previamente a concluir una pregunta de investigación con base en lo obtenido en una reconstrucción de estados ancestrales, con el fin de evitar posibles sesgos de interpretación.

## Presentación de figuras

## Figura 1.

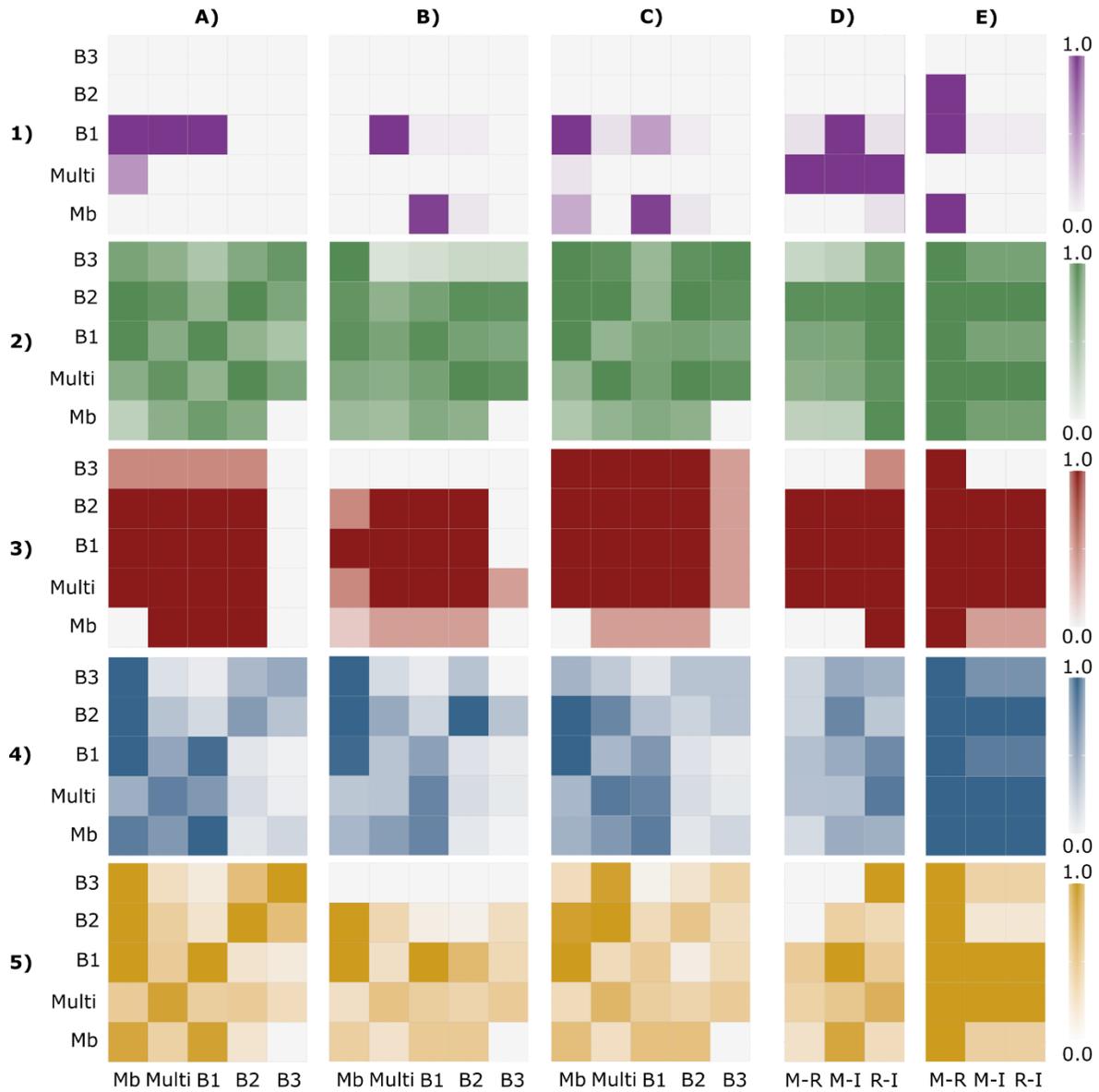
Representación gráfica de la reconstrucción de estados ancestrales realizada en la topología propuesta por Upham et al. (2019) bajo los cambios de valores en los tres parámetros evaluados.



*Nota.* La numeración de nodos en la topología (A) indica a cuáles nodos hacen referencia a la numeración a la izquierda de las barras, las cuales representan las probabilidades de estado en Máxima verosimilitud (B) y los estados obtenidos con parsimonia (C). Cada barra hace referencia a una dieta y codificación (únicamente en el caso de la codificación multiestado) reconstruida, estas a su vez, están agrupadas por los tipos de transformaciones. C, carnivoría; Comp, complementario; F, frugivoría; H, hematofagia; I, insectivoría; N, nectarivoría; Matriz mult, matriz multiestado; Transformación asimétrica 1, transformación asimétrica que favorece múltiples apariciones; Transformación asimétrica 2, transformación asimétrica que favorece las reversiones. Para esta figura se descartaron las reconstrucciones cuyo resultado fuera ausente para todos los nodos.

**Figura 2.**

*Comparaciones entre las reconstrucciones de dieta ancestral bajo distintos valores de parámetros, dados los valores de nodos comunes.*



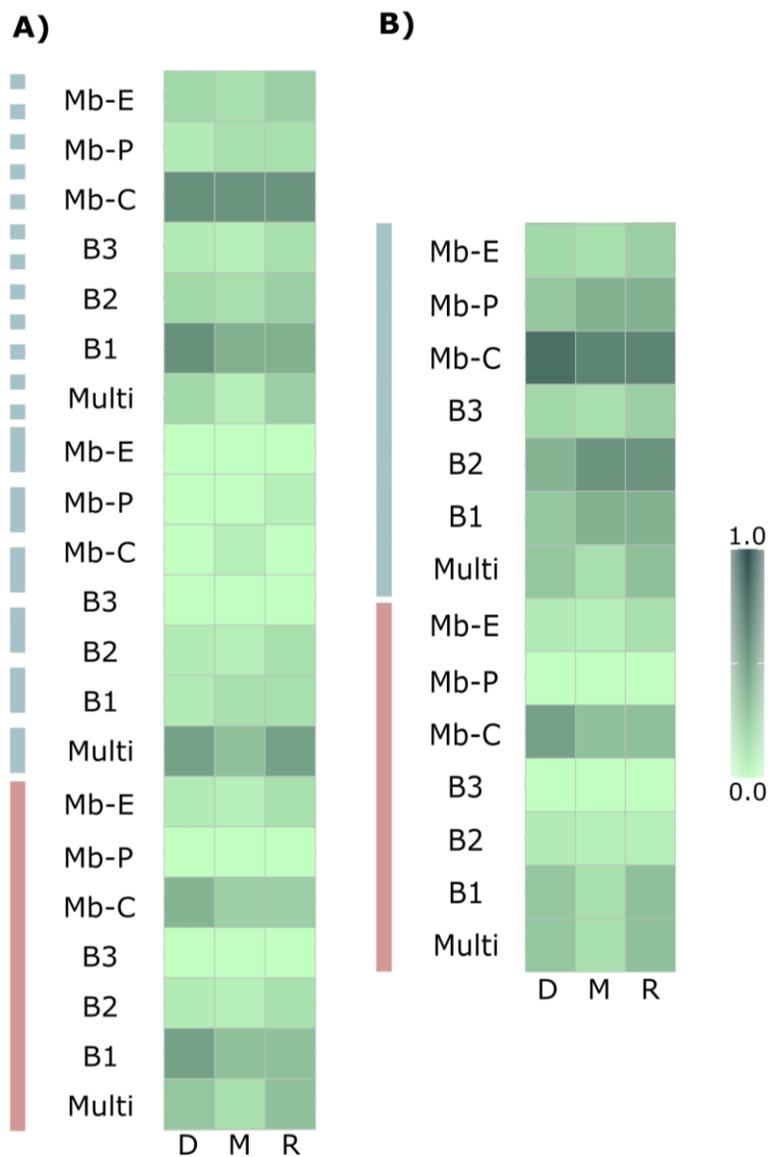
*Nota.* Estas comparaciones se agruparon en: A) Transformaciones simétricas; B) Transformación asimétrica que favorece múltiples apariciones; C) Transformación asimétrica que favorece las

reversiones; D y E) Comparación entre transformaciones en parsimonia y Máxima verosimilitud respectivamente. Filas: 1) Carnivoría; 2) Frugivoría; 3) Hematofagia; 4) Insectivoría; y 5) Nectarivoría. Mb, codificación Matriz base; Multi, codificación multiestado; B1, B2 y B3, codificaciones binarias 1, 2 y 3 respetivamente; MV, Máxima verosimilitud; P, parsimonia; I, transformación simétrica; R, transformación asimétrica que favorecen las reversiones; M, transformación asimétrica que favorece múltiples apariciones. La diagonal en sentido superior derecha a inferior izquierda en las columnas A, B y C, indican las comparaciones entre los métodos parsimonia y MV.

**Figura 3.**

*Comparación de las reconstrucciones obtenidas en este trabajo con parsimonia (A) y*

*MV (B) con trabajos previos sobre la dieta ancestral de Phyllostomidae.*



*Nota.* Filas: Mb-E, estados estrictos de la codificación matriz base (Mb); Mb-P, estados predominantes de la codificación Mb; Mb-C, estados complementarios de la codificación Mb; B1, B2 y B3, codificaciones binarias 1, 2 y 3 respetivamente; Multi, codificación multiestado. Columnas: se indicó únicamente la inicial del primer autor de los trabajos comparados, D,

Datzmann et al. (2010); M, Monteiro y Nogueira (2011), y R, Rojas et al. (2011). Barras: celeste, transformaciones asimétricas; celeste de puntos, transformación que favorece reversiones; celeste de barras cortas, transformación que favorece múltiples apariciones; rosado, transformación simétrica.

**Referencias Bibliográficas**

- Baker, R. J., Solari, S., Cirranello, A. y Simmons, N. B. (2016). Higher Level Classification of Phyllostomid Bats with a Summary of DNA Synapomorphies. *Acta Chiropterologica*, 18(1), 1–38. <https://doi.org/10.3161/15081109acc2016.18.1.001>
- Bernard, E. (2002). Diet, activity and reproduction of bats species (Mammalia, Chiroptera) in Central Amazonia, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19(1), 173–188. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752002000100016>
- Burgin, C., Colella, J., Kahn, P. y Upham, N. (2018). Hoy many species of mammals are there?. *Journal of Mammalogy*, 99(1), 1–14. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx147>
- Bremer, K. (1992). Ancestral Areas: A Cladistic Reinterpretation of the Center of Origin Concept. *Systematic Biology*, 41(4), 436-445. <https://doi.org/10.2307/2992585>
- Bollback, J. (2006). SIMMAP: Stochastic character mapping of discrete traits on phylogenies. *BMC Bioinformatics*, 7(88), 1-7. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-7-88>
- Chen, Y. y Zhao, H. (2019). Evolution of digestive enzymes and dietary diversification in birds. *PeerJ*, 7, 1-28. <http://doi.org/10.7717/peerj.6840>
- Datzmann, T., von Helvesen, O. y Mayer, F. (2010). Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae Gray, 1825, Chiroptera: Mammalia). *BMC Evolutionary Biology*, 10(1), 1–14. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-165>

- dos Reis, N. y Peracchi, A. (1987). Quiropteros da regio de Manaus, Amazonas, Brasil (Mammalia, Chiroptera). *Bol. Mus. Paraense Emílio Goeldi, ser zool* (3), 161–82.
- Duchêne, S. y Lanfear, R. (2015). Phylogenetic uncertainty can bias the number of evolutionary transitions estimated from ancestral state reconstruction methods. *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)*, 324B, 517-524.  
<https://doi.org/10.1002/jez.b.22638>
- Ekman, S., Andersen, H. y Wedin, M. (2008). The Limitations of Ancestral State Reconstruction and the Evolution of the Ascus in the Lecanorales (Lichenized Ascomycota). *Systematics Biology* 57(1), 141-156. <https://doi.org/10.1080/10635150801910451>
- Felsenstein, J. (1985). *Phylogenies and the Comparative Method*. *The American Naturalist*, 125(1), 1-15.
- Fenton, M. y Simmons, N. (2015). *Bats: A World of Science and Mystery*. The University of Chicago Press.
- Gardner, A. (1977). Feedings Habits. En Baker, R., Jones, K., y Carter, D. (Eds.) *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part II* (pp. 293-350). Texas: Special publications, The Museum Texas Tech University.
- Goodheart, J., Bazinet, A., Valdés, A., Collins, A. y Cummings, M. (2017). Prey preference follows phylogeny: evolutionary dietary patterns within the marine gastropod group Cladobranchia (Gastropoda: Heterobranchia: Nudibranchia). *BMC Evolutionary Biology*, 17, 1-14. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-1066-0>

Hardy, C. R. (2006). Reconstructing ancestral ecologies: Challenges and possible solutions.

*Diversity and Distributions*, 12(1), 7–19. [https://doi.org/10.1111/j.1366-](https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00207.x)

[9516.2006.00207.x](https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00207.x)

Hardy, C. y Linder, H. (2005). Intraspecific variability and timing in ancestral ecology

reconstruction: A test case from the Cape flora. *Systematic Biology*, 54(2), 299–316.

<https://doi.org/10.1080/10635150590923317>

Holland, B., Ketelaar-Jones, S., O'Mara, A., Woodhams, M. y Jordan, G. (2020). Accuracy of

ancestral state reconstruction for non-neutral traits. *Scientific reports*, 10, 1-10.

<https://doi.org/10.1038/s41598-020-64647-4>

Huelsenbeck, J., Nielsen, R. y Bollback, J. (2003). Stochastic Mapping of Morphological

Characters. *Systematic Biology*, 52(2), 131-158.

<https://doi.org/10.1080/10635150390192780>

Huie, J., Summers, A. y Kolmann, M. (2019). Body shape separates guilds of rheophilic

herbivores (Myleinae: Serrasalmidae) better than feeding morphology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 166, 1-15.

<https://doi.org/10.1635/053.166.0116>

Joy, J., Liang, R., McCloskey, R., Nguyen, T. y Poon, A. (2016). Ancestral Reconstruction.

*PLoS Computational Biology*, 12(7), 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004763>

Keever, C. C. y Hart, M. W. (2008). Something for nothing? Reconstruction of ancestral

character states in asterinid sea star development. *Evolution and Development*, 10(1), 62–

73. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2008.00214.x>

- King, B. y Lee, M. (2015). Ancestral State Reconstruction, Rate Heterogeneity, and the Evolution of Reptile Viviparity. *Systematic Biology*, 64(3), 532-544.  
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syv005>
- Knudsen, S., Choat, H. y Clements, K. (2018). The herbivorous fish family Kyphosidae (Teleostei: Perciformes) represents a recent radiation from higher latitudes. *Journal of Biogeography*, 46(9), 2067-2080. <https://doi.org/10.1111/jbi.13634>
- Louca, S. y Doebeli, M. (2018). Efficient comparative phylogenetics on large trees. *Bioinformatics*, 34, 1053-1055. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btx701>
- Messier, W. y Stewart, C. (1997). Episodic adaptative evolution of primate lysozymes. *Nature*, 385, 151-154. <https://doi.org/10.1038/385151a0>
- Monteiro, L. R. y Nogueira, M. R. (2010). Adaptive radiations, ecological specialization, and the evolutionary integration of complex morphological structures. *Evolution*, 64(3), 724-744.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5125.646.2009.00857.x>
- Nielsen, R. (2002). Mapping Mutations on Phylogenies. *Systematic Biology*, 51(5), 729-739.  
<https://doi.org/10.1080/10635150290102393>
- Pagel, M. (1999). The Maximum Likelihood Approach to Reconstructing Ancestral Character States of Discrete Characters on Phylogenies. *Systematic Biology*, 48(3): 312-622.  
<https://doi.org/10.1080/106351599260184>
- Paradis, E. y Schliep, K. (2019) ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35, 526-528.  
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>

- Pereira, E., Garcia, R., Nogueira, M., De Oliveira, N. y Medeiros, N. (2015). Ancestral reconstruction of reproductive traits shows no tendency toward terrestriality in leptodactyline frogs. *BMC Evolutionary Biology*, *15*(91), 1-12.  
<https://doi.org/10.1186/s12862-015-0365-6>
- Pleijel, F. (1995). On character coding for phylogeny reconstruction. *Cladistics*, *11*, 309-315.  
<https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1995.tb00092.x>
- R Core Team (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. Roundation 179 for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.Rproject.org/>.
- Rainford, J. y Mayhew, P. (2015). Diet Evolution and Clade Richness in Hexapoda: A Phylogenetic Study of Higher Taxa. *The American Naturalist*, *186*, 777-791.  
<https://doi.org/10.1086/683461>
- Ree, R. y Donoghue, M. (1998). Step Matrices and the Interpretation of Homoplasy. *Systematic Biology*, *47*(4), 582-588. <https://doi.org/10.1080/106351598260590>
- Rojas, D., Vale, Á., Ferrero, V. y Navarro, L. (2011). When did plants become important to leaf-nosed bats? Diversification of feeding habits in the family Phyllostomidae. *Molecular Ecology*, *20*(10), 2217–2228. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05082.x>
- Ronquist, F. (2004). Bayesian inference of caracter evolution. *TRENDS in Ecology and Evolution*, *19*(9), 475-481. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.07.002>
- Royer-Carenzi, M., Pontarotti, P. y Didier, G. (2013). Choosing the best ancestral character state reconstruction method. *Mathematical Biosciences*, *242*, 95-109.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.mbs.2012.12.003>

- Schäffer, S., Koblmüller, S., Pflingstl, T., Sturmbauer, C. y Krisper, G. (2010). Ancestral state reconstruction reveals multiple independent evolution of diagnostic morphological characters in the “Higher Oribatida” (Acari), conflicting with current classification schemes. *BMC Evolutionary Biology*, *10*(246), 1-17. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-246>
- Swofford, D. y Maddison, W. (1992). Parsimony, Character-State Reconstructions, and Evolutionary Inferences. En Mayden, R. (Ed.). *Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes* (pp. 186-223). Stanford University Press.
- Upham, N., Esselstyn, J. y Jetz, W. (2019). Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. *PLoS Biol* *17*(12): e3000494. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000494>
- Wheeler, W. (1995). Sequence alignment, parameter sensitivity, and the phylogenetic analysis of molecular data. *Systematic Biology*, *44*(3), 321-331. <https://doi.org/10.1093/sysbio/44.3.321>
- Wu, Z., Milne, R., Chen, C., Liu, J., Wang, H. y Li, D. (2015). Ancestral State Reconstruction Reveals Rampant Homoplasy of Diagnostic Morphological Characters in Urticaceae, Conflicting with Current Classification Schemes. *PLoS ONE* *10*(11), 1-20. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0141821>