



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

**EFFECTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO GLOBAL EN LA DISTRIBUCIÓN DE
ESPECIES DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTORA EN CIENCIAS**

P R E S E N T A

CLAUDIA BALLESTEROS BARRERA

DIRECTOR DE TESIS: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER

MÉXICO, D.F.

AGOSTO, 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 23 de Junio de 2008, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna CLAUDIA BALLESTEROS BARRERA con número de cuenta 98801536 con la tesis titulada: "EFECTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO GLOBAL EN LA DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE", realizada bajo la dirección del DR. ENRIQUE MARTINEZ MEYER:

Presidente:	DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
Vocal:	DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS
Vocal:	DR. HÉCTOR GADSDEN ESPARZA
Vocal:	DRA. TERESA PATRICIA FERIA ARROYO
Secretario:	DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
Suplente:	DRA. MARÍA DEL SOCORRO LOZANO GARCÍA
Suplente	DR. MIGUEL ALFONSO ORTEGA HUERTA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 16 de Agosto de 2008.

Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al **Posgrado en Ciencias Biológicas** de la UNAM y al **Instituto de Biología** de la UNAM por darme la oportunidad de avanzar dentro del ámbito académico.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACyT**) y a la Dirección General del Estudios de Posgrado (**DGEP**) por las becas otorgadas para realizar mis estudios de Doctorado. Asimismo, agradezco a la **Fundación Telmex** por el apoyo económico otorgado.

A los miembros de mi Comité Tutorial: **Dr. Enrique Martínez Meyer**, **Dra. María del Socorro Lozano García** y el **Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza** por su interés, ayuda y observaciones tan pertinentes que fueron de gran importancia para el trabajo.

DEDICATORIA

A mis padres Elisa y Lorenzo y mis hermanos Maru y Enrique quienes con su inmenso amor y apoyo han sido como un faro que me guía aún en los momentos más oscuros, sin ustedes jamás hubiera llegado hasta este momento de mi vida.

Roy, Aldo y Pecas son mis soles que me impulsan a seguir, gracias por todas las alegrías y por reconfortarme en cualquier situación.

A mis amigos: Eli por ser mi hermana y mostrarme que las palabras incondicionalidad y amor de verdad existen; mi querido enge gracias por su gran amistad, apoyo y comprensión; José Roldán me has enseñado a no perder el camino y que si uno cree en sus sueños la brújula siempre apuntará hacia la Luna.

Gerardo, gracias por aparecer y cambiar mi vida, por tu amor y apoyo, eres el perfecto final de una etapa incierta.

AGRADECIMIENTOS

Me da gusto poder darme cuenta que este trabajo no es el resultado de una sola persona sino la culminación de un trabajo en equipo. Así mismo esta tesis ha sido testigo de drásticos cambios en mi vida, y yo como las especies, me he enfrentado a la posibilidad de adaptarme, moverme o declinar, pero gracias a muchísimas personas que he tenido la oportunidad de conocer aún sigo aquí.

En principio quiero agradecer a Enrique Martínez Meyer no sólo por su apoyo académico, el cual me brindó de manera incondicional, sino ante todo por el gran ser humano, amigo e investigador que es. Enriquño de verdad no tienes idea de lo mucho que me has ayudado, mil gracias.

A los doctores Patricia Feria, Socorro Lozano, Oswaldo Téllez, Héctor Gadsden y Miguel Ortega por sus valiosos comentarios y sugerencias que han permitido mejorar sustancialmente este trabajo, gracias por su tiempo no sólo en el aspecto académico sino también en el personal.

Al M. en C. Gerardo López Ortega por su valiosa ayuda que me brindó al realizar los análisis estadísticos y comentarios acerca de mi trabajo, y al Biól. Gilberto Hernández Cárdenas por su asesoría en relación con los SIGs.

A mis compañeros del laboratorio de Análisis Espaciales, Angie, Liz, que buenos momentos en el campo gracias!!!!, Daniel, Vero, Edith, Paty, Saúl, Lety, Armando, Karina, por las risas y por aguantarme cuando me he puesto a cantar. Pero sobre todo quiero agradecer a Constantino, sin tu ayuda no hubiera sabido qué hacer, me has salvado de más de una, y un millón de gracias a tí, a Aldo y Arturo por las maravillosas salidas a campo.

Mis queridos maestros y amigos de la UAM-I, Gerardo, Gil, Manuel Ugarte, Gaona ustedes me han enseñado lo importante que es el conocimiento pero más aún lo valioso de la amistad.

Miguel Briones gracias por tu amistad y por todo tu apoyo en momentos muy difíciles de mi vida. Azucena Díaz, Juan Antonio Domínguez, Fray Julián Cruzalta me han enseñado que la vida tiene muchas opciones y uno puede elegir ser feliz.

A mis queridísimos amigos del Instituto de Biología, Laura Márquez, Vero Néquiz, Mary Ventura, Gloria Portales, Ena Mata, Rocío González qué buenos momentos hemos pasado eh?? Mil gracias a Lidia y Gerardo Salazar, a Gerardo Pérez Ponce de León, Fernando Cervantes, Georgina Ortega, Armando Luqueño por su amistad y ayuda. A Jaime Tapia y Mauro Vences por estar al pendiente de mí y aguantar mi falta de disponibilidad de tiempo.

Con gran cariño a Alfonso Valiente por su amistad incondicional y su gran apoyo. Pilar Rodríguez compartimos momentos difíciles verdad? Gracias por tu ayuda. Ceci y Lilia Jiménez, Sus y Vicky gracias por su ayuda y amistad, las quiero mucho.

A mis amigos norteños, mi queridísimo Jacinto Treviño, mi Chintooooooooo, Faby, Karla, Santiago, Rafa no los olvido, y los extraño condenadotes. Héctor Gadsden, Hugo López, Gama, Cristi muchas gracias. Mis queridas amigas Sandra Ramos y Amorita Ivonne me da gusto ver que he creado unos monstruos en los SIG jijijiji pero ante todo por tenerlas como amigas. A Julio Trujillo y Guillermo Meneses mis queridos amigos espero ya poder tener más tiempo para verlos.

Y finalmente a las personas que no creyeron en mí o quienes pusieron piedras en el camino, porque pude aprender que tengo la fuerza de seguir adelante.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
El Cambio climático	3
Cambio climático y Biodiversidad	5
Modelado del nicho ecológico y la distribución de especies frente al cambio climático.	8
El Desierto Chihuahuense: un caso de estudio	11
Planteamiento del problema	12
Hipótesis y Objetivos	14
Literatura Citada	16
CAPÍTULO I	
Distribución geográfica de <i>Larrea tridentata</i> en respuesta a los cambios climáticos del Pleistoceno-Holoceno.	21
Literatura Citada	47
CAPÍTULO II	
Cambios en la distribución de especies del Desierto Chihuahuense debido al calentamiento global durante el siglo XX.	54
Literatura Citada	81
CAPÍTULO III	
Efecto de la deforestación y el calentamiento global en la distribución de especies endémicas. Proyecciones al futuro.	87
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES	96
Literatura Citada	99

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Cambios en temperatura media de la superficie mundial, en el promedio del nivel del mar mundial y en la cubierta de nieve durante el siglo XX	6
Figura 2. Mapa del Desierto Chihuahuense	13
Figura 3. <i>Larrea tridentata</i> , arbusto representativo de los desiertos de Norteamérica	26
Figura 4. Modelos de distribución potencial de <i>L. tridentata</i> para el Pleistoceno Tardío generados a partir de localidades fósiles y localidades actuales	35
Figura 5. Modelos de distribución potencial de <i>L. tridentata</i> para el Holoceno Medio generados a partir de localidades fósiles y localidades actuales	36
Figura 6. Estimación de densidad por Kernel de la temperatura media anual, precipitación anual y altitud de <i>L. tridentata</i>	38
Figura 7. Temperatura media anual y precipitación media anual de los desiertos de Norteamérica	39
Figura 8. Valores de las anomalías en la temperatura promedio global anual durante el periodo de 1880 a 2003	55
Figura 9. Medidas tomadas para calcular el volumen de <i>L. tridentata</i>	63
Figura 10. Medidas con las que se calculó el volumen de <i>Ferocactus pilosus</i>	64
Figura 11. Localidades históricas y sitios en donde se realizó verificación en campo	67

Figura 12. Mapas de la distribución potencial de <i>L. tridentata</i> y <i>F. pilosus</i> durante el siglo XX	70
Figura 13. Número de individuos registrados en cada localidad por categoría de condición de nicho	71
Figura 14. Diagramas de caja con bigote del tamaño y volumen de los individuos de <i>L. tridentata</i> y <i>F. pilosus</i>	73
Figura 15. Estimación de densidad por Kernel de la temperatura media anual y precipitación anual de las localidades de <i>L. tridentata</i> y <i>F. pilosus</i>	74

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Localidades fósiles utilizadas para modelar los nichos ecológicos para el Pleistoceno Tardío y Holoceno	32
Cuadro 2. Localidades y datos poblacionales de <i>L. tridentata</i> y <i>F. pilosus</i>	68

RESUMEN

Cambios significativos en el clima se han presentado a lo largo de la historia de la Tierra, sin embargo el calentamiento global que se ha registrado a partir del siglo XX se está suscitando de manera acelerada, modificando rápidamente el hábitat de las especies. Se han postulado dos posibles respuestas de las especies ante eventos de cambio climático 1) adaptación a nuevas condiciones o 2) que modifiquen sus áreas de distribución. En el Desierto Chihuahuense durante el último ciclo glacial/interglacial ocurrieron cambios en la distribución de las especies. Recientemente esta zona se ha identificado como una región particularmente vulnerable al calentamiento global actual. En este trabajo se analizó si especies que se distribuyen en el Desierto Chihuahuense mantienen sus nichos constantes y responden mediante cambios en su distribución geográfica concomitantes con los movimientos de su nicho a los cambios del clima durante: 1) ventanas de tiempo del último ciclo glacial/ interglacial, 2) en el presente y 3) para los años 2020 y 2050. Se generaron modelos de nicho ecológico (MNE) para cada especie en los diferentes tiempos estudiados. Se realizaron muestreos en campo con el fin de detectar posibles señales del presente calentamiento global a nivel de poblaciones según lo predicho por los modelos. Los resultados muestran que durante la última glaciación, algunas especies de afinidades áridas se refugiaron en sitios donde existían condiciones ambientales que estaban dentro de su espacio climático. La predictibilidad de las distribuciones del nicho ecológico sugiere que el conservadurismo del nicho es un patrón extendido en la historia evolutiva y biogeográfica de las especies. Los MNE permiten tener una idea de la dirección y el cambio en la distribución. Para el caso de los actuales niveles de calentamiento global se detectaron “señales” de sus posibles efectos a nivel poblacional. Se encontraron abundancias bajas y bajo reclutamiento en sitios donde se predice que las condiciones ambientales se han modificado hacia niveles subóptimos del nicho de las especies. Por otra parte, para especies cuyos atributos son sus altas tasas de dispersión, su capacidad de migración a larga distancia y su establecimiento exitoso, se encontraron poblaciones colonizadoras en sitios que se han modificado hacia los óptimos de su nicho, mientras que para especies de baja dispersión y migración de corta distancia no se observó expansión de sus áreas de distribución. Finalmente las proyecciones al futuro muestran que la fragmentación del hábitat aunado al calentamiento global pondrá en riesgo de extinción a las especies de distribución restringida, poco vágiles y especialistas.

ABSTRACT

Climate changes have occurred throughout the Earth's history, however global warming detected since the XX century is raising in a quick way, altered biotic environment very fast. In the face of environmental change, species may respond by 1) adaptation to conditions outside their present niches or 2) changing their distributions tracking their niches spatially. During the last glacial/interglacial cycle species that inhabited the current Chihuahuan Desert experienced expansions or contractions in their geographical range. Also recent survey of projected climate change effects in Mexico concluded that the spatial foci of the most serious effects of global warming on biodiversity are focused in the Chihuahuan Desert. In this paper we analyzed if Chihuahuan Desert species studied have tracked consistent climate profiles throughout the drastic climate change events: 1) in the past (across the Pleistocene–Recent transition), 2) present and 3) for two periods of time (2020 and 2050). We use ecological niche modeling to predict geographical distributions across this periods, and carried out field work with the purpose of proving if it is possible to detect in the present a climate change signs at population level according to predicted by the models. The results show that during the last glaciation, some arid affinity species refuges in sites where environmental conditions were inside their climatic niche. This study provides support for conservative assumptions that the ecological niches tend to remain relatively constant over evolutionary timescales and across space and represent long-term stable constraints on the distributional potential of species. For the case of the present we detect evidence for warming change “fingerprint” by a concordance between population level impacts and species range shifts. We found low abundances and low recruitment rates in sites where it’s predicted that the environmental conditions have modified outside de species niche. On the other hand, for species whose attribute are high dispersal rates, long distance dispersion and successful establishment, while species with low dispersion and short distance dispersion we not observed expansion of their distribution areas. Finally the projections to the future show that habitat fragmentation and global warming will put in extinction risk specialists species with restricted distribution.

INTRODUCCIÓN

EL CAMBIO CLIMÁTICO

Actualmente, según algunos autores, la vida en la Tierra está pasando por el sexto evento de extinción masiva de su historia (Chapin *et al.*, 1988; Primack & Ros, 2002). En el pasado, dichos acontecimientos se debieron a cambios ambientales provocados por fenómenos naturales, como la deriva continental o el choque de meteoritos con la superficie terrestre.. Sin embargo, las actividades humanas del presente como la fragmentación y transformación de los hábitats naturales, la introducción de especies y la emisión excesiva de gases a la atmósfera han llevado a los ecosistemas a un ritmo de deterioro acelerado (Leakey & Lewin, 1998). En conjunto, a dichos eventos se les conoce como cambio global, y de éstos, el cambio climático es quizá el que presupone un mayor riesgo para las especies, ya que tiene el potencial de influir en cualquier sitio del planeta, incluyendo aquellos que están lejos de los centros de actividad humana (Zaccagnini, 2002).

Cada día es más frecuente escuchar noticias acerca de las altas temperaturas alcanzadas en algunos sitios sobre la Tierra, ondas frías intensas, tormentas más fuertes o sequías más pronunciadas. Aunque las frases cambio climático y calentamiento global empiezan a formar parte del vocabulario no sólo de los científicos, sino de políticos, periodistas, educadores y del público en general, éstas siguen siendo confusas. El término cambio climático suele usarse de forma poco apropiada, para hacer referencia tan sólo a los cambios que se están presentando en el clima actual, como sinónimo de calentamiento global. Por ejemplo, la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático lo utiliza para referirse al cambio debido a causas humanas: “por cambio climático se entiende un cambio de clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana que altera la composición de la atmósfera mundial y que se suma a la variabilidad natural del clima observada durante períodos de tiempo comparables” (CMCC, 1992).

Las fluctuaciones climáticas no son eventos recientes, sino que se han presentado desde el origen mismo de la Tierra. Así, el cambio climático debe entenderse como un corrimiento o variación estadística significativa en el “estado del tiempo promedio” que persiste durante un largo periodo de tiempo (IPCC, 2002). Estas oscilaciones climáticas son el resultado de la interacción entre los componentes del sistema terrestre (hidrósfera, biósfera y litósfera), así como consecuencia de los procesos exógenos (vulcanismo), endógenos (tectónica de placas) y de las variaciones en los parámetros orbitales de la Tierra y de la actividad solar (Drake, 2000). Por ejemplo, dentro de los cambios climáticos en el

pasado geológico reciente están las glaciaciones que acontecieron durante el Pleistoceno (2 millones de años a 10 mil años). Durante esta época se presentaron unos 20 ciclos en los que se alternaban periodos fríos o glaciales (duración aproximada de 90 mil años cada uno) donde las masas de hielo ocupaban grandes extensiones del planeta, y épocas más templadas o interglaciales (10 mil años cada una) en las que el hielo se retraía hacia las cercanías de los polos o las altas montañas (Bowen, 1997; Imbrie & Imbrie, 1986). Las causas de las glaciaciones no son del todo conocidas pero se han propuesto dos tipos de teorías. En primer lugar, la teoría astronómica de Milankovitch, que involucra cambios en la emisión de energía solar afectando la temperatura de la atmósfera terrestre, bien sea por variaciones en la órbita de la Tierra alrededor del sol o por cambios en el ángulo de rotación del eje de la Tierra (Muller & MacDonald, 1997; Tonni *et al.*, 1998). La segunda teoría indica que los cambios en la superficie de la Tierra pueden haber alterado el patrón de circulación atmosférica y oceánica, debido al surgimiento final de los Himalayas o el desarrollo de la corriente del Golfo de México, originada por el levantamiento de América Central (Fookes, 1991). Por otro lado, se ha detectado que dentro de las fases glaciales e interglaciales existen fluctuaciones climáticas con duración de mil-dos mil años hasta unos cuantos siglos y el tránsito de un estado de clima hacia otro puede suceder en unas cuantas décadas (Vázquez-Selem, 2004). Por ejemplo, al finalizar el último periodo glacial, las condiciones cálidas regresaron hace 14.5 mil años A. P. Sin embargo el proceso de deglaciación se detuvo hace ~12.9 mil años A. P. y las condiciones frías retornaron abruptamente, permaneciendo así por ~ mil años antes del nuevo pulso de deglaciación que conduciría a las condiciones cálidas que han dominado durante el Holoceno. Este breve estadio frío es conocido como el “Younger Dryas” (Alley, 2000). O bien, el episodio conocido como la Pequeña Edad de Hielo que fue un período frío que abarcó desde comienzos del siglo XIV hasta mediados del XIX, sin embargo no fue un evento global sino que ocurrió en el Hemisferio Norte y tuvo un enfriamiento de menos de 1°C (Crowley, 2000).

El calentamiento global, por otro lado, se refiere a un incremento en el valor medio de la temperatura de la atmósfera cerca de la superficie terrestre y en la tropósfera, lo que puede contribuir a cambios en los patrones climáticos globales. Desde mediados del siglo XIX se han registrado alteraciones significativas en el clima global. A escala continental, regional y oceánica se han observado numerosos cambios que han ocurrido a largo plazo. Ejemplos de cambios generalizados incluyen la cantidad de precipitación, la salinidad del océano, y los patrones de viento. Aspectos de clima extremo, se expresan como sequías, precipitaciones torrenciales, olas de calor, y aumento en la intensidad de ciclones tropicales. La temperatura global de la superficie comenzó a ascender de manera rápida desde 1850. La tendencia lineal de 100 años (1906 a 2005) muestra un aumento en la temperatura

promedio de 0.74 °C (0.56 °C a 0.92 °C; Fig. 1). Los años noventa han sido el decenio más cálido; los años 1995 a 2006 se encuentran entre los más calurosos en los registros instrumentales. El océano ha absorbido el 80% del calor añadido, incrementando su temperatura promedio hasta profundidades de al menos 3,000 m. Los glaciares de montaña y la cubierta de nieve han disminuido en ambos hemisferios. Las reducciones generalizadas en los glaciares y en los casquetes de hielo han contribuido a la elevación del nivel del mar (los casquetes de hielo no incluyen las contribuciones ni la de los mantos de hielo de Groenlandia y de la Antártica, IPCC, 2007).

Normalmente, cuando alguien se refiere al “calentamiento global”, describe al calentamiento que tiene lugar como resultado de la actividad humana. Sin embargo, existe un fuerte debate sobre si el calentamiento global que se está presentando en la actualidad es debido a factores naturales o antropogénicos. El informe del IPCC (2007) afirma que la mayoría del incremento observado globalmente en la temperatura media desde mediados del siglo XX es “muy probablemente” debido al incremento observado en las concentraciones de gases de invernadero. Diversos estudios han mostrado que como resultado del aumento de concentraciones de gases invernadero tales como el dióxido de carbono, metano, óxidos nitrosos y clorofluorocarbonos, se está atrapando una porción creciente de radiación infrarroja terrestre. Los experimentos con modelos muestran que, incluso si se mantienen constantes todos los agentes de forzamiento en los niveles del año 2000, se esperaría una tendencia al calentamiento en las próximas dos décadas a un ritmo de unos 0.1 °C por decenio, debido principalmente a la lenta respuesta de los océanos (IPCC, 2007).

CAMBIO CLIMÁTICO Y BIODIVERSIDAD

La vida ha prosperado en la Tierra durante casi cuatro mil millones de años. En ese tiempo, el clima ha sufrido fluctuaciones importantes, desde glaciaciones que han durado decenas de miles de años hasta épocas de gran calor. Ante estos cambios, la biodiversidad ha sido continuamente transformada como consecuencia de un rearrreglo de las asociaciones biológicas, que se ve reflejada en extinciones, migraciones, adaptaciones a nuevas condiciones ambientales de las especies, conformando la biota que hoy día conocemos (Jackson & Overpeck, 2000). Muchas de las especies que tenemos en la actualidad son supervivientes de estos episodios de cambio climático, entonces, si estas especies se ajustaron a los eventos del pasado, ¿serán capaces de ajustarse a los cambios previstos debidos al calentamiento global actual?

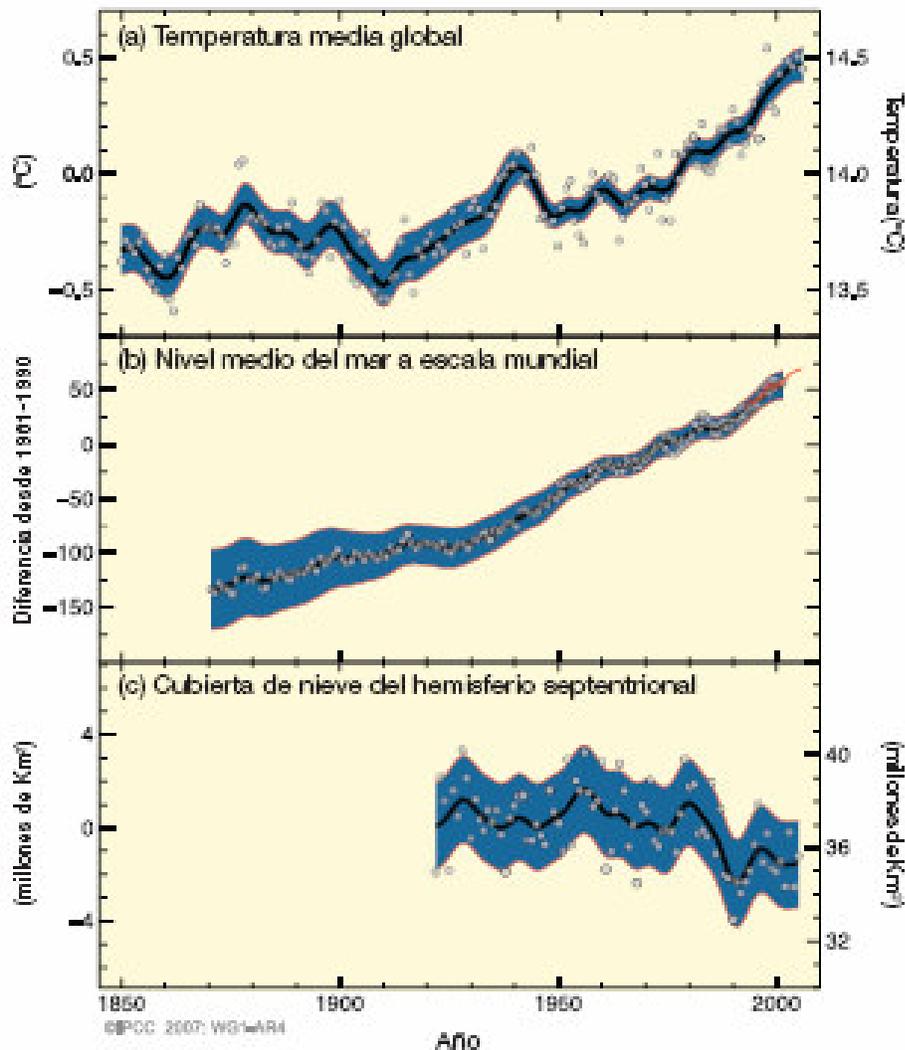


Figura 1. Cambios observados en (a) la temperatura media de la superficie mundial, (b) el promedio del nivel del mar mundial y (c) la cubierta de nieve del hemisferio septentrional en marzo-abril (tomado de IPCC, 2007).

Si bien las dimensiones físicas de estos cambios climáticos están siendo analizadas en detalle y se cuenta con herramientas que permiten modelar las condiciones climáticas en el futuro, apenas se empieza a conocer el impacto que estos fenómenos han tenido y tendrán sobre la biodiversidad del planeta. Algunos estudios muestran evidencia que estas alteraciones climáticas han afectado a un gran número de organismos, los cuales han variado su biología de diversas maneras:

- 1) Fenología: Se ha observado que algunas poblaciones de plantas han presentado una aparición temprana de brotes, así como una floración anticipada al incrementarse la temperatura promedio de la primavera (Myneni *et al.*, 1997).
- 2) Fisiología: En ciertas localidades, algunos roedores (e.g., *Neotoma albigula*) han disminuido su peso corporal conforme la temperatura se ha elevado (Smith *et al.*, 1998).

3) Reproducción y fecundidad: En Gran Bretaña se ha registrado que ciertas especies de ranas y aves han adelantado de una a tres semanas la época en la cual depositan sus huevos (Beebee, 1995; Crick *et al.*, 1997).

4) Patrones de migración e hibernación: Se ha detectado que algunas aves e insectos han cambiado la época de migración anticipando o retrasando su salida, mientras que algunos murciélagos han dejado de hibernar debido al aumento de la temperatura (Both & Visser, 2001; Humphries *et al.*, 2002)

5) Distribución geográfica: Se han estudiado mariposas y aves en Inglaterra y en Estados Unidos, encontrando una variación de su distribución geográfica desplazándose hacia latitudes mayores (Hansen *et al.*, 2001; Parmesan, 1996; Parmesan *et al.*, 1999; Thomas & Lennon, 1999), este mismo patrón ha sido observado en algunas especies de pinos en China (Xu & Yan, 2001). En Costa Rica, algunas poblaciones de tucanes que anidaban en las tierras bajas, han comenzado a reproducirse en altitudes mayores, llegando incluso hasta el bosque mesófilo (Pounds *et al.*, 1999).

Cambio climático y distribución de especies

Un tema fundamental de la ecología y la biogeografía es el clima como factor determinante de los límites de las distribuciones de las especies, así como su persistencia, ya que todas las poblaciones tienen límites de tolerancia a factores físicos, más allá de los cuáles la extinción ocurre rápidamente (MacArthur, 1972). Ante eventos de cambio climático abrupto se ha sugerido que la biota puede experimentar diferentes tipos de respuestas en términos de su distribución geográfica. La respuesta de primer orden es a nivel local, e involucra cambios en la abundancia relativa en las poblaciones, además de eventos de colonización y/o de extinciones locales, lo cual se ve reflejado en la expansión o contracción de las distribuciones geográficas de las especies. Es decir, que las especies “siguen” sus nichos ecológicos en el espacio, dando como resultado “desplazamientos” de sus distribuciones. La respuesta de segundo orden es la adaptación a las nuevas condiciones ambientales, y en casos extremos la especiación. Pero si las especies no pueden moverse o adaptarse, tenderán a reducir su distribución a las zonas que permanezcan ecológicamente adecuadas; en el caso más extremo de esta situación, es decir, cuando no haya condiciones adecuadas para sobrevivir bajo los nuevos regímenes climáticos dentro de sus intervalos de distribución originales, las especies se extinguirán (Barnosky *et al.*, 2003; Brown & Lomolino, 1998; Holt, 1990)

Los cambios en las áreas de distribución como respuesta a cambios climáticos no son eventos contemporáneos. El registro fósil permite hacer inferencias acerca de los cambios de esta naturaleza coincidentes con periodos más calientes o fríos en diferentes épocas geológicas. Por ejemplo, las expansiones y contracciones de los glaciales durante el Pleistoceno son algunos de los resultados más documentados del cambio del clima. Comúnmente se cree que los organismos han respondido a la extensión de los glaciales modificando sus distribuciones a refugios en el sur y recolonizando hacia el norte siguiendo el retroceso del hielo (Hewitt, 2000; Ritchie & MacDonald, 1986; Taberlet, *et al.*, 1998). Sin embargo, actualmente, a diferencia del Pleistoceno, las transformaciones de las áreas de distribución se están dando a una tasa muy alta. Los cambios que en condiciones naturales pueden tomar miles de años en producirse ahora se están suscitando en pocas décadas y podrían poner en grave riesgo la supervivencia de miles de especies (Zaccagnini, 2002).

MODELADO DEL NICHOS ECOLÓGICO Y LA DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO

Para estimar los cambios en la distribución de las especies debidos al cambio en el clima se han usado diferentes aproximaciones. Por medio de estudios paleoecológicos se han realizado reconstrucciones con los registros fósiles, sin embargo, en términos generales, los sitios estudiados y los depósitos fosilíferos son muy escasos, dejando muchos huecos en el conocimiento de la distribución (Davis, 1990). En el caso de las distribuciones actuales, se han realizado estudios de monitoreo a largo plazo que registran los efectos que el calentamiento global ha tenido sobre la distribución de algunas especies (Hansen *et al.* 2001; Parmesan, 1996; Parmesan *et al.*, 1999). Sin embargo, los estudios que demuestran cambios distribucionales, requieren contar con registros detallados de los movimientos de las especies por periodos de tiempo prolongados, además no permiten hacer predicciones acerca de la dirección y magnitud de los movimientos geográficos en la distribución de las especies.

Recientemente se han utilizado nuevas metodologías que han permitido modelar los requerimientos climáticos de las especies (Austin *et al.*, 1990; Carrol *et al.*, 1999; Nix, 1986; Stockwell & Peters, 1999). Este nuevo campo, conocido como modelado de nichos ecológicos (MNE) o del espacio climático de las especies, se fundamenta en los principios de la teoría del nicho ecológico, propuesta desde principios del siglo XX (Grinnell, 1917). El nicho ecológico se puede entender como las condiciones ambientales bajo las cuales las

poblaciones de las especies pueden prosperar indefinidamente sin la necesidad de inmigración de individuos de otras poblaciones (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957). Este concepto se refiere a los límites de tolerancia de las especies tanto a las condiciones climáticas como a las de sus especies interactuantes (densidad de competidores, presas, etc.). Por lo tanto, el nicho de una especie determina en gran medida su distribución y su abundancia. Un principio general de esta teoría es que las especies tienden a mantener sus nichos constantes por largo tiempo, incluso millones de años (i. e., “conservadurismo del nicho”); es decir, que las especies cambian sus requerimientos bióticos y abióticos pero de manera muy lenta; entonces, ante alteraciones climáticas de gran magnitud, las especies generalmente “siguen” en el espacio las condiciones ambientales a las que están adaptadas (Peterson *et al.*, 1999).

Para modelar los nichos ecológicos se requiere contar con localidades individuales y registros puntuales de las especies así como variables ambientales (climáticas, topográficas) de dichas localidades. Existe una variedad amplia de algoritmos, que se diferencian entre sí en los métodos que usan para producir los modelos: los hay estadísticos (regresiones múltiples o análisis de conglomerados) y heurísticos (árboles de decisión, algoritmos genéticos, redes neuronales y otros). En esencia, todos estos métodos buscan determinar las asociaciones significativas entre los puntos de localidades de presencia (y a veces de ausencia) de las especies y datos ambientales que caracterizan las condiciones ambientales bajo las cuales es factible que la especie persista (i.e. su nicho ecológico); posteriormente, estas condiciones son proyectadas en un espacio geográfico para producir un mapa de distribución potencial (Pearson & Dawson, 2003; Soberón & Peterson, 2005). La posibilidad de obtener una aproximación confiable de la distribución de las especies por estos métodos, debido a su poder de predicción, ha permitido su utilización en diversas áreas de la biología, tales como en la biogeografía, la búsqueda de patrones de distribución de las especies y de comunidades (Ferrier & Guisan, 2006; Peterson, 2001; Fera & Peterson, 2002); exploraciones biológicas dirigidas (Raxworthy *et al.*, 2003); en la biología de la conservación, para definir estrategias y planes de manejo (Sánchez-Cordero *et al.*, 2005), entre muchos otros ejemplos de sus usos. Una de las aplicaciones más recientes del MNE es la creación de escenarios predictivos de distribuciones potenciales en distintos periodos de tiempo (proyecciones hacia el pasado o futuro) como respuesta al cambio climático global (e.g., Aráujo *et al.*, 2006; Bakkenes *et al.*, 2002; Guisan & Theurillat, 2001; Martínez-Meyer *et al.*, 2004; Peterson *et al.*, 2002). Al proporcionar un pronóstico de la reducción o la expansión de las áreas adecuadas para la especie, estos escenarios del impacto del cambio del clima pueden ayudar a identificar las tendencias esperadas que se pueden esperar.

No obstante los avances que representan tales trabajos, éstos también presentan algunos inconvenientes. Por ejemplo, las predicciones a futuro no comprueban que los cambios en la distribución se estén dando. Tales modelos dan resultados estáticos que revelan dónde existirán sitios con las condiciones ambientales convenientes para las especies en un futuro climáticamente cambiante, pero no consideran explícitamente todos los procesos que conducen a los cambios predichos. Los mapas resultantes son la expresión geográfica del nicho ambiental y no toman en cuenta restricciones históricas, barreras geográficas o interacciones bióticas (Soberón & Peterson, 2005). Asimismo, estas predicciones están sujetas a elevados niveles de incertidumbre (Guisan & Theurillat, 2005). Estudios recientes han demostrado que las proyecciones derivadas de estos modelos son sensibles a los supuestos sobre los que se basan, al tipo, cantidad, y resolución espacial de las variables ambientales, escenarios de cambio climático futuro seleccionados y la clase de algoritmo seleccionado (Araújo *et al.*, 2005; Martínez-Meyer, 2005; Hijmans & Graham, 2006). Además, el supuesto fundamental del conservadurismo del nicho requiere de más evidencia empírica para conocer que tan generalizado es en la naturaleza, ya que existe también evidencia de la adaptación de las especies a condiciones ecológicas nuevas, sobretodo aquellas que implican aumentos en tolerancias fisiológicas a distintos factores (Réale *et al.*, 2003; Jump & Peñuelas, 2005).

En el presente estudio se utilizaron exclusivamente variables climáticas y topográficas y no se consideraron otras variables como las interacciones bióticas, humedad de la tierra o nutrientes, etc., ya que aunque estos factores son indiscutiblemente importantes para determinar la distribución de una especie, se ha visto que el utilizar el espacio climático provee resultados útiles a escalas continentales y regionales (Thuiller *et al.*, 2004). Esto se debe a que la importancia relativa de las variables que determinan la distribución y abundancia de las especies varía con la escala. Por ejemplo, la distribución geográfica de las especies observada a nivel continental y regional es controlada principalmente por factores climáticos (temperatura y precipitación), mientras que a una escala local o de microhábitat las interacciones bióticas son más relevantes (Grinnell, 1917; Pearson & Dawson, 2003).

EL DESIERTO CHIHUAHUENSE: UN CASO DE ESTUDIO

En México existen pocos trabajos que evalúen los efectos del calentamiento global sobre la distribución de las especies. Autores como Oberhauser & Peterson (1993), Parra-Olea *et al.* (2005), Peterson *et al.* (2001, 2002), Téllez-Váldez & Dávila-Aranda (2003), Téllez-Valdés *et al.* (2006), Villers-Ruiz & Trejo-Vázquez. (1998) utilizaron MNE para predecir cambios futuros en la distribución de diferentes especies en nuestro país, encontrando que bajo distintos escenarios de cambio climático, en general, las áreas de distribución de la mayoría de las especies estudiadas se contraerán de manera drástica. Asimismo, Peterson *et al.* (2002) utilizaron modelos para predecir cambios esperados para el año 2050 en la distribución de 416 especies de mamíferos, 176 especies de mariposas y 1,179 especies de aves que habitan en nuestro país. En este estudio se llegó a la conclusión de que en el norte de México, se concentrará el mayor número de extinciones y colonizaciones locales (recambio de especies), principalmente hacia la planicie costera noroeste y el Desierto Chihuahuense.

Aunque a primera vista pareciera que los desiertos son regiones desoladas, simples y con una baja diversidad de formas de vida, en realidad son de los biomas más interesantes y complejos del planeta. Sus extraños paisajes, clima extremoso, especies con adaptaciones peculiares, son el resultado de su intrincada historia geológica. Se ha visto que cambios climáticos ocurridos a nivel mundial, principalmente los ciclos de glaciación/deglaciación del Cuaternario los afectaron de manera significativa, promoviendo modificaciones en las especies que conformaban sus comunidades (Tarbuck & Lutgens, 2001).

El Desierto Chihuahuense es una de las tres ecoregiones desérticas más ricas y diversas del mundo, junto con el desierto de Tanmi en Australia y el de Namib-Karoo en África. Aproximadamente 3,500 especies de plantas viven en este desierto, y algunas estimaciones indican que existen cerca de 1,000 especies (29%) y al menos 16 géneros endémicos (Toledo, 1988; WWF, 2007), así como un gran número de animales propios de la región. Debido a este inusual número de taxones endémicos es urgente evaluar los efectos que el cambio climático está teniendo sobre esta región, así como el futuro que les depara.

El Desierto Chihuahuense tiene una extensión de aproximadamente 70 millones de hectáreas que ocupan gran parte de los estados mexicanos de Chihuahua, Coahuila, Durango, Zacatecas, grandes porciones de San Luis Potosí, Nuevo León, Tamaulipas y áreas significativas de Texas y Nuevo México, en los Estados Unidos (Fig. 2). El área se caracteriza por las cuencas desérticas y cordilleras del Altiplano Mexicano, rodeada por los cerros de la Sierra Madre Oriental y Occidental. Aunque más húmedo que algunas partes

desérticas de Estados Unidos, el desierto Chihuahuense experimenta veranos calientes, inviernos fríos y secos y lluvia intermitente, principalmente de origen monzónico. La vegetación de la ecorregión es típicamente matorral y pastizal desértico, con áreas de bosques en las laderas de las montañas, bandas estrechas de vegetación riparia y matorrales a lo largo de los ríos y arroyos. Con la notable excepción del Río Grande o Río Bravo, la mayoría de los sistemas hidrológicos son cuencas cerradas y muchos son arroyos aislados (Hernández-Macías, 2006).

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Los cambios climáticos que se han presentado a través del tiempo han influenciado la distribución geográfica y la historia natural de las especies, y en la actualidad el calentamiento global que se está suscitando de manera acelerada está modificando los patrones de temperatura y precipitación, provocando cambios rápidos en los hábitats de las especies. La hipótesis del conservadurismo del nicho propone que las especies tienden a mantener sus nichos constantes por largos periodos de tiempo, por lo que se esperaría que las especies respondan a los cambios climáticos moviendo sus áreas de distribución “siguiendo” sus nichos ecológicos.

Diversos estudios han demostrado la compleja historia climática y biogeográfica del Desierto Chihuahuense, donde en el último ciclo glacial/interglacial del Pleistoceno ocurrieron cambios dramáticos en la distribución de las especies. Asimismo, el estudio de Peterson *et al.*, (2002) identifica al Desierto Chihuahuense como una región particularmente vulnerable al calentamiento global actual. Tomando como base estos antecedentes el presente trabajo analiza en primer instancia si especies del Desierto Chihuahuense mantienen sus nichos constantes y responden mediante cambios en su distribución geográfica concomitantes con los movimientos de su nicho, a los cambios del clima durante el último ciclo glacial interglacial (Capítulo 1). Enseguida evaluamos si ya se han producido cambios en la distribución o en aspectos poblacionales de las especies debido al calentamiento global actual (Capítulo 2), para finalmente anticipar el efecto tanto del calentamiento global para los años 2020 y 2050 como de la fragmentación del hábitat en la distribución de especies endémicas y con distribución restringida (Capítulo 3).

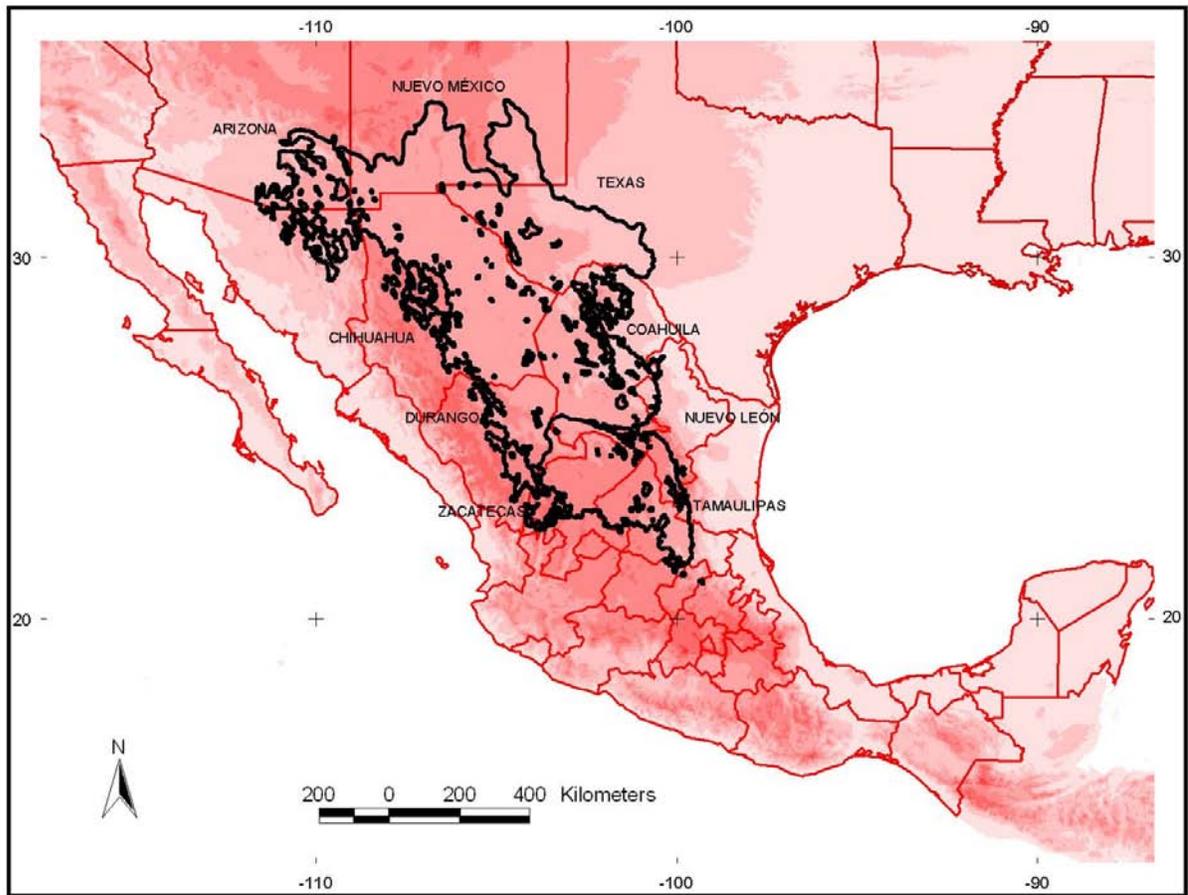


Figura 2.- Límites geográficos del Desierto Chihuahuense obtenidos a partir de las ecorregiones terrestres propuestas por Olson *et al.*, (2001)

Debido a los inconvenientes mencionados acerca las técnicas de modelado de nicho, en este trabajo se analizaron diversas estrategias para validar los modelos generados bajo este enfoque, como: 1) el uso de datos fósiles para al analizar su concordancia con las paleodistribuciones obtenidas (Capítulo 1), 2) validar con datos de campo las distribuciones que ante el cambio climático actual muestran los modelos (Capítulo 2), y 3) utilizar diversos escenarios de cambio climático a fin de reducir la incertidumbre de las predicciones (Capítulo 3).

HIPÓTESIS

Considerando: (1) El marco conceptual general de las consecuencias de los cambios climáticos sobre la biodiversidad, el cual propone que las especies pueden responder a los efectos de tales cambios sobre su hábitat en tres formas; adaptándose, cambiando su distribución geográfica o extinguiéndose en el caso que ninguna de las anteriores ocurra; y (2) los estudios teóricos y empíricos que demuestran que las especies tienden a mantener sus nichos constantes por largos periodos de tiempo, este estudio propone que la respuesta más probable de las especies a los cambios climáticos que acontecen dentro de la región del Desierto Chihuahuense, consistirán principalmente en movimientos espaciales de sus poblaciones (ya sea expandiendo o retrayendo sus distribuciones geográficas), en concordancia con los movimientos espaciales de sus nichos ecológicos.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar los impactos potenciales del cambio climático, en los patrones de distribución geográfica de diversas especies del Desierto Chihuahuense, dentro de tres ventanas de tiempo: 1) en el pasado, durante el último ciclo glacial/interglacial, 2) en la actualidad (siglo XX y principios del XXI) y en el futuro (año 2020 y 2050).

OBJETIVOS PARTICULARES

1.- Modelar el nicho ecológico de una especie representativa del Desierto Chihuahuense durante ciertas ventanas de tiempo en el Pleistoceno: Último Máximo Glacial (hace ~21 mil años), el Holoceno medio (~6 mil) y el Holoceno tardío (presente), y evaluarlo con datos paleoecológicos y paleontológicos a fin de conocer si las respuestas distribucionales de dicha especie coinciden con los cambios espaciales de su nicho.

2.- Modelar los nichos ecológicos de dos especies representativas del Desierto Chihuahuense bajo las condiciones climáticas previas al calentamiento global más drástico del siglo XX (antes de 1970) y proyectar esos modelos a las condiciones climáticas presentes.

3.- Vincular los modelos de nicho ecológico y los muestreos en campo con el fin de probar si es posible detectar las señales del cambio climático a nivel poblacional.

4.- Evaluar el efecto de la deforestación y del calentamiento global para dos periodos de tiempo en el futuro (años 2020 y 2050) y bajo dos escenarios de cambio de clima, en la distribución geográfica de dos especies endémicas y de distribución restringida del Desierto Chihuahuense.

LITERATURA CITADA

- ALLEY, R. B. 2000. The Younger Dryas cold interval as viewed from central Greenland. *Quaternary Science Reviews* 19: 213-226.
- ARAÚJO, M. B., PEARSON, R. G., THUILLER, W. & M. ERHARD. 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology* 11: 1504-1513.
- ARAÚJO, M. B., THUILLER, W. & R. G. PEARSON. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33: 1712-1728.
- AUSTIN, M. P., NICHOLLS, A. O. & C. R. MARGULES. 1990. Measurement of the realized qualitative niche: Environmental niches of five *Eucalyptus* species. *Ecological Monographs* 60: 161-177.
- BAKKENES, M., ALKEMADE, J. R. M., IHLE, F., LEEMANSAND, R. & J. B. LATOUR. 2002. Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology* 8: 390-407.
- BARNOSKY, A. D., HADLY, E. A. & C. J. BELL. 2003. Mammalian response to global warming on varied temporal scales. *Journal of Mammalogy* 84: 354-368.
- BEEBEE, T. C. J. 1995. Amphibian breeding and climate. *Nature* 374: 219-220.
- BOTH, C. & M. E. VISSER. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411: 296-298.
- BOWEN, D. Q. 1997. *Quaternary Geology*. Pergamon. Oxford. New York.
- BROWN, J.H. & M. LOMOLINO. 1998. *Biogeography*. Sinauer, Sunderland.
- CARROLL C., ZIELINSKI W. J. & R. F. NOSS. 1999. Using presence-absence data to build and test spatial habitat models for the fisher in the Klamath Region, U.S.A. *Conservation Biology*. 13: 1344-1359.
- CMCC (CONVENIO MARCO SOBRE EL CAMBIO CLIMÁTICO). 1992. The Convention and the Kyoto Protocol" (La Convención y el Protocolo de Kioto), Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (<http://www.unCMCC>).
- CRICK, H. Q. P., DUDLEY, C., GLUE, D. E. & D. L. THOMSON. 1997. UK birds are laying eggs earlier. *Nature* 388: 526.
- CROWLEY, T. J. 2000. Causes of Climate Change Over the Past 1000. *Science* 289: 270 – 277
- CHAPIN III, F. S., SALA, O. E., BURKE, I. C., GRIME, J. P., HOOPER, D. U., LAUENROTH, W. K., LOMBARD, A., MOONEY, H. A., MOSIER, A. R., NAEEM, S., PACALA, S. W., WILLIAM, J. R., STEFFEN L. & D. TILMAN. 1988. Ecosystem consequences of changing biodiversity. *BioScience* 48: 45-52.

- DAVIS, O. K. 1990. Caves as sources of biotic remains in arid western North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology & Palaeoecology* 76: 331-348.
- DRAKE, F. 2000. *Global Warming*. Arnold Publishers, Oxford University Press, New York.
- FERIA, T. P. & A. T. PETERSON. 2002. Prediction of bird community composition based on point-occurrence data and inferential algorithms: a valuable tool in biodiversity assessments. *Diversity and Distribution* 8:49-56.
- FERRIER S. & A. GUISAN. 2006. Spatial modeling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology* 43: 393-404.
- FOOKES, P. G. 1991. Quaternary engineering geology. *Engineering Geology*. Special Publication N° 7, p. 73-98.
- GUISAN, A. & J. P. THEURILLAT. 2001. Assessing alpine plant vulnerability to climate change: A modeling perspective. *Integrated Assessment* 1: 307-320.
- GRINNELL, J. 1917. Field test of theories concerning distributional control. *The American Naturalist* 51: 115-128.
- HANSEN, A., NEILSON, R. P., DALE, V. H., FLATHER, C. H., IVERSON, L. R., CURRIE, D. J., SHAFER, S., COOK, R. & P. J. BARTLEIN. 2001. Global changes in forest: Responses of species, communities and biomes. *BioScience* 51: 765-779.
- HERNÁNDEZ-MACÍAS, H. 2006. *La vida en los desiertos mexicanos*. Colección: La Ciencia para Todos No. 213. Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- HEWITT, G M. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913.
- HIJMANS, R. J. & C. H. GRAHAM. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology* 12: 1-10.
- HOLT, R. D. 1990. The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 311-315.
- HUMPHRIES, M. M., THOMAS, D. W. & J. R. SPEAKMAN. 2002. Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature* 418: 313-316.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415-427.
- IMBRIE, J. & K. P. IMBRIE. 1986. *Ice ages: Solving the Mystery*. Cambridge, Massachusetts. Harvard University Press.
- IPCC (GRUPO INTERGUBERNAMENTAL DE EXPERTOS SOBRE EL CAMBIO CLIMÁTICO). 2002. *Cambio climático y Biodiversidad*. World Meteorological Organization and United Nations Environment Program.
- IPCC (GRUPO INTERGUBERNAMENTAL DE EXPERTOS SOBRE EL CAMBIO CLIMÁTICO). 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Contribution

of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC Secretariat, Ginebra, Suiza.

- JACKSON, S. T. & J. T. OVERPECK. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology* 26: 194–220.
- JUMP, A. S. & J. PEÑUELAS. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8: 1010-1020.
- LEAKEY, R. & R. LEWIN. 1998. *La sexta extinción: El futuro de la vida y de la humanidad*. Tusquets Editores, Barcelona.
- MACARTHUR, R. H. 1972. *Geographical Ecology. Patterns in the distribution of species*. Harper and Row. New York.
- MARTÍNEZ-MEYER, E. 2005. Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions. *Biodiversity Informatics* 2:42-55.
- MARTÍNEZ-MEYER, E., A. T. PETERSON, & W. W. HARGROVE. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13:305-314.
- MULLER, M. A. & G. J. MACDONALD. 1997. Spectrum of 100-kyr glacial cycle: Orbital inclination, not eccentricity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 8329-8334.
- MYNENI, R. B., KEELING, C. D., TUCKER, C. J., ASRAR, G. & R. R. NEMANI. 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* 386: 698-702.
- OBERHAUSER, K. S. & A. T. PETERSON. 2004. Modeling current and future potential wintering distributions of eastern North American monarch butterflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100:14063-14068.
- OLSON, D. M., DINERSTEIN, E., WIKRAMANAYAKE, E. D., BURGESS, N. D., POWELL, G. V. N., UNDERWOOD, E. C., D'AMICO, J. A., ITOUA, I., STRAND, H.E., MORRISON, J. C., LOUCKS, C. J., ALLNUTT, T. F., RICKETTS, T. H., KURA, Y., LAMOREUX, J. F., WETTENGEL, W. W., HEDAO, P., & K.R. KASSEM. 2001. *Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth*. *BioScience* 51:933-938.
- PARMESAN, C. 1996. Climate and species' range. *Nature* 382: 765-766.
- PARMESAN, C., NILS, R., STEFANESCU, C., HILL, J.K., THOMAS, D., DESCIMON, H., HUNTLEY, B., KAILA, L., KULLBERG, J., TAMMARU, T., TENNENT, W. J., THOMAS, J. A. & M. WARREN. 1999. Polewards shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399: 579-583.

- PARRA-OLEA, G., MARTÍNEZ-MEYER, E. & G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN. 2005. Forecasting climate change effects on salamander distribution in the highlands of central Mexico. *Biotropica* 37:202-208.
- PEARSON, R. G. & T. P. DAWSON. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12: 361-371.
- PETERSON, A. T. 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* 103: 599-605.
- PETERSON, A. T., SOBERÓN, J. & V. SÁNCHEZ-CORDERO. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- PETERSON, A. T., SÁNCHEZ-CORDERO, V., SOBERÓN J., BARTLEY J., BUDDEMEIER R. W. & A. G. NAVARRO-SIGÜENZA. 2001. Effects of global climate change on geographic distributions of mexican Cracidae. *Ecological Modelling* 144: 21-30.
- PETERSON, A. T., ORTEGA- HUERTA, M. A., BARTLEY, J., SÁNCHEZ-CORDERO, J., SOBERÓN, J., BUDDEMEIER, R. H. & D. R. B. STOCKWELL. 2002. Future projections form Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416: 626-629.
- POUNDS, J. A., FOGDEN, M. P. L & J. H. CAMPBELL. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398: 611-615.
- PRIMACK, R. B. & J. ROS. 2002. *Introducción a la biología de la conservación*. Ariel Ciencia, Barcelona.
- RAXWORTHY, C. J., MARTÍNEZ-MEYER, E., HORNING, N., NUSSBAUM, R. A.; SCHNEIDER, G. E. ORTEGA-HUERTA M. A. & A. T. PETERSON. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* 426:837-841.
- RÉALE, D., MCADAM, A. G., BOUTIN, S. & B. DOMINIQUE. Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London - B - Biological Sciences* 270: 591-596.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V., ILLOLDI-RANGEL, P., LINAJE, M., SARKAR, S. & A. T. PETERSON. 2005. Deforestation and extant distributions of Mexican endemic mammals. *Biological Conservation* 126:465-473.
- SOBERÓN, J. & A. T. PETERSON. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and specie's distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
- STOCKWELL, D. R. B. & D. PETERS. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographic Information Science* 13: 143-158.
- TABERLET, P., WUST-SAUCY A. G. & J. F. COSSON. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453-462.

- TARBUCK E. & F. LUTGENS, 2001. Ciencias de la Tierra, Una Introducción a la Geología Física. Prentice Hall, Madrid.
- TÉLLEZ-VALDÉS, O. & P. DÁVILA-ARANDA. 2003. Protected areas and climate change: a case study of the cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, México. Conservation Biology 17: 846-853.
- TÉLLEZ-VALDÉS, O., DÁVILA-ARANDA, P. & R. LIRA-SAADE. 2006. The Effects of Climate Change on the Long-Term Conservation of *Fagus grandifolia* var. *mexicana*, an Important Species of the Cloud Forest in Eastern Mexico. Biodiversity and Conservation 15:1095–1107.
- THOMAS, C. D. & J. J. LENNON. 1999. Birds extend their ranges northwards. Nature 399: 213.
- TOLEDO, V. M: 1988. La diversidad biológica de México. Ciencia y Desarrollo 81: 17-30.
- TONNI, E., CIONE, A. & R. PASQUALI. 1998. Los climas del Cuaternario: causas y consecuencias. CienciaHoy 8 (45) (<http://www.ciencia-hoy.retina.ar/hoy45/clim4.htm>)
- THUILLER, W., BROTONS, L., ARAÚJO M. B. & S. LAVOREL. 2004. Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. Ecography, 27, 165-172.
- VÁZQUEZ-SELEM, L. 2004. Investigaciones de los glaciares y de los hielos de los polos. In J. Martínez & A. Fernández Bremauntz (comp.) Cambio Climático: una visión desde México, pp. 53-64. SEMARNAT, INE, México.
- VILLERS-RUIZ L. & I. TREJO-VAZQUEZ. 1998. Climate Change on Mexican Forests and Natural Protected Areas. Global Environmental Change 8 (2): 141-157.
- WWF (Fondo Mundial para la Naturaleza) 2007. El Desierto Chihuahuense. (http://www.wwf.org.mx/wwfmex/prog_desierto.php)
- XU, D. & H. YAN. 2001. A study of the impacts of climate change on the geographic distribution of *Pinus koraiensis* in China. Environmental International 27: 201-205.
- ZACCAGININI, M. E. 2002. Agricultura y conservación: el aguilucho langostero de Argentina. In R. Primack, R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo & F. Massardo (eds.), Fundamentos de Conservación Biológica: Perspectivas Latinoamericanas, pp 212-223. Fondo de Cultura Económica, México.

CAPÍTULO I

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *LARREA TRIDENTATA* EN RESPUESTA A LOS
CAMBIOS CLIMÁTICOS DEL PLEISTOCENO-HOLOCENO

INTRODUCCIÓN

Los desiertos de Norteamérica han sido motivo de diversas investigaciones para explicar su establecimiento y evolución, debido, entre otros factores, a un alto grado de endemismo y a las adaptaciones características de su flora y fauna que les permiten sobrevivir a las condiciones ambientales extremas. Unos de los eventos importantes a considerar en el origen y distribución de las especies tales desiertos son, sin lugar a dudas, los cambios climáticos que se presentaron durante la época del Pleistoceno (2 millones a 10 mil años Antes del Presente [A.P.]). En este periodo sucedieron al menos 20 ciclos glaciales/interglaciares, lo que llevó a cambios drásticos no sólo en el ambiente sino en la composición de las comunidades bióticas que lo conformaban (Pielou, 1991).

A partir de estudios paleoclimáticos se ha podido inferir que durante el Último Máximo Glacial (UMG, hace 18 mil años A.P.) las condiciones ambientales de Norteamérica fueron distintas. En esta época ocurrieron importantes cambios en la circulación atmosférica que tuvieron consecuencias en el sistema climático, ya que al expandirse el casquete llamado Laurentino hacia el sur, la corriente de chorro (jet stream) se dividió en dos y los vientos alisios y del oeste bajaron de latitud; esto provocó un incremento en las lluvias de invierno en el norte y centro de México, lo que permitió que aparecieran lagos en el Altiplano Mexicano. La temperatura promedio era aproximadamente 5 °C más baja que la actual y el nivel del mar descendió 100 m, lo que pudo traducirse en el aumento de los territorios áridos colonizables en la región del Desierto de Sonora al dejar expuestas las planicies costeras arenosas (Bradbury, 1997; Lozano-García, 2004). Al parecer, bajo este escenario de mayor frío y humedad, los bosques de *Pinus* y *Juniperus* dominaron lo que hoy son los desiertos Sonorense y Chihuahuense e impidieron el establecimiento de plantas suculentas y algunos arbustos que no toleran las heladas, por lo que el matorral xerófilo característico de condiciones extremadamente áridas ocupó, durante la última glaciación, una superficie mucho más restringida (Thompson, 2002; Van Devender, 1990a, Van Devender & Burgess 1985). Esto se ve reforzado con la evidencia fósil ya que investigaciones han revelado que las áreas que hoy en día corresponden a zonas áridas, presentan floras fósiles procedentes de ecosistemas del bosque de pino-encino, lo cual indica que el matorral xerófilo y los pastizales semidesérticos fueron precedidos por ambientes templados más húmedos, y por consiguiente las especies de zonas áridas, o son de origen relativamente reciente en esas áreas, o no estuvieron presentes en ellas de modo ininterrumpido, extinguiéndose o disminuyendo gran parte de la flora y fauna (Betancourt *et al.*, 1994; Ezcurra & Montaña, 1988; Morafka *et al.*, 1992)

Si bien existen avances significativos en el conocimiento de la composición taxonómica y extensión de los bosques que ocuparon las zonas ahora áridas de Norteamérica, lo que ocurrió durante la última glaciación con las especies de afinidades desérticas sigue siendo poco conocido. Se ha especulado que las comunidades xerófilas sobrevivieron la era de hielo refugiándose en el sur de México, y subsecuentemente invadieron el norte de México y sur de Estados Unidos durante el Holoceno (Wells & Hunziker, 1976). Otros autores, tomando en cuenta el grado de endemismo de las especies de cactus del desierto de Sonora consideraron que éste pudo haber sido un refugio para las especies desérticas (Shreve & Wiggins, 1964).

Una de las especies vegetales que hoy día habita en todos los desiertos de Norteamérica y que es considerada como representativa de las zonas áridas es *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae), comúnmente conocida como “la gobernadora”. Esta planta posee un área geográfica relativamente bien definida, exhibe un fenotipo característico (Fig. 3), ha sido estudiada en diversos aspectos, como su taxonomía, fisiología, fitoquímica (Mabry *et al.*, 1977), es ampliamente usada y recolectada comercialmente en México, utilizándose como alimento para humanos y forraje de animales (Shreve & Wiggins, 1964; Vázquez-Yañes *et al.*, 1999). Sin embargo, no sólo su llegada y la diferenciación en los desiertos de Norteamérica, sino su distribución durante la última glaciación son temas de debate. Algunos investigadores afirman que su evolución debió ser relativamente rápida, pues ciertos estudios indican que *Larrea* no estuvo presente en el desierto Chihuahuense –al parecer su centro de dispersión en México- sino hasta hace apenas 9 mil años (Axelrod, 1979; Morafka *et al.*, 1992; Wells & Hunziker, 1976). Otros investigadores proponen que su llegada al norte de México pudo ser en el Plioceno, pero que durante las glaciaciones del Pleistoceno se refugió en ciertos lugares entre los ríos Éxtorax y Tula, en Querétaro e Hidalgo (Rzedowski, 1991) respectivamente. Sin embargo, en algunas partes de los desiertos de Norteamérica se han descubierto restos de *Larrea* datados en más de 20 mil años, lo que ha permitido sugerir que durante el Pleistoceno la gobernadora quedó limitada a unos cuantos refugios situados en tierras bajas, desde donde se habrían expandido para alcanzar su distribución actual una vez que la aridez aumentó hacia finales de la última glaciación (Cole, 1986).

La existencia de tan diversas hipótesis sobre la distribución de las especies en el pasado puede deberse a que las reconstrucciones paleogeográficas y paleoecológicas se han realizado principalmente por medio del registro fósil, lo cual tiene diversas limitaciones. En principio, la propia naturaleza de las regiones áridas hace que la formación y conservación de los restos fósiles sea rara. Además, el uso de datos fósiles en sí mismo es problemático debido a que es difícil obtener una identificación precisa y correcta del material

fósil, así como una buena resolución espacio-temporal (Challenger, 1998). Otra forma en que se han analizado las distribuciones pasadas ha sido aplicando modelos espaciales a fin de obtener los factores climáticos limitantes en la distribución de las especies en el presente. Estos resultados se interpolan a los factores de la época que se desea reconstruir y se determinan áreas de posible presencia (Arundel, 2002). Sin embargo, estos trabajos han utilizado sólo una parte de toda el área de la distribución real de la especie, dejando fuera información valiosa sobre la variabilidad ambiental, con lo cual los resultados se consideran limitados.

En años recientes el modelado de nicho ecológico (MNE) ha mostrado ser una herramienta útil en predecir la distribución de especies bajo escenarios de cambio climático. Los MNE parten del supuesto de que la distribución conocida de las especies provee información suficiente para caracterizar sus requerimientos ecológicos (Kadmon *et al.*, 2003). Los MNE asocian localidades (latitud—longitud) de presencia/ausencia de las especies con datos ambientales (clima, topografía, etc.), entonces para modelar el nicho ecológico de las especies, el cual puede ser posteriormente proyectado y visualizado en un espacio geográfico mediante el uso de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) (Peterson *et al.*, 2002; Soberón & Peterson, 2005). Considerando la hipótesis de que las especies tienden a mantener sus nichos constantes por largos periodos de tiempo (conservadurismo del nicho, Peterson *et al.*, 1999), las asociaciones especies-ambiente pueden ser proyectadas a diferentes escenarios de clima, ya sea en el futuro (Araújo *et al.*, 2006; Guisan & Theurillat, 2001; Peterson *et al.*, 2001, 2002) o bien hacia el pasado (Araújo *et al.*, 2008; Martínez-Meyer & Peterson, 2006).

Comprender cómo han cambiado las distribuciones de las especies bajo cambios climáticos del pasado, en este caso los ciclos glacial/interglacial, puede permitir analizar los efectos que el calentamiento global actual tendrá sobre la biodiversidad y revelar patrones y procesos no detectados en estudios que comprenden sólo unas pocas décadas (Lyford *et al.*, 2003). Asimismo, las relaciones entre la distribución pasada y actual de una especie y los parámetros climáticos pueden proporcionar la base para estimar cómo los cambios climáticos futuros pueden influenciar las distribuciones de las especies (Thompson & Anderson, 2000).

En este capítulo se analizó si *L. tridentata* ha respondido a cambios climáticos manteniendo su nicho ecológico y moviendo su área de distribución de manera concordante con el de su nicho. Para ello se utilizó una prueba “longitudinal” siguiendo a la especie en tres periodos de tiempo -durante el Último Máximo Glacial (UMG, hace 21 mil años), el Holoceno medio (6 mil años) y el Holoceno tardío (presente). Se evaluó si el modelado del nicho ecológico de esta especie en un tiempo es capaz de predecir la distribución conocida

de la misma en otro tiempo, es decir, después de un cambio climático. El proceso se realizó en tres pasos: (1) se modeló el nicho ecológico para un sólo período de tiempo; (2) se proyectaron los modelos de nicho obtenidos para un segundo período de tiempo; y (3) se probó la habilidad de los modelos obtenidos en el paso 1 para predecir presencias conocidas para el segundo período de tiempo. Las pruebas se llevaron a cabo tanto en el espacio ecológico como en el geográfico y se repitieron invirtiendo los periodos de predicción.

Con los mapas de distribución obtenidos, se propone una hipótesis de la posible distribución de *L. tridentata* durante el UMG y posterior expansión en el Holoceno medio. Asimismo, se propone la delimitación de su espacio climático.

MÉTODOS

ESPECIE ESTUDIADA

Larrea tridentata (Moç. & Seseé ex DC.) Coville (1893), conocida como “la gobernadora” o “jarilla”, es el arbusto más abundante y de amplia distribución en los desiertos de Norteamérica. En México se encuentra desde la Península de Baja California, Coahuila, Chihuahua, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Zacatecas, Tamaulipas e Hidalgo. En Estados Unidos se distribuye en el sur de Nevada, el suroeste de Utah, sur de Arizona, oeste de Texas y el sur de Nuevo México (Mabry *et al.*, 1977).

Es un arbusto muy ramificado, perennifolio, de 0.6 a 3 m de altura. Sus hojas formadas por 2 folíolos unidos entre sí en la base (Fig. 3). Los folíolos oblicuamente ovados a lanceolados o falcados, divaricados, de 4 a 15 mm de largo por 3 a 8 mm de ancho, enteros, coriáceos, resinosos, de olor penetrante, verde o verde amarillentos. La copa tiene un volumen promedio de 0.124 m³ x arbusto (Campos-López *et al.*, 1981).

Crece en los sitios secos de México, en terrenos planos, laderas, lomeríos bajos (originados de materiales geológicos del Cretácico Superior e Inferior) y en planicies aluviales. Se desarrolla en lugares con temperaturas de 14 a 28 °C, pero puede soportar temperaturas de hasta 43 °C y presencia de 8 meses de sequía. Prevalece en climas áridos (BS) y muy áridos (BW) y en precipitaciones de 150 a 500 mm anuales. Los suelos en los que se desarrolla son de profundidad variable, textura franco-arenosa, estructura granular, drenaje interno medio de consistencia friable, de color café grisáceo, compacto arcilloso, calcáreo, blanco-arenoso, aluvial con pH de 6.8 a 7.6. Es uno de los principales componentes de la vegetación árida y semiárida del país. Forma comunidades exclusivas y

extensas. Es una planta prolífica y territorialista, presenta alelopatía y compuestos químicos. (Hunziker *et al.*, 1977).



Figura 3.- La gobernadora, *Larrea tridentata*, arbusto ramificado y perennifolio, representativo de los desiertos de Norteamérica.

MODELOS DE NICHO ECOLÓGICO

Datos biológicos

a) Localidades fósiles

Se generó una base de datos de localidades de presencia para *Larrea tridentata* para el Pleistoceno y el Holoceno partir de registros recopilados de las siguientes bases de datos: USGS/NOAA North American Packrat Midden Database version 3 (<http://esp.cr.usgs.gov/data/midden/>); Fossil Packrat Midden Database (http://www.usgs.nau.edu/global_change/middens). Paleontology Database Network (<http://www.ucmp.berkeley.edu/pdn/pdnhomelinks.html>), así como de la literatura (Cuadro 1). Debido a que existen pocas localidades fósiles se definieron los siguientes intervalos de edad para cada periodo: para las localidades del Pleistoceno (UMG) se consideraron las localidades cuyos registros fósiles fueron datados con una antigüedad de 26 mil a 10 mil años A. P., y para el Holoceno Medio entre 8 mil y 4 mil años A.P.

b) Localidades actuales

Se realizó una búsqueda de localidades de presencia de la especie en distintas bases de datos de colecciones y herbarios en línea: Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (www.conabio.gob.mx); GBIF Biodiversity Data Portal (www.gbif.org); Plant Resources Center; The University of Texas at Austin (<http://www.biosci.utexas.edu/prc/>), así como de información proveniente de la literatura (Campos-López *et al.*, 1981; Huzinker & Comas, 2002; Mabry *et al.*, 1977; Rzedowski & Calderón de Rzedowski, 1988; Rzedowski, & Medellín Leal, 1958). Se consideraron las localidades de toda la distribución de la especie tanto para Estados Unidos como para México. Los registros fueron georreferenciados utilizando cartas topográficas de INEGI (1:250,000), el gacetero electrónico Global Gazetteer V2.1. (<http://www.fallingrain.com/world>) y el georreferenciador automático BioGeoMancer (<http://classic.biogeomancer.org>).

Posteriormente, tanto para los datos fósiles como para los actuales se seleccionaron las localidades que estuvieran separadas por más de 0.1° de latitud o longitud y se eliminaron los registros repetidos y con información incompleta para tener localidades puntuales.

Coberturas climáticas

Los modelos de nicho se generaron usando distintos tipos de superficies ambientales. Los datos topográficos se obtuvieron de la base de datos Hydro 1k del Geological Survey de los Estados Unidos (Gesch & Larson, 1996; <http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/>) e incluyeron: pendiente, aspecto e índice topográfico. Los datos climáticos incluyeron temperatura media anual y la precipitación media anual. Las coberturas para el Pleistoceno (21 mil años A.P.) y Holoceno Medio (6 mil años A.P) se obtuvieron del Hadley Climate Change Centre mediante el Paleoclimate Modelling Intercomparison Project (Kim *et al.*, 2002; <http://pmip.lsce.ipsl.fr/>), mientras que las coberturas climáticas actuales (1961–90; New *et al.*, 1999) se encuentran disponibles en la página del Panel Intergubernamental para el Cambio Climático (<http://www.ipcc.ch/>). Todas las coberturas fueron remuestreadas a una resolución de 1 km².

Modelado de nicho ecológico

Los MNE se basan en la asociación de los puntos de presencia de las especies con factores ambientales. Primero se generó un modelo del nicho ecológico de *L. tridentata* para las condiciones actuales utilizando las localidades en donde ha sido recolectada en el presente y las variables topográficas y de condiciones climáticas actuales (modelos A). Posteriormente, usando las mismas localidades de recolecta del presente se proyectaron hacia las condiciones ambientales del Pleistoceno (hasta los 21 mil A.P.) y del Holoceno medio (6 mil A.P.) (modelos B). De la misma manera, se produjeron los modelos de la distribución para el Pleistoceno y el Holoceno medio utilizando localidades de los registros fósiles (de cada periodo de tiempo 21 mil años A. P. y 6 mil años A. P.) y las coberturas climáticas para el respectivo periodo de tiempo así como las topográficas. Después utilizando las localidades fósiles de cada ventana de tiempo, se proyectaron a los escenarios climáticos del presente, teniendo como resultado dos mapas de la distribución potencial para el presente (uno con los registros fósiles del Pleistoceno y otro con las localidades fósiles del Holoceno medio).

En este trabajo los modelos se generaron con el algoritmo genético GARP por sus siglas en inglés (Genetic Algorithm for Rule-set Prediction) (Stockwell & Noble, 1992; Stockwell & Peters, 1999, <http://www.lifemapper.org/desktopgarp/>). Este método ha demostrado su capacidad predictiva y robustez en modelar la distribución de especies aún con tamaño de muestra pequeña (cuanto?: 10 localidades?) (Peterson & Cohoon, 1999; Stockwell & Peterson, 2002; Raxworthy *et al.*, 2003). GARP es un algoritmo genético que produce de manera iterativa una serie de reglas que definen las condiciones ecológicas en las cuales se encuentra la especie, las evalúa e incorpora o rechaza. Los detalles matemáticos del método se han descrito en Stockwell y Noble (1991) y Stockwell y Peters (1999). A partir de los datos de colecta, GARP genera al azar 1250 puntos de presencia de la especie por medio de un remuestreo con sustitución y 1250 puntos de pseudoausencia. Estos 2500 puntos los divide aleatoriamente en dos partes con el fin de tener 1250 puntos de presencia y pseudoausencia para la obtención de los modelos y los otros 1250 puntos para probarlos. Después, el sistema desarrolla reglas ambientales condicionales que describen la relación que tienen las localidades de presencia y pseudoausencia con las variables ambientales utilizando cuatro métodos: regresión logística, envoltura bioclimática, envoltura bioclimática negada y reglas atómicas. Cada modelo o regla producido es evaluado estadísticamente por medio de una prueba de Chi cuadrada (χ^2) al sobreponer los puntos de prueba y son ordenadas en función de su desempeño, o sea, la regla que resultó más predictiva es la primera y así sucesivamente. Una vez que se tiene la serie de reglas semilla,

GARP las modifica al azar semejando un proceso evolutivo (i.e., a través de mutaciones y traslocaciones de las reglas), y el funcionamiento de la regla es re-evaluada. Si una regla transformada muestra mejoría en su funcionamiento, entonces reemplaza a la regla original; de otra forma se descarta, y las reglas son acomodadas nuevamente de acuerdo con sus nuevos puntajes de desempeño. El algoritmo desarrolla 1,000 iteraciones o hasta que las reglas no incrementan la precisión predictiva. Finalmente, el modelo generado en GARP en un espacio ecológico es proyectado a un escenario geográfico. Cada píxel (celda) del mapa es diagnosticado para determinar si cumple con las condiciones enunciadas en la regla 1, si no las cumple evalúa si cumple las condiciones de la regla 2, y así sucesivamente hasta que alguna de las reglas se ajusta a las características del píxel y le asigna el resultado de presencia o ausencia que indica esa regla, obteniéndose al final un mapa binario de presencia/ ausencia correspondiente a una especie determinada. Para realizar los modelos de nicho ecológico en el experimento se tomó el 60 % de los registros como datos de entrenamiento (construcción del modelo) y el 40 % restante fueron datos de verificación de los modelos; dado que existe una variabilidad entre los modelos generados por GARP, se corrieron 100 modelos con 0.01 de límite de convergencia a 1000 iteraciones máximo para delimitarlos; seleccionando 20 modelos con un umbral de 20% de error de omisión y de éstos se escogió el 50% más cercanos a la mediana del área de distribución predicha, para obtener finalmente los 10 mejores modelos que predigan la distribución geográfica potencial de la especie (Anderson *et al.*, 2003). Los 10 modelos se combinaron en Arcview 3.2 creando mapas de consenso (es decir, el valor de píxel representa el número de modelos que predicen la presencia de la especie en ese píxel) de la distribución geográfica del nicho ecológico de la especie para las condiciones actuales y del pasado. Cabe mencionar que, al igual que otros MNE, los modelos que genera GARP se basan en factores ambientales y no toman en cuenta los factores bióticos ni históricos, los cuales pueden ser la causa de la ausencia de especies en zonas habitables, por lo que se habla de modelos de nicho ecológico o de distribución potencial (Peterson *et al.*, 1999; Sánchez-Cordero *et al.*, 2005).

Para evaluar la interpredictibilidad entre periodos de tiempo, se utilizó una prueba de Chi cuadrada (χ^2). Las localidades fósiles del Pleistoceno y del Holoceno fueron superpuestas en los mapas proyectados obtenidos a partir del modelo generado con las localidades del presente (modelos B). Se calculó el porcentaje de puntos que cayeron dentro del área de predicción y se evaluó su significancia estadística. El mismo proceso fue seguido para evaluar la predictividad del Pleistoceno y del Holoceno para el presente; es decir, las localidades actuales se sobrepusieron a los modelos generados a partir de la proyección de las localidades fósiles a condiciones del presente (Martínez-Meyer *et al.*, 2004). Una vez

obtenidos los modelos y probada su interpredictibilidad se obtuvieron mapas de consenso, donde se determinó el área de coincidencia de ambos modelos (A y B).

ANÁLISIS DE LAS VARIABLES AMBIENTALES

La distribución espacial de cada especie se encuentra restringida, entre otros, por los factores climáticos que son particulares a cada taxón. El conocimiento de las tolerancias ambientales actuales de la distribución espacial de las especies puede ser usado para la interpretación de la distribución geográfica en distintos periodos de tiempo, ya sea en el pasado o hacia el futuro. Sin embargo, los factores climáticos limitantes para la mayoría de las especies permanecen desconocidos, ya que involucran estudios autoecológicos de largo plazo y costosos (Arundel, 2002).

Pocos trabajos han analizado las influencias climáticas de las distribuciones de las plantas cuantificando el espacio climático ocupado por una especie (Bartlein *et al.*, 1986, Thompson *et al.*, 1999). En el caso de *L. tridentata*, Arundel (2005) realizó este tipo de análisis pero limitando su estudio tan sólo para la distribución de la gobernadora en el desierto de Mojave y parte del desierto Sonorense. Sin embargo, es importante analizar toda la distribución completa de la especie, con el fin de definir con mayor precisión su espacio climático.

En este trabajo se exploró una nueva forma para conocer el espacio climático de la especie. Se extrajeron los datos de la temperatura media anual y la precipitación anual para cada localidad conocida en el presente utilizando la extensión GetGrid en ArcView 3.2. Lo mismo se realizó con las localidades del Pleistoceno y Holoceno con sus respectivas coberturas climáticas. Los valores obtenidos del espacio climático para el presente fueron analizados por medio de la estimación de densidad por Kernel para establecer el comportamiento de las distribuciones. La estimación de densidad de Kernel fue obtenida usando el programa "EDK2000" (Salgado-Ugarte, 2002) insertado en el programa STATA (STATA corporation, 1999). Para conocer si los valores de la precipitación y la temperatura media anual que se presentaron en el Pleistoceno se encuentran dentro del espacio climático actual de la especie, los valores que se obtuvieron para las localidades de este periodo de tiempo se superpusieron a los histogramas Kernel obtenidos para del presente.

Tomando en cuenta que los desiertos de Norteamérica (Mojave, Sonorense y Chihuahuense) poseen diferencias en sus tipos climáticos, es decir en sus patrones de temperatura y precipitación, se analizaron los espacios climáticos de la especie separando

las localidades actuales para cada uno de estos desiertos y se compararon entre ellos y con los del Pleistoceno Tardío y el Holoceno Medio. Para ello se utilizaron las gráficas de caja con bigotes (Tukey, 1997) para evaluar la forma de las distribuciones, ya que permiten visualizar no sólo dónde se posiciona la mediana, sino también los valores mínimo y máximo de la variable lo que hace a estas gráficas muy útiles para hacer comparaciones (Wainer, 1992).

RESULTADOS

LOCALIDADES DE LA ESPECIE

Al realizar una búsqueda exhaustiva en la literatura y en colecciones electrónicas se obtuvieron un total de 17 localidades fósiles para el Pleistoceno datados entre ~26 mil a 10 mil A.P., 22 localidades para el Holoceno Medio, ~8 mil a 4 mil A.P. (Cuadro 1) y 283 registros para el presente.

CUADRO 1.- Localidades fósiles utilizadas para modelar los nichos ecológicos para el Pleistoceno Tardío (~26 mil a 10 mil Antes del Presente) y Holoceno Medio (~8 mil a 4 mil A.P). Se incluyen las coordenadas en longitud (LONG) y latitud (LAT), el fechamiento por medio de radiocarbono (EDAD) y las fuentes donde se obtuvieron (AUTOR).

PAIS	ESTADO	LOCALIDAD	LONG	LAT	EDAD	AUTOR
EUA	California	Eureka Valley San Andres	-117.78	37.33	3,900	Spaulding, 1990; Hunter <i>et al.</i> , 2001
EUA	Nvo. Mexico	Mountains (Rhodes Canyon)	-106.65	33.28	4,300	Van Devender, 1990a; Betancourt <i>et al.</i> , 2001: Van devender & Toolin, 1983
México	Sonora	Montañas Hornaday	-113.60	31.98	4,400	Hunter <i>et al.</i> , 2001
EUA	California	Marble Mountains	-115.58	34.67	4,500	Spaulding, 1990; Van Devender, 1990b
EUA	California	Whipple Mountains	-114.37	34.23	4,500	Spaulding, 1990; Van Devender, 1990b
EUA	Nvo. Mexico	Otero Mesa	-105.88	32.38	4,800	Van Devender, 1990a; Betancourt <i>et al.</i> , 2001
México	Sonora	Sierra Bacha	-112.48	29.83	5,340	Van Devender, 1995
EUA	California	Lucerne Valley	-116.83	34.50	5,800	King, 1976
México	Sonora	Hornaday Mountains	-113.60	31.98	6,065	Van Devender <i>et al.</i> , 1990 ^a
EUA	Arizona	Waterman Mountains	-111.46	32.35	6,195	Anderson & Van Devender, 1991
EUA	Arizona	Waterman Mountains Harquahala Mountains, Eagle Eye Mountain	-111.27	32.20	6,195	Anderson & Van Devender, 1991; Hunter <i>et al.</i> , 2001
EUA	Arizona	Eye Mountain	-113.17	33.88	6,424	McAuliffe & Van Devender, 1998
EUA	California	Desierto de Mojave	-115.17	35.75	6,480	Packrat Midden Database
EUA	Nevada	McCullough Mountains	-115.10	35.45	6,480	Packrat Midden Database
EUA	Nevada	Little Skull Mountain	-116.26	36.72	6,680	Wigand, 1990

EUA	California	Picacho Peak	-114.83	32.97	7,350	Cole, 1986; Hunter <i>et al.</i> , 2001
EUA	California	Desierto de Mojave	-116.67	34.82	7,400	Wells & Hunziker, 1976
EUA	Arizona	Puerto Blanco Mountains	-112.78	31.97	7,900	Van Devender, 1987a; Hunter <i>et al.</i> , 2001
EUA	Nevada	McCullough Range, Peanut Butter Pass	-115.17	35.76	7,930	Spaulding, 1991 ^a
EUA	Nevada	Devil's Hole Hills-Owl Canyon	-116.29	36.43	8,290	Forester <i>et al.</i> , 1999
EUA	Nevada	River Mountains	-114.86	36.03	8,300	Spaulding, 1990; Hunter <i>et al.</i> , 2001
EUA	California	Chocolate Mountains_Salt Creek	-115.67	33.50	8,640	Rinehart & McFarlane, 1995
México	Sonora	Hornaday Mountains	-113.60	31.98	10,000	Van Devender <i>et al.</i> , 1990 ^a
EUA	California	Marble Mountains	-115.58	34.67	10,550	Spaulding, 1990; Hunter <i>et al.</i> , 2001
EUA	Arizona	Welton Hills	-114.13	32.60	10,800	Van Devender 1990b; Van Devender, 1973
EUA	Arizona	Trigo Mountains	-114.61	33.29	11,080	Shelley & Altschul, 1989
EUA	Nevada	Sheep Ranch	-115.25	36.47	11,550	Spaulding, 1981 Rowlands, 1978; Van Devender, 1990b;
EUA	California	Whipple Mountains	-114.37	34.23	11,650	Hunter <i>et al.</i> , 2001
México	Coahuila	Cañón la Fragua	-102.72	25.75	11,700	Hunter <i>et al.</i> , 2001
EUA	Arizona	New Water Mountains	-113.95	33.63	12,090	King & Van Devender, 1977
EUA	California	Picacho Peak	-114.83	32.97	12,730	Cole, 1986; Hunter <i>et al.</i> , 2001
EUA	Nevada	Amargosa Desert, Point of Rocks	-116.08	36.56	13,130	Spaulding, 1985
EUA	Arizona	Grand Canyon	-113.93	36.12	13,430	Phillips, 1977
EUA	Arizona	Organ Pipe Cactus National Monument	-106.18	32.18	14,120	Davis & Anderson, 1987; Davis, 1990
EUA	Nevada	Spring Range	-115.38	36.03	15,040	Sapulding, 1981
EUA	California	Chemeheuvi Mountains	-114.50	34.70	16,900	Wells, 1983
EUA	Arizona	Tinajas Altas	-114.16	32.36	18,700	Van Devender 1990b; Hunter <i>et al.</i> , 2001
México	Baja California	Cataviña	-114.75	29.75	21,700	Hunter <i>et al.</i> , 2001
EUA	Texas	Big Bend	-102.83	29.55	26,400	Van Devender 1990 ^a

MODELADO DE NICHO ECOLÓGICO

Los modelos de distribución potencial obtenidos a partir de los puntos de presencia y de las coberturas de cada periodo de tiempo (Figs. 4 y 5) mostraron una alta significancia predictiva ($P < 0.0001$). Para el presente se obtuvo un porcentaje de predicción del 93%, $\chi^2 = 102.30$, $p < 0.0001$; para el Holoceno Medio estos valores fueron de 96%; $\chi^2 = 20.94$, $p < 0.0001$ y para el Pleistoceno 88.23%, $\chi^2 = 23.57$ y $p < 0.0001$. Asimismo, las predicciones de los modelos de un período de tiempo proyectados a otro período también fueron estadísticamente significativas. Esto se refleja en los siguientes resultados: en el modelo de las localidades actuales proyectadas a condiciones de hace 21 mil años, 15 de las 17 localidades del Pleistoceno cayeron dentro de la predicción (82.35%, $\chi^2 = 9.63$, $p < 0.001$), mientras que en el modelo actual proyectado a las condiciones del Holoceno Medio 19 de 22 localidades del Holoceno Medio fueron bien predichas (76%, $\chi^2 = 8.12$, $p < 0.005$). Cuando se utilizaron los puntos de presencia del Pleistoceno y del Holoceno proyectados a las condiciones actuales la predecibilidad también fue significativa: 81%, $\chi^2 = 12.76$, $p < 0.001$ y 73 %, $\chi^2 = 45.35$, $p < 0.001$, respectivamente.

Los resultados del área predicha para cada modelo, fueron los siguientes: para el presente se estimó un área de 1,310,851 km² (Fig. 4A') para el Pleistoceno Tardío y Holoceno Medio fue de 591,244 km² y 101,272 km², respectivamente (Figs. 4A y 5A). Las proyecciones a diferentes tiempos arrojaron los siguientes resultados: para los modelos utilizando las localidades del presente y proyectados a las condiciones del Pleistoceno el área fue de 609,334 km² (Fig. 4B) y para el Holoceno medio fue de 1,071,989 km² (Fig. 5B). Utilizando las localidades del Pleistoceno y del Holoceno medio para proyectar y obtener los mapas de la distribución al presente resultaron en áreas de 1,206,676 km² y 1,218,698 km², respectivamente (Figs. 4B' y 5B'). Los mapas de consenso (Fig. 4C) mostró que ambos modelos coincidieron en 411,940 km², mientras que el mapa de consenso del Holoceno Medio (Fig. 5C) mostró una coincidencia de 819,825 km².

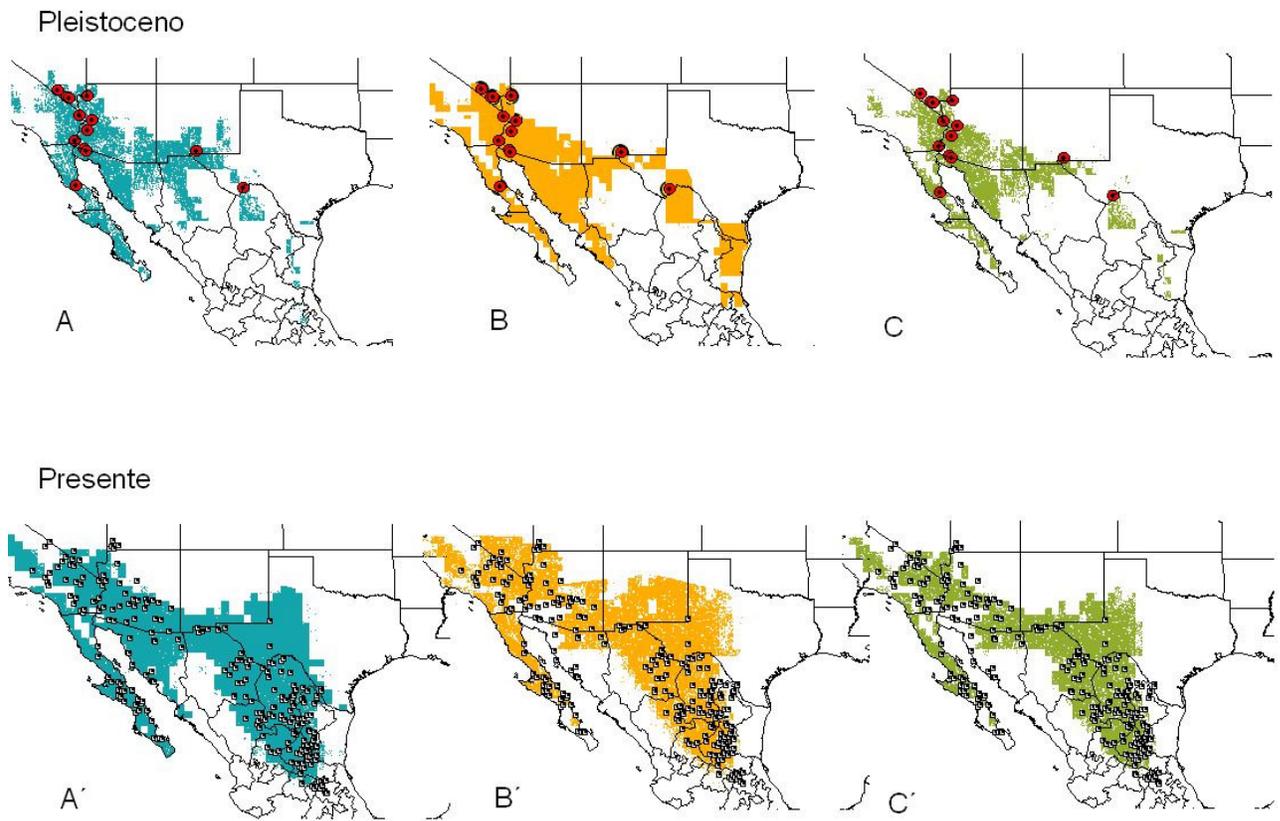


Figura 4.- Modelos de distribución potencial de *Larrea tridentata* para el Último Máximo Glacial (UMG, 21 mil años AP) y para el presente. La figura A muestra el modelo del UMG generado a partir de localidades fósiles (círculos rojos) y coberturas ambientales del UMG; la B es el modelo para el UMG generado con localidades actuales (cuadros) y proyectadas a las condiciones ambientales del UMG, C representa el mapa consenso de A y B. El mapa A' se generó a partir de localidades actuales (cuadros) y coberturas ambientales actuales, B' con localidades fósiles del UMG proyectadas a las condiciones ambientales del presente y C' es el mapa consenso de A' y B'.

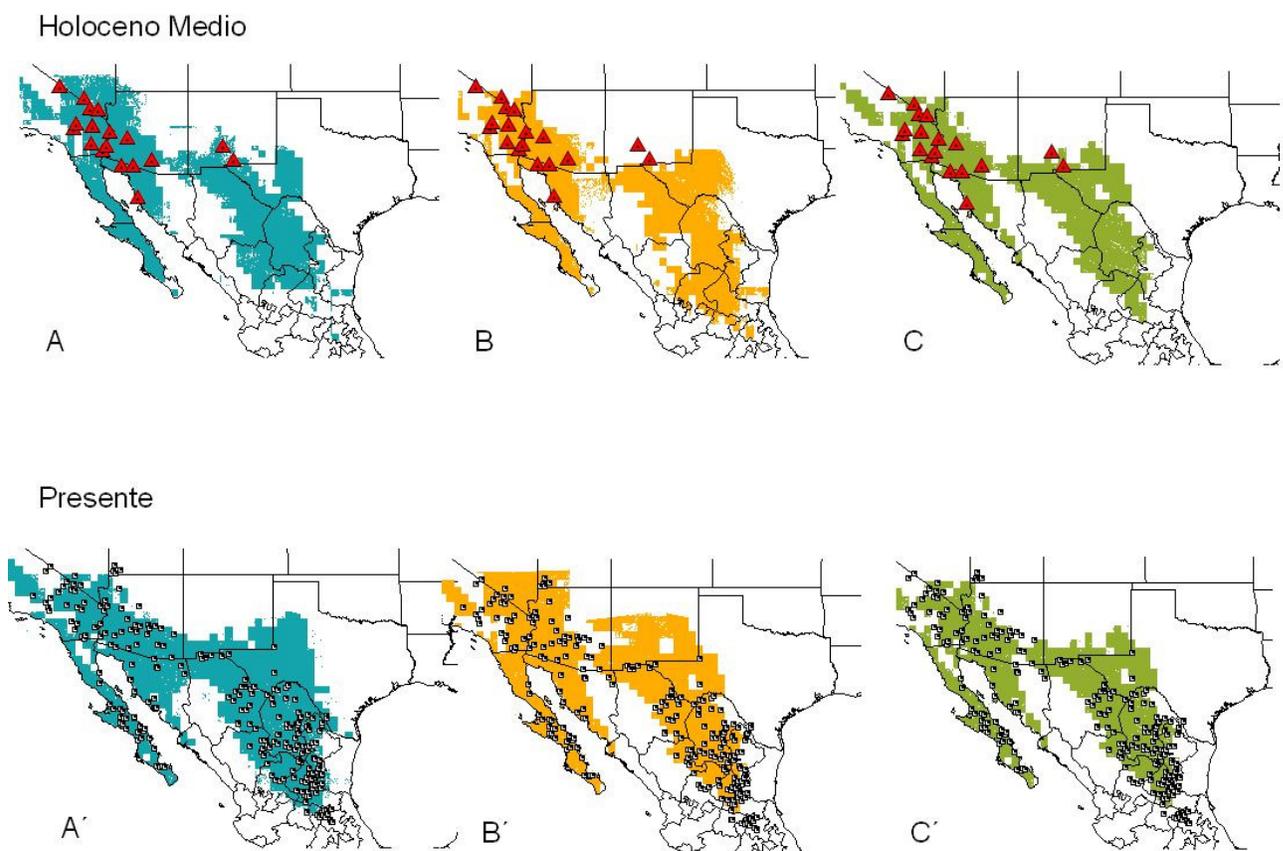


Figura 5.- Modelos de distribución potencial de *Larrea tridentata* para el Holoceno medio (6 mil años AP) y para el presente. La figura A muestra el modelo para el Holoceno medio generado a partir de localidades fósiles (círculos rojos) y coberturas ambientales del mismo periodo; la B es el modelo para el Holoceno medio generado con localidades actuales (cuadros) y proyectadas a las condiciones ambientales del Holoceno, C representa el mapa consenso de A y B. El mapa A' se generó a partir de localidades actuales (cuadros) y coberturas ambientales actuales, B' con localidades fósiles del Holoceno medio proyectadas a las condiciones ambientales del presente y C' es el mapa consenso de A' y B'.

CARACTERIZACIÓN DE LAS VARIABLES CLIMATICAS Y DE ALTITUD LIMITANTES

La distribución de la gobernadora con respecto a la temperatura media anual, presenta un promedio de 18.8 °C, alcanzado valores mínimos de 5 °C en algunos puntos de su distribución y máximos de hasta 24.3 °C. Sin embargo, el análisis de densidad de Kernel muestra que la distribución de la temperatura a lo largo del área ocupada por las poblaciones de la planta tiene tres grupos de ambientes térmicos donde se concentran las localidades de la especie, éstas son a los 10.36 °C, 17.6 °C y a los 21 °C. Los valores de las localidades fósiles para el Pleistoceno oscilan desde los 10.2 °C hasta los 21 °C, con un promedio de 16.5 °C, por lo que se encuentran dentro del espacio térmico actual de la especie (Fig. 6A).

Los datos de la precipitación para las localidades a lo largo de su distribución presentan un promedio de 316 mm, alcanzado valores máximos de 893 mm y mínimos de 54 mm. El análisis de densidad de Kernel muestra que el comportamiento de ésta a lo largo de su distribución geográfica no es de tipo normal, ya que también muestra tres grupos o modas con los siguientes valores 140.8 mm, 387 mm y 880 mm. Con respecto a los registros de precipitación que se obtuvieron de las localidades del Pleistoceno estas fueron como promedio 243 mm, 425 mm como valor máximo y 84 mm como mínimo, con lo que la mayoría de estos valores se encuentran justo en los intervalos de mayor densidad de localidades actuales (Fig. 6B).

Finalmente, las poblaciones de *L. tridentata* presentan mayores densidades en tres diferentes tipos de altitudes a los 157 m, a los 1,254 m y a los 1,881 m. No obstante hay poblaciones desde los 2 m hasta los 2,236 m, teniendo como promedio 1,244 m. Para el Pleistoceno, las localidades se encontraban a altitudes más bajas de los 235 a los 1,244 m, pero como promedio a los 609 m (Fig. 6C).

Al comparar estas variables con los valores actuales entre los distintos desiertos, vemos que las condiciones de temperatura de las localidades encontradas para el Pleistoceno (16.5°C), aunque ligeramente más bajas que el promedio para el Mojave (17.3 °C), están dentro del intervalo de temperatura de este desierto. Para el Holoceno Medio la temperatura aumentó (17.9°C) encontrándose en el intervalo de los valores actuales del desierto Chihuahuense (18.6°C) y el Mojave (17.5°C; Fig. 7A). En cuanto a la precipitación media anual, al parecer las condiciones del Pleistoceno (243 mm) eran más húmedas pero intermedias entre las condiciones actuales del Chihuahuense (375 mm) y el Sonorense (181.7 mm). Sin embargo, para el Holoceno Medio (564 mm) la precipitación aumentó aún por arriba de las condiciones presentes en el Chihuahuense hoy día (375 mm; Fig. 7B).

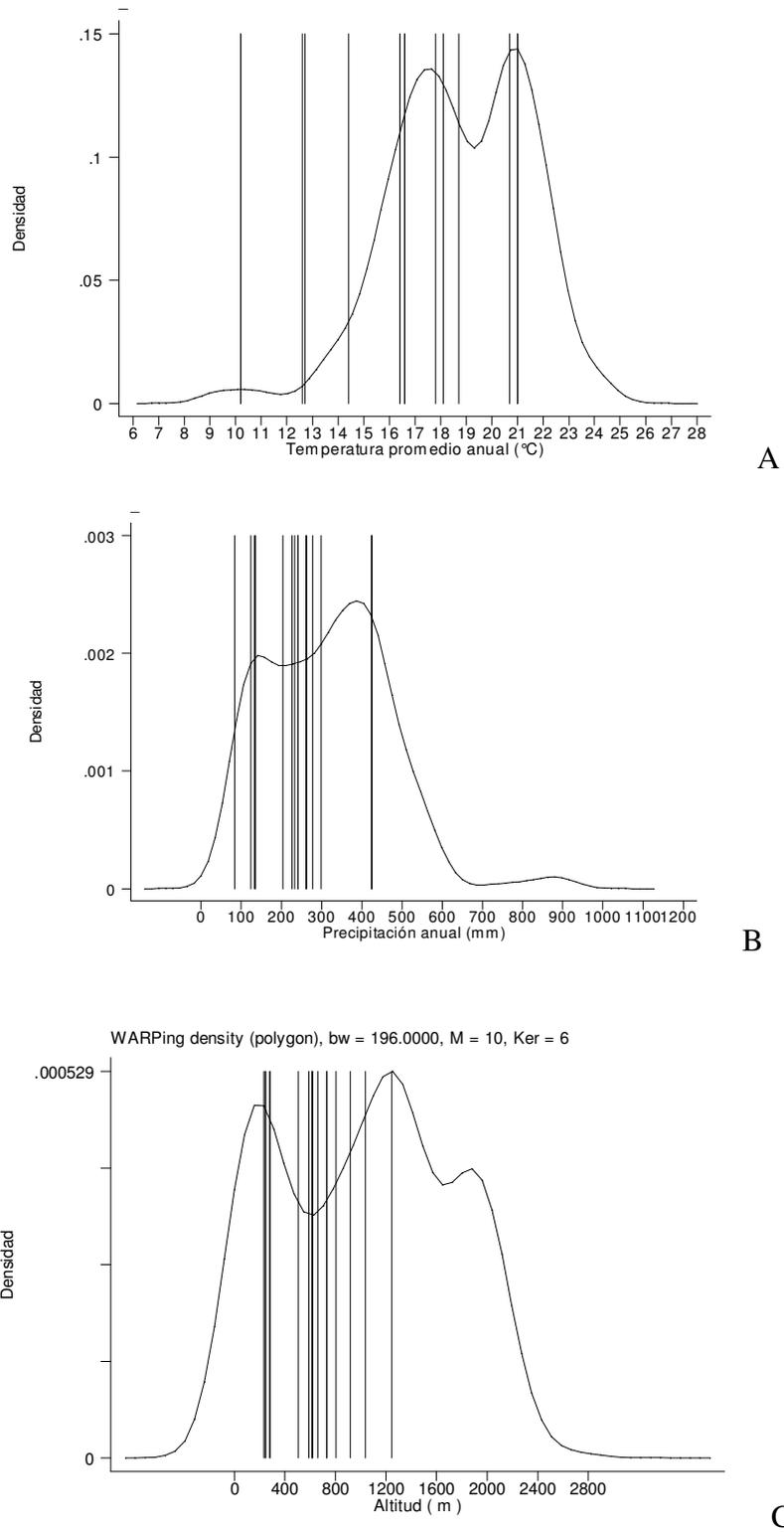
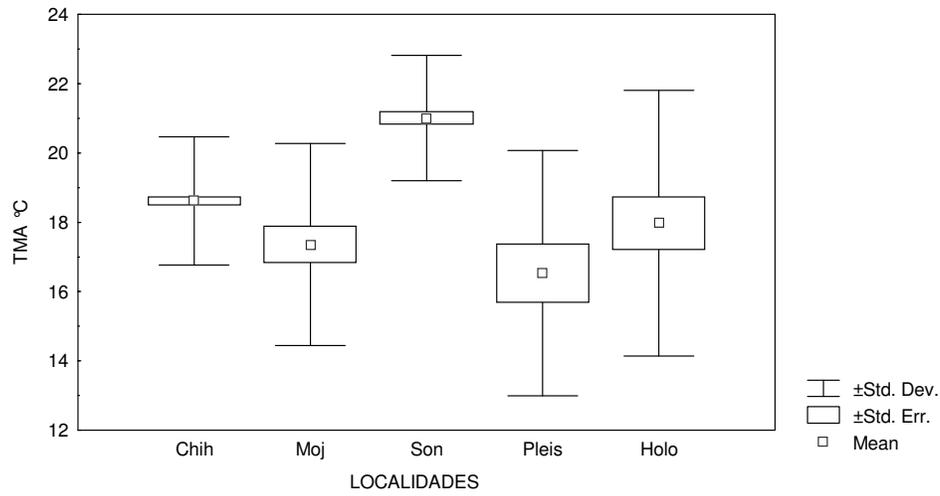
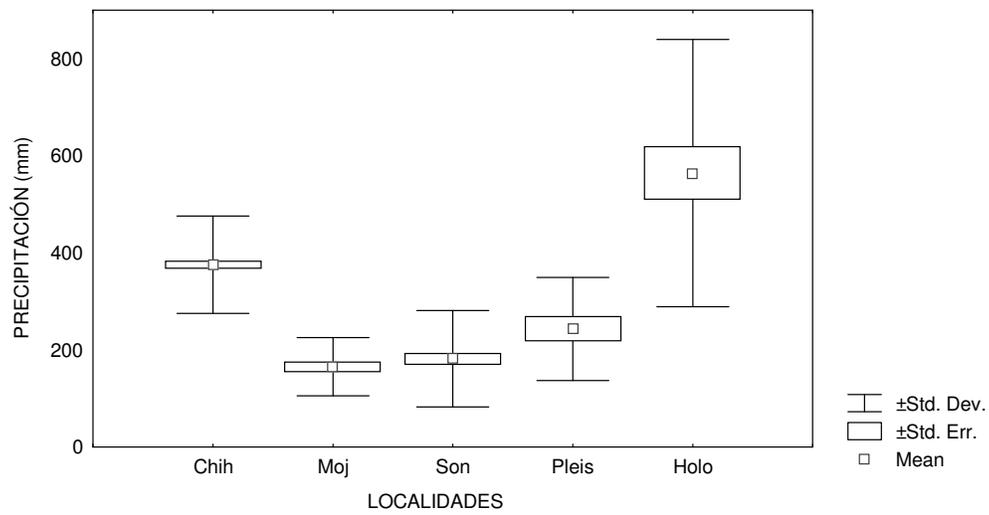


Figura 6.- Estimación de densidad por Kernel de la temperatura media anual (A), precipitación anual (B) y altitud (C) a lo largo de la distribución geográfica de las poblaciones de *Larrea tridentata*. Las líneas verticales corresponden a los valores de estas variables obtenidas de las localidades fósiles del Pleistoceno Tardío.



A



B

Figura 7.- Valores de la temperatura media anual (TMA) medida en grados centígrados (A) y la precipitación media anual en milímetros (B) para las condiciones actuales de los desiertos Chihuahuense (Chih), Mojave (Moj), Sonorense (Son), así como para las localidades fósiles del Pleistoceno tardío (Pleis) y Holoceno Medio (Holo). Se presenta el promedio, el error y las desviación estándar.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que el MNE es una herramienta útil no sólo para determinar la distribución geográfica potencial de una especie bajo las condiciones actuales de clima, sino también al determinar cuál es el ambiente propicio para que las especies mantengan poblaciones (e.g. nicho ecológico), entonces es posible predecir sitios en los que las especies pudieron haber permanecido incluso antes y después de eventos de cambio climático dramáticos y así realizar reconstrucciones de distribuciones históricas. Este estudio muestra también que es posible estimar las distribuciones de especies, antes y después de eventos de cambios climáticos en el pasado, incluso con un bajo número de registros fósiles, esto concuerda con los resultados obtenidos en otros estudios (Araújo *et al.*, 2008; Martínez-Meyer & Peterson, 2006). Los MNE pueden ser utilizados como una herramienta eficaz y con mayores ventajas para hacer reconstrucciones paleogeográficas, no sólo de una especie sino de las comunidades del pasado, en contraposición con la reconstrucción basada a partir de registros fósiles, la cual puede ser limitada debido a la carencia de registros fósiles. Aunque los modelos pueden también servir como guía para mostrar sitios fosilíferos potenciales de determinada especie que se esté estudiando.

Sin embargo, cabe señalar que la utilización de los modelos aún tiene varias limitaciones, por ejemplo cada tipo de algoritmo tiene sensibilidad de acuerdo al número de localidades que se utilicen, diferentes supuestos (diferentes algoritmos producen diferentes modelos) (Pearson, *et al.*, 2007), además de no considerar factores históricos y bióticos, los cuales afectan directamente o indirectamente a la especie (aunque la incorporación de estos factores se puede realizar *a posteriori*) (Soberón & Peterson, 2005). Además de las limitaciones mencionadas anteriormente, se suman otras, entre ellas la resolución espacio-temporal de las proyecciones climáticas; el tipo y calidad de las variables ambientales y topográficas utilizadas (Guisan & Theurillat, 2005). No obstante, por medio de estudios experimentales se ha demostrado que algunas variables son más informativas que otras. Por ejemplo, como las temperaturas máxima y mínima y la precipitación las cuales coinciden con las tolerancias fisiológicas, mientras que las topográficas modifican los regímenes climáticos (Araújo *et al.*, 2005; Guisan & Theurillat, 2005). En este caso, los modelos predijeron con una alta significancia la distribución geográfica potencial de *Larrea tridentata*, tanto en el presente como bajo las condiciones ambientales que prevalecieron durante el UMG hace 21 mil años y la subsecuente deglaciación, hace 6 mil años. Asimismo, la alta interpredicibilidad entre

los modelos generados en distintos periodos de tiempo es reflejada en los mapas donde se consensuaron las áreas de los modelos proyectados y no proyectados, los cuales presentaron valores de hasta el 80% de concordancia, con 70% como el valor más bajo para los modelos del Pleistoceno, que a pesar de haberse generado con relativamente pocas localidades fue altamente significativo y consistente.

La alta predecibilidad de las distribuciones del nicho ecológico sugiere que *Larrea tridentata* ha mantenido su nicho estable en al menos los últimos 21 mil años. Estos resultados apoyan la hipótesis de que el conservadurismo del nicho es un patrón extendido en la historia evolutiva y biogeográfica de las especies (Holt & Gomulkiewicz, 1996). Así, si el nicho ecológico de las especies se mantiene estable, entonces de las tres posibilidades que tiene esta especie ante un cambio climático –adaptación, migración o extinción- la que podemos esperar es la de migrar a fin de seguir las condiciones de su nicho. Estos resultados coinciden con las conclusiones de trabajos recientes en los que también se ha evaluado la estabilidad del nicho entre periodos de tiempo y bajo condiciones de cambio climático (Martínez-Meyer *et al.*, 2004; Martínez-Meyer & Peterson, 2006)

En cuanto a la caracterización de algunos ejes del nicho ecológico de la especie, como son la temperatura y precipitación, en contraste con trabajos previos, aquí se incluyó su análisis a lo largo de toda la distribución de la especie y no sólo de una parte de la misma. Esto permite visualizar la amplitud de su nicho y conocer al menos algunos de sus requerimientos y tolerancia fisiológica y contrastarla con ambientes que se presentaron en épocas pasadas, lo que permite tener al menos inferencias de cómo ha respondido ante los cambios climáticos. *Larrea tridentata* se puede considerar como una especie de nicho amplio, ya que soporta una extensa gama de condiciones físicas. Se encuentra en sitios cuya temperatura media anual es de 18.8 °C, pero puede vivir en zonas que oscilan alrededor de los 9 °C hasta los 24 °C; es decir, tiene un intervalo térmico de 15 °C. En cuanto a la precipitación, puede estar en sitios donde las lluvias son sumamente esporádicas, llegando a tan sólo 54 mm al año, hasta sitios con una precipitación de 893 mm al año, por lo que esta planta puede sobrevivir ante condiciones de aridez extrema o en sitios de precipitación moderada. Esta gran tolerancia pudo haber permitido que durante la última glaciación del Pleistoceno, algunas de sus poblaciones supervivieran en sitios donde existían condiciones ambientales que estaban dentro de su espacio climático. Así, aunque su nicho fundamental es en realidad amplio, durante el UMG se manifestó en un área geográfica pequeña comparada con la actual. Esto lleva a pensar que las especies con áreas de distribución restringidas o bien en realidad poseen nichos fundamentales relativamente restringidos o son de amplitud mayor pero no encuentran sitios en la geografía para establecerse (Jackson & Overpeck, 2000)

Respecto a la historia biogeográfica de la gobernadora, los resultados de los MNE permiten generar una hipótesis acerca de los cambios en su distribución geográfica debidos al cambio climático del último ciclo glacial/interglacial. Durante el UMG en el Pleistoceno Tardío, las condiciones climáticas y de composición de especies en los sitios donde hoy se encuentran los desiertos de Norteamérica fueron completamente distintas a las actuales. Con el aumento en la precipitación de invierno y la disminución en la temperatura se presentó en estas zonas una expansión de muchas especies típicas de bosques (Peñalba & Van Devender 1997; Van Devender, 1990 a y b; Van Devender & Burgess 1985). Pero al parecer existieron sitios en los cuales se mantuvieron condiciones ambientales propicias para especies de afinidades xéricas en los estados de California, Arizona, sur de Nuevo México y Texas, así como Baja California, Sonora, Chihuahua y posiblemente Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas. Estas áreas presentaban condiciones de temperatura y precipitación dentro de los intervalos climáticos en los que actualmente se distribuye y que se asemejan a las condiciones del actual desierto de Mojave. De esta forma, quizá no sólo *Larrea* sino algunas especies que hoy se consideran típicas o representativas de las zonas áridas lograron mantener poblaciones y reproducirse, quizá con poblaciones poco abundantes, por lo que no quedaron suficientes paleoregistros. Es claro que las especies respondieron individualmente a estos cambios en el clima siguiendo cada una las condiciones de su propio nicho, esto posiblemente conformó en estos sitios comunidades muy diferentes a las de la actualidad donde coexistieron especies de afinidades más méxicas con las adaptadas a la aridez. Este patrón de mezclas de especies con afinidades climáticas distintas ha sido detectado en algunos paleoregistros de Europa (Hewitt, 1999; Huntley, 1990). Con la subsecuente deglaciación, el aumento en la temperatura y los cambios en los patrones de lluvia, las especies de bosques quedaron confinadas en sitios reducidos, con poblaciones pequeñas y aisladas (Webb, 1992). Por el contrario muchas especies adaptadas a condiciones áridas comenzaron a expandir sus áreas, así pasaron de ser un elemento raro en las comunidades a abundante (Betancourt *et al.* 1990).

Los resultados aquí obtenidos, por tanto, son contrarios a la hipótesis que afirma que durante el Pleistoceno *Larrea* se mantuvo en sitios de los estados de Querétaro e Hidalgo, particularmente en los ríos Extorax-Tula (Rzedowski, 1991), y a la que menciona que no estuvo presente en el desierto Chihuahuense sino hasta hace apenas 9 mil años (Axelrod, 1979; Morafka *et al.*, 1992; Wells & Hunzinker, 1976). Sin embargo, coinciden parcialmente con las hipótesis de Wells (1976) y Cole (1986). Wells (1976), de acuerdo al grado de endemismo que posee el desierto Sonorense, propuso a este desierto, junto con parte del Mojave y el este de México como refugios para especies desérticas durante el Pleistoceno. Cole (1986) se basó en los registros fósiles de *Larrea* datados para el UMG en Arizona y en

Colorado, argumentando que la especie se mantuvo como parte de la flora del Río Colorado y los desiertos bajos adyacentes.

El Holoceno temprano (10-8 mil años A. P.) fue testigo del paulatino fin de la glaciación Wisconsiniana. Los estudios paleoambientales han revelado que hubo una reducción de las lluvias invernales y un incremento de las lluvias de verano, la insolación aumentó y con ella la temperatura (Metcalf, *et al.*, 2000). El incremento de la aridez regional ocasionó, hace unos 9 mil años, la contracción de la vegetación métrica –como el bosque de pino y encino- que se retiró hacia latitudes septentrionales (Van Devender & Spaulding, 1979). Esta contracción de los bosques fue sincrónica en los desiertos de Chihuahua, Sonora y Mojave (Turner & Brown, 1982), así como la expansión de los ecosistemas áridos hacia los territorios que aquellos ocupaban, adoptando así su patrón de distribución actual (Challenger, 1998, Van Devender & Spaulding, 1979). Seguramente en este periodo el clima cambió hacia las condiciones ambientales del nicho de *Larrea* y los sitios habitados por especies templadas se convirtieron en zonas adecuadas para el establecimiento de la gobernadora, la cual se propagó rápidamente. Durante el Holoceno Medio (8 mil a 4 mil años A. P.) se presentan los máximos en temperatura y aridez en todas las regiones desérticas de Norte América resultado del máximo de insolación de verano y la reducción de humedad efectiva. (Morafka *et al.* 1992). La vegetación del desierto fue sufriendo cambios conforme iba migrando hacia las nuevas regiones, lo que se tradujo en nuevas agrupaciones de taxa derivadas de la vegetación xerófila original, que era más homogénea y de ahí surgieron los principales y distintos biomas desérticos que se conocen en Norteamérica (Van Devender & Spaulding, 1979)

Los MNE nos permiten tener una idea de en qué dirección y cuanto cambió la distribución de la gobernadora. Para el Holoceno Medio el área de distribución de *Larrea* había aumentado al doble y su expansión se dio hacia el noreste, hacia Texas y Nuevo México y hacia el suroeste migrando hacia Coahuila, Nuevo León, parte de Tamaulipas, Zacatecas, San Luis Potosí, Querétaro e Hidalgo, alcanzando prácticamente su distribución actual. Al analizar los datos de precipitación para las localidades del Holoceno Medio, se observa la utilidad de la estimación densidad Kernel. Estos datos muestran que durante esta época la precipitación aumentó (llegando a 564 mm) aún por arriba de las condiciones actuales en el Chihuahuense (375 mm), que es el desierto menos árido del norte de México. Podría pensarse a primera vista que esta cantidad de humedad está por arriba de las condiciones convenientes para la especie, sin embargo el análisis Kernel muestra las localidades actuales se concentran en sitios con valores 140.8 mm, 387 mm y 880 mm, por lo que cantidad de precipitación que se presentó durante el Holoceno Medio no excede lo que la especie puede tolerar.

El cálculo de las áreas de distribución de *L. tridentata* para cada periodo de tiempo permite estimar, las tasas de colonización hacia nuevas áreas. Conforme el clima fue cambiando, hubo nuevos lugares con las condiciones adecuadas para que se estableciera la especie, tomado en cuenta que entre el UMG y el Holoceno Medio hubo un lapso de 15 mil años y que la gobernadora en ese tiempo duplicó su área de distribución, se obtuvo que en promedio incrementó su área en unos 27 km² por año, mientras que del Holoceno Medio al presente la tasa de colonización fue de unos 20 km² anuales. Esto nos puede dar una idea de que conforme aparecieron nuevos sitios con las condiciones de su nicho, se estableció de manera más rápida en comparación a la velocidad en que lo hizo durante el Holoceno Medio al presente en que las condiciones para esa época ya eran cercanas a las actuales y al parecer ya se había establecido en los sitios disponibles. Es importante aclarar que los mapas resultantes del modelado del nicho deben interpretarse como distribuciones potenciales, por lo que existe un nivel de incertidumbre en estos cálculos, pero al menos nos permite tener una idea de la magnitud de las tasas de colonización.

Estos resultados acerca de la tasa de migración de la especie pueden parecer altos en comparación a lo que se esperaría por medio de la dispersión de las semillas por el viento o animales. Sin embargo, el paleoregistro proporciona evidencia que las migraciones de algunas especies en el pasado fueron muy rápidas (Clark *et al.*, 1998; Pitelka *et al.* 1998), o recientemente se ha registrado la gran capacidad de establecimiento de ciertas plantas invasoras (Mack, 1986). Los factores que determinan las tasas de colonización de las especies son: 1) la distancia media en la cual los individuos pueden dispersarse, 2) el número total de individuos dispersantes en una población, que es una función de los descendientes producidos por individuo y la densidad poblacional, y 3) la cantidad y distribución de hábitat conveniente (Freckleton *et al.*, 2005). Hewitt (1996) propuso el modelo de “borde pionero o colonizador” (leading edge) para explicar la colonización de áreas que previamente habían estado bajo las condiciones de glaciación. Este modelo argumenta que tal grado de expansión de los rangos de varias especies puede deberse a la rápida colonización llevada a cabo por una dispersión tanto de corta como de larga distancia; es decir, tal tasa de dispersión es posible debido a que la migración se puede presentar por medio de “saltos de gran longitud” de los dispersantes, creando poblaciones demasiado esparcidas que podrían servir de focos para invasiones rápidas cuando las condiciones ambientales son adecuadas. Estos individuos “pioneros” podrían extenderse rápidamente para llenar el área antes que otros dispersantes lleguen, dominando así el nuevo sitio y haciendo más difícil para otra especie migratoria competidora establecerse (Hewitt, 2000). Mientras tanto los dispersantes de “corta” distancia se establecerán en los sitios intermedios entre las poblaciones fuente y las establecidas por los colonizadores de “larga” distancia. Sin

embargo, la dispersión es sólo el primer paso hacia la colonización exitosa. Las plantas deberán germinar exitosamente, crecer y reproducirse para servir de fuente de nuevos propágulos que puedan dispersarse también (Burg *et al.*, 2006).

Las características de historia de vida de *L. tridentata* son al parecer apropiadas para su expansión y persistencia en los hábitat que coloniza. Este arbusto es de vida larga ya que se puede reproducir tanto sexualmente como por reproducción clonal o vegetativa, además de ser capaz de producir múltiples fases reproductivas durante una misma estación de crecimiento (Vasek, 1980), se autopoliniza y es polinizada por distintas especies de insectos (Simpson *et al.*, 1977; Minckley *et al.*, 2000). Florece durante todo el año, los frutos probablemente son transportados por mamíferos y pájaros (Hunziker *et al.*, 1977), los mamíferos grandes y las aves son importantes agentes de dispersión de larga distancia y pueden transportar las semillas muchos kilómetros. Tiene un porcentaje de germinación: 55 a 93 % en un intervalo de temperatura de 10 a 60 °C. Es una planta prolífica y territorialista, ya que inhibe el crecimiento de la vegetación que se desarrolla a su alrededor. Posee un gran número de compuestos químicos en sus hojas, aparentemente como una estrategia para no ser consumida por los herbívoros. En sitios en donde el mezquite ha reemplazado a los pastos, la gobernadora puede reemplazar al mezquite al cabo de 70 a 80 años (Duran *et al.*, 2005).

Finalmente, para el Holoceno Tardío (4 mil A.P. a la fecha), la insolación de verano y la intensidad de las lluvias de tipo monzónico disminuyeron hacia las condiciones actuales, estableciéndose el régimen climático moderno con una reducción en la frecuencia de las heladas de invierno, establecimiento de lluvias de verano, aunque con sequías. El establecimiento del matorral desértico tal y como lo conocemos hoy en día se registra hace 4 mil años, secándose los lagos pluviales restantes que habían persistido en el norte del Desierto de Chihuahua. Para el desierto Sonorense la máxima aridez la alcanza hace unos 2000 y 1000 años (Van Devender 1990 a y b). La vegetación del desierto fue sufriendo cambios conforme iba migrando hacia nuevas regiones, lo que se tradujo en nuevas agrupaciones de taxa derivadas de la vegetación xerófila original, y de ahí surgieron los principales biomas desérticos de la actualidad (Anderson y Van Devender, 1991). Así *L. tridentata* se ha conformado como una especie ampliamente distribuida y que domina en las dos terceras partes de los ecosistemas de desierto de Norteamérica (Marroquín *et al.*, 1981; Sosa *et al.*, 2006) y ha podido permanecer y mantenerse a pesar de los drásticos cambios en el clima que se suscitaron durante los ciclos glacial/interglacial del Pleistoceno y Holoceno. Sin embargo surgen varias preguntas ¿hasta qué punto puede tolerar los cambio en el clima? ¿será capaz de sobrevivir al calentamiento global por el que actualmente

estamos pasado? ¿cómo cambiarán en el futuro en cuanto a su composición de especies las comunidades de las zonas áridas?

Hay que tener presente que aunque tenemos un panorama de cómo pudo haber respondido *Larrea* ante los cambios climáticos acontecidos en los últimos 21 mil años, el cambio del clima en el pasado no proporciona condiciones análogas y estrictas a las condiciones del futuro ya que está cambiando a una magnitud mayor y de manera acelerada (IPCC, 2007; Webb *et al.*, 1993). Así, los patrones de expansión del Holoceno, no garantizan que su capacidad de migración y establecimiento rápido sean una respuesta suficiente para el cambio del clima en el futuro. Además, la fragmentación del paisaje natural por las actividades humanas y la introducción de especies competidoras o invasoras proponen desafíos adicionales. Resulta interesante tratar de reconstruir por el método aquí utilizado, la distribución de especies para las que se tienen paleoregistros para el Pleistoceno en estas regiones de zonas áridas, a fin de conocer cómo estaban conformadas y cómo fueron cambiando las comunidades a lo largo de los distintos periodos geológicos y futuros para predecir qué tipo de comunidades se podrían esperar, ya que como las especies responden de manera individual ante los cambios de clima podríamos esperar que muchas especies aumenten su área de distribución mientras que otras lo contraigan.

LITERATURA CITADA

- ANDERSON, R. S. & T. R. VAN DEVENDER. 1991. Comparison of pollen and macrofossils in packrat (*Neotoma*) middens: a chronological sequence from the Waterman Mountains of southern Arizona, U.S.A. *Review of Paleobotany and Palynology* 68:1-28.
- ANDERSON, R. P., LEW, D. & A. T. PETERSON. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162: 211-232
- ARAÚJO, M. B., PEARSON, R. G., THUILLER, W. & M. ERHARD. 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology* 11: 1504-1513.
- ARAÚJO, M. B., THUILLER, W. & R. G. PEARSON. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33: 1712-1728.
- ARAÚJO, M. B., NOGUÉS-BRAVO, D., ALEXANDRE, J., DINIZ-FILHO, F., HAYWOOD, A. M., VALDES, P. J. & C. RAHBK. 2008 Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians.
- ARUNDEL, S. T. 2002. Modelling climate limits of plants found in Sonoran Desert packrat middens. *Quaternary Research* 58: 112–121.
- ARUNDEL, S.T. 2005. Using spatial models to establish climatic limiters of plant species' distributions. *Ecological Modelling* 182 (2):159-181.
- AXELROD, D.I. 1979. Age and Origin of the Sonoran Desert Vegetation. *Occasional Papers of California Academy of Science* 132:1-74
- BARTLEIN, P. J., PRENTICE, I. C. & T. WEBB. 1986. Climatic response surfaces from pollen data for some eastern North American taxa. *Journal of Biogeography* 13: 35–57.
- BETANCOURT, J. L. 1990. Late Quaternary biogeography of the Colorado Plateau. In J. L. Betancourt, T. R. Van Devender & P. S. Martin (eds.). *Packrat middens: the last 40,000 years of biotic change*, pp. 259–292 University of Arizona Press, Tucson.
- BETANCOURT, J.L., RYLANDER, K.A., PEÑALBA, C. & J.L MCVICKAR 2001. Late Quaternary vegetation history of Rough Canyon, south-central New Mexico, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 165: 71–95.
- BRADBURY, J. P. 1997. Sources of Glacial Moisture in Mesoamerica. *Quaternary International* 43/44: 97-116.
- BURG, T. M, GASTON, A. J., WINKER K. & V. L. FRIESEN. 2006. Effects of Pleistocene glaciations on population structure of North American chestnut-backed chickadees. *Molecular Ecology* 15:2409-2419.

- CAMPOS LÓPEZ, E., MABRY, T. J. & S. FERNÁNDEZ-TÁVISON (Comp). 1981. *Larrea*. CONACYT. México.
- CLARK, J. S., FASTIE, C. L., HURTT, G., JACKSON, S. T., JOHNSON, W. C., KING, G.A., LEWIS, M., LYNCH, J., PACALA, S., PRENTICE, I. C., SCHUPP, G., WEBB III, T. & D P. WYCKOFF. 1998. Dispersal theory offers solutions to Reid's paradox of rapid plant migration. *BioScience* 48:13–24.
- COLE, K.L. 1986. The Lower Colorado Valley: A Pleistocene desert. *Quaternary Research* 25. 392-400.
- CHALLENGER, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO, Instituto de Biología, UNAM, Agrupación Sierra Madre, A. C. México, D. F.
- DAVIS, O. K. 1990. Caves as sources of biotic remains in arid western North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology & Palaeoecology* 76: 331-348.
- DAVIS, O.K. & R. S. ANDERSON. 1987. Pollen in packrat (*Neotoma*) middens: Pollen transport and the relationship of pollen to vegetation. *Palynology* 11: 185-198.
- DURAN, K. L., LOWREY, T. K., PARMENTER, R. R. & P. O. LEWIS. 2005. Genetic diversity in Chihuahuan Desert populations of creosotebush (*Zygophyllaceae: Larrea tridentata*). *American Journal of Botany* 92(4): 722–729.
- EZCURRA, E. & C. MONTAÑA. 1988. La evolución de los recursos naturales renovables en el norte árido de México. In: C. Montaña (ed.) Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, pp. 269–290. Instituto de Ecología, Publicación No. 17, México.
- FRECKLETON, R. P., GILL, J. A., NOBLE, D. & A. R. WATKINSON. 2005. Large-scale population dynamics, abundance-occupancy relationships and the scaling from local to regional population size. *Journal of Animal Ecology*. 74: 353-364.
- GESCH, D.B. & K. S. LARSON, 1996. Techniques for development of global 1-kilometer digital elevation models. In: Pecora Thirteen, Human Interactions with the Environment - Perspectives from Space, Sioux Falls, South Dakota, August 20-22, 1996.
- GUISAN, A. & J. P. THEURILLAT. 2001. Assessing alpine plant vulnerability to climate change: A modeling perspective. *Integrated Assessment*, 1: 307-320.
- GUISAN, A. & W. THUILLER. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.
- HEWITT, G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247–276.
- HEWITT, G. M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87–112.
- HEWITT, G M. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405:907-913.

- HOLT, R. D. & R. GOMULKIEWICZ. 1996. The evolution of species' niches: A population dynamic perspective. In: H. G. Othmer, F. R. Adler, M. A. Lewis & J. C. Dallon (eds.); Case Studies in Mathematical Modeling: Ecology, Physiology and Cell Biology, pp 25-50 Prentice-Hall, Saddle River, N.J.
 - HUNTER, K. L., BETANCOURT, J. L., RIDDLE, B. R., VAN DEVENDER, T. R., COLE, K. L. & W. G. SPAULDING. 2001. Ploidy race distributions since the last glacial maximum in the North American desert shrub, *Larrea tridentata*. *Global Ecology & Biogeography* 10: 521–533.
 - HUNTLEY B, 1990. European vegetation history: palaeovegetation maps from pollen data – 1300 yr BP to present. *Journal of Quaternary Science* 5: 103–122.
 - HUNZIKER, J. H. & C. COMAS. 2002. *Larrea* interspecific hybrids revisited (Zygophyllaceae). *Darwiniana*, 40:33-38.
 - HUNZIKER, J. H., PALACIOS, R. A., POGGIO, L., NARANJO, C. A. & T. W. YANG. 1977. Geographic distribution, morphology, hybridization, cytogenetics and evolution. In: Marbry, T. J., J. H. Hunziker & D. R. DiFeo (eds.). *Creosote Bush. Biology and Chemistry of Larrea in New World Deserts*. US/IBP Synthesis Series No. 6. pp. 10-47. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania..
 - IPCC (GRUPO INTERGUBERNAMENTAL DE EXPERTOS SOBRE EL CAMBIO CLIMÁTICO). 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC Secretariat, Ginebra, Suiza.
 - JACKSON, S. T. & J. T. OVERPECK. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology* 26: 194–220
 - KADMON, R., O. FARBER & A. DANIN. 2003. A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. *Ecological Applications* 13:853-867.
 - KIM, S.-J., FLATO, G. M., BOER, G. J. & N. A. MCFARLANE, 2002: A coupled climate model simulation of the Last Glacial Maximum, Part 1: transient multi-decadal response. *Climate Dynamics* 19: 515-537.
- KING, T.J. 1976. Late Pleistocene - early Holocene history of coniferous woodlands in the Lucerne Valley Region, Mohave Desert, California. *Great Basin Naturalist* 36: 227-238.
- KING, J. E. & T. R. VAN DEVENDER. 1977. Pollen Analysis of Fossil Packrat Middens from the Sonoran Desert. *Quaternary Research* 8: 191-204.
 - LOZANO-GARCÍA, S. 2004. Evidencia de cambio climático: cambios en el paisaje. In J. Martínez & A. Fernández-Bremauntz (comp); *Cambio Climático: una visión desde México*, pp 65-76. Instituto Nacional de Ecología (INE), México.
 - LYFORD, M. E., JACKSON, S. T., BETANCOURT, J. L. & S. T. GRAY. 2003. Influence of landscape structure and climate variability on a late Holocene plant migration. *Ecological Monographs* 73: 567-583.

- MABRY, T. J., HUNZIKER, J. H. & D. R. DI FEO. 1977. Creosote Bush: Biology and Chemistry of *Larrea* in New World Deserts US/IBP Synthesis Series N° 6. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Pennsylvania, USA.
- MACK, R. N. 1986. Alien plant invasion into the Intermountain West: a case history. *In* H. A. Mooney & J. A. Drake (eds); Ecology of biological invasions of North America and Hawaii, pp. 191–213. Springer, New York.
- MARTÍNEZ-MEYER, E. 2005. Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions. *Biodiversity Informatics* 2:42-55.
- MARTÍNEZ-MEYER, E. & A. T. PETERSON. 2006. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography* 33:1779-1789.
- MCAULIFFE, J.R., & T.R.VAN DEVENDER. 1998. A 22,000-year record of vegetation change in the north-central Sonoran Desert. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 141:253-275.
- MINCKLEY, R. L., CANE, J. H. & L. KERVIN. 2000. Origins and ecological consequences of pollen specialization among desert bees. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 267: 265– 271.
- MORAFKA, D. J., ADEST, G. A., REYES, L. M., AGUIRRE, G. & S. LIEBERMAN. 1992. Differentiation of North American Deserts: A Phylogenetic Evaluation of a Vicariance Model. *Tulane Studies in Zoology and Botany. Suppl Publ.* 1:195-226.
- PEARSON, R.G., RAXWORTHY, C.J., NAKAMURA, M. & A. T. PETERSON. 2007. Predicting species' distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102-117
- PEÑALBA, M. C. & T. R. VAN DEVENDER. 1997. Cambios de vegetación y clima en Baja California, México, durante los Últimos 20,000 años. *Geología del Noroeste* 2:21-23
- PETERSON, A. T. & K. C. COHOON. 1999. Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecological Modelling*, 117:159-164.
- PETERSON, A. T., ORTEGA- HUERTA, M. A., BARTLEY, J., SÁNCHEZ-CORDERO, J., SOBERÓN, J., BUDDEMEIER, R. H. & D. R. B. STOCKWELL. 2002. Future projections form Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416: 626-629.
- PHILLIPS, A. M., III. 1977. Packrats, Plants, and the Pleistocene in the Lower Grand Canyon. Unpublished Ph.D. Dissertation, University of Arizona.
- PIELOU, E.C. 1991. *After the Ice Age: The Return of Life to Glaciated North America*. 1991. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- PITELKA, L. F. 1997. Plant migration and climate change. *American Scientist* 85: 464–473.
- RINEHART, R.B. & D. A. MCFARLANE. 1995. An early Holocene vegetation record from the Salton Basin, California USA. *Quaternary Research* 43: 259-262

- ROWLAND, P.G. 1978. The Vegetation Dynamics of the Joshua Tree (*Yucca brevifolia* Engelm.) in the Southwestern United States of America. Unpublished Ph.D. Dissertation, University of California, Riverside.
- RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México, Limusa, México, D. F.
- RZEDOWSKI, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Botánica Mexicana 14:3-22
- RZEDOWSKI, J. & G. CALDERÓN DE RZEDOWSKI. 1988. Dos nuevas localidades de *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae) en el centro de México y su interés fitogeográfico. Acta Botanica Mexicana 1: 7-9.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V., ILLOLDI-RANGEL, P., LINAJE, M., SARKAR, S. & A. T. Peterson. 2005. Deforestation and extant distributions of Mexican endemic mammals. Biological Conservation 126:465-473.
- SALGADO-UGARTE, I. H. 2002. Suavización no paramétrica para análisis de datos. FES Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma México.
- SHELLEY, S. D. & J. H. ALTSCHUL. 1989. Paleoenvironments and archaeology of the Trigo Mountains: Data recovery in the Hart Mine and Cibola Quarry areas Yuma County, Arizona. Bureau of Reclamations, Statistical Research Technical Series, No. 15, Tucson, Arizona.
- SHREVE, F. & I. L. WIGGINS. 1964. Vegetation and flora of the Sonoran Desert. Vol. 1, 2. Stanford University Press. California. U.S.A
- SIMPSON, B. B., NEFF, J. C. & A. R. MOLDENKE. 1977. Reproductive systems of *Larrea*. In T. J. Mabry, J. H. Hunziker & D. R. DeFeo, Jr. (eds.) Creosote bush: biology and chemistry of *Larrea* in the New World deserts, pp 92–114. Dowden, Hutchinson, and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, USA.
- SOBERÓN, J. & A. T. PETERSON. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and specie's distributional areas. Biodiversity Informatics 2:1-10
- SPAULDING, W.G. 1981. The Late Quaternary Vegetation of a Southern Nevada Mountain Range. Unpublished Ph.D. Dissertation, University of Arizona.
- SPAULDING, W.G. 1985. Ice-age desert in the southern Great Basin. Current Research in the Pleistocene 2: 83-85
- SPAULDING, W.G. 1990. Vegetational and climatic development of the Mojave Desert: the Last Glacial maximum to the present. In: J.L. Betancourt, T.R. Van Devender & P.S. Martin eds.) Packrat middens: the last 40,000 years of biotic change, pp. 105–133. University of Arizona Press, Tucson, AZ.
- STATA CORPORATION, 1999. Stata Statistical Software: Release 6.0 College Station, TX. Stata Corporation.

- STOCKWELL, D. R. B. & I. R. NOBLE. 1991. Induction of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* 32: 249-254.
- STOCKWELL, D. R. B. & D. PETERS. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographic Information Science* 13: 143-158.
- THOMPSON, A., R. 2002. Modeling Climate Limits of Plants Found in Sonoran Desert Packrat Middens. *Quaternary Research* 58: 112-121.
- THOMPSON, R.S. & K. H. ANDERSON. 2000. Biomes of western North America at 18,000, 6,000 and 0 14C yr B.P. reconstructed from pollen and packrat midden data. *Journal of Biogeography* 27: 555-584.
- THOMPSON, R.S., ANDERSON K. H. & P.J. BARTLEIN. 1999, Quantitative paleoclimatic reconstructions from Late Pleistocene plant macrofossils of the Yucca Mountain region. U.S. Geological Survey Open-File Report: 99-338.
- TUKEY, J.W. 1997: *Exploratory data analysis*. Reading, M.A: Addison- Wesley.
- TURNER, R. M. & D. E. BROWN. 1982. Sonoran desertscrub, In D. E. Brown (ed.), *Biotic communities of the American Southwest--United States and Mexico*. *Desert Plants* 4:181-221.
- VAN DEVENDER, T. R. 1990a. Late Quaternary vegetation and climate of the Chihuahuan Desert, United States and Mexico. In: J.L. Betancourt, T.R. Van Devender & P.S. Martin (eds.) *Packrat middens: the last 40,000 years of biotic change*, University of Arizona Press, Tucson.
- VAN DEVENDER, T. R. 1990b. Late Quaternary vegetation and climate of the Sonoran Desert, United States and Mexico. In: J. L. Betancourt, T. R. Van Devender, & P. S. Martin (eds.), *Packrat middens. The Last 40,000 Years of Biotic Change*, University of Arizona Press, Tucson.
- VAN DEVENDER, T. R. & T. L. BURGESS. 1985. Late Pleistocene woodlands in the Bolson de Mapimi; a refugium for the Chihuahuan Desert biota? *Quaternary Research* 24: 346-353.
- VAN DEVENDER, T. R. & W. G. SPAULDING. 1979. Development of vegetation and climate in the southwestern United States. *Science* 204: 701-710.
- VAN DEVENDER, T. R. & L. J. TOOLIN. 1983. Late Quaternary vegetation of the San Andres Mountains, Sierra County, New Mexico. In: *The Prehistory of Rhodes Canyon, Survey and Mitigation*, Eidenbach, P.L., (ed.), *Human Systems Research* pp. 33-54. Tularosa, New Mexico,.
- VASEK, F. C. 1980. Creosote bush: long-lived clones in the Mojave Desert. *American Journal of Botany*. 67(2): 246-255.

- VÁZQUEZ-YANES, BATAIS MUÑOZ, A. I., ALCOCER SILVA, M. I., GUAL DÍAZ, M. & C. SÁNCHEZ DIRZO. 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto J084. CONABIO - Instituto de Ecología, UNAM.
- WAINER H. 1992. Understanding graphs and tables. *Educational Research*, 21(1): 14.23
- WEBB, T III. 1992. Past changes in vegetation and climate: lessons for the future. *In*: R. L. Peters & T. E. Lovejoy (eds). *Global warming and biological diversity*, pp. 59–75. Yale University Press, New Haven, Conn.
- WEBB, T., III, CROWLEY, T. J., FRENZEL, B., GLIEMEROTH, A. K., JOUZEL, J., LABEYRIE, L., PRENTICE, I. C., RIND, D., RUDDIMAN, W. F., SARNTHEIM, M. & A. ZWICK. 1993. Group report: use of paleoclimatic data as analogs for understanding future global changes. *In*: J. A. Eddy and H. Oeschger (eds.) *Global changes in the perspective of the past*. Wiley, pp. 51–71. Chichester, England.
- WELLS, P. V. 1976. Macrofossil analysis of woodrat (*Neotoma*) middens as a key to the Quaternary vegetational history of arid America. *Quaternary Research* 6: 223-248.
- WELLS, P.V.& J. H. HUNZIKER, J.H. 1976. Origin of the creosote bush (*Larrea*) deserts of southwestern North America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63: 843-861.
- WIGAND, P. E. 1990. Chapter 2. Vegetation History. *In*: *Archaeological and Paleoenvironmental Investigations of the Ash Meadows National Wildlife Refuge, Nye County, Nevada*, Livingston, S.D. & Nials, F.L. (eds.), Prepared by Quaternary Science Center, Desert Research Institute, Quaternary Science Center Technical Report, no. 70.

CAPÍTULO II

CAMBIOS EN LA DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES DEL DESIERTO
CHIHUAHUENSE DEBIDO AL CALENTAMIENTO GLOBAL DURANTE EL SIGLO XX.

INTRODUCCIÓN

Se ha detectado que el clima actual de la Tierra está cambiando de una manera sin precedentes. En un lapso relativamente corto de tiempo, se están presentando a nivel mundial alteraciones sensibles en los regímenes climáticos, debidos *posiblemente* a que las concentraciones de los gases de efecto invernadero se han incrementado. El Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC) determinó con base en diversos estudios que en las décadas de 1970's y 1990's las concentraciones de los gases de efecto invernadero alcanzaron los niveles más altos registrados en al menos 10,000 años (IPCC, 2001).

Como se observa en la figura 8, la mayor parte del aumento en la temperatura mundial desde fines del siglo XIX se ha producido en dos períodos distintos: de 1945 a 1965 y a partir de 1976, siendo los años de 1995 a 2006 los más calurosos desde 1850. Asimismo, se determinó que la tendencia de la temperatura en los últimos 100 años (1906 a 2005) es de un incremento de 0.74°C. Sin embargo, este aumento no es uniforme ya que en los últimos 50 años la temperatura se elevó a un ritmo dos veces más rápido que en las décadas precedentes. Los regímenes de precipitación también se han modificado, incrementando su frecuencia en algunas regiones, principalmente en forma de las lluvias torrenciales, mientras que en otras zonas se han presentado sequías más prolongadas a partir del decenio de 1970, principalmente en los trópicos y subtrópicos (IPCC, 2007).

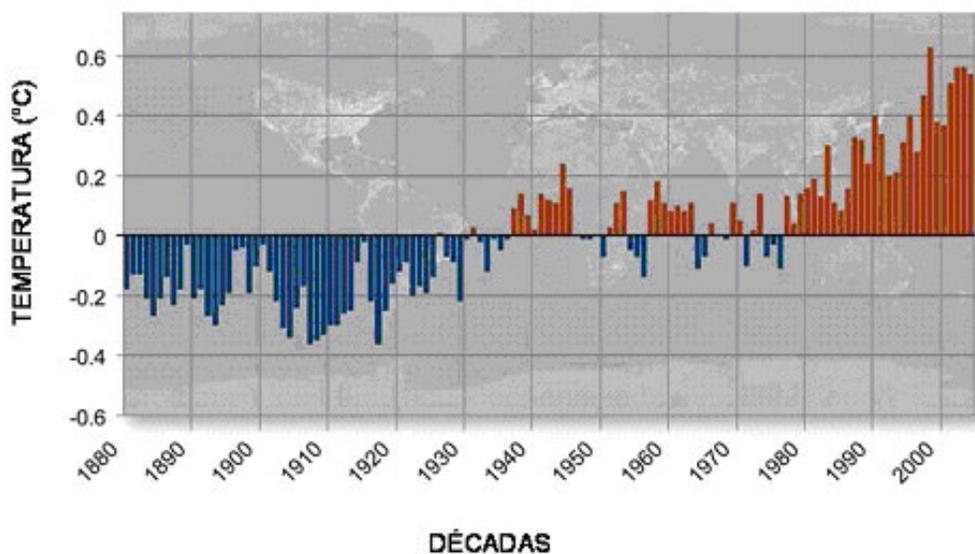


Figura 8.- Valores de las anomalías en la temperatura promedio global anual durante el periodo de 1880 a 2003. Tomado del National Climate Data Center (NCDC). <http://wfn.cdc.noaa.gov/oa/climate/research/2003/ann/global.html>

Un tema fundamental en diversas disciplinas tales como biogeografía, conservación, ecología y evolución es determinar el efecto del clima en la existencia y persistencia de las especies y sus poblaciones, ya que se considera que actúa directa o indirectamente como un factor de selección natural y moldea en gran medida sus distribuciones geográficas. Ninguna especie conocida observa un patrón de distribución global debido sobre todo a que las especies presentan límites fisiológicos a los factores del ambiente (Mac Arthur, 1972). Tanto la temperatura como la humedad pueden tener relación con el desarrollo y fisiología de los organismos, así como en su distribución espacial, dinámicas poblacionales e interacciones entre las especies, por tanto es de esperar que cambios importantes en los patrones climáticos de la Tierra -como los que estamos viviendo en la actualidad- tengan un efecto en las poblaciones (Hulme, 2005).

Una de las formas en que se ha visto que las especies son afectadas por las alteraciones en el clima es en su distribución geográfica. Se han postulado tres posibles patrones de respuesta de las especies ante el cambio climático global: 1) que cambien su distribución y/o abundancia conforme a los regímenes ambientales a los que han estado adaptadas, 2) que se adapten a las nuevas condiciones, y por ende, no observen cambios importantes en su distribución, o bien, 3) si las especies no pueden moverse o adaptarse, su distribución geográfica tenderá a reducirse a los sitios que se mantengan propicios; en casos extremos de esta última situación, las especies pueden llegar a la extinción (Holt, 1990). Sin embargo, si suponemos que una de las características del nicho ecológico es que tiende a ser estable en tiempo evolutivo (i. e., “conservadurismo del nicho”), es decir, que las especies cambian sus requerimientos bióticos y abióticos pero de manera muy lenta, esperaríamos entonces que la respuesta de las especies frente al actual cambio climático fuera la del movimiento espacial de sus poblaciones, reflejándose en desplazamientos de sus distribuciones geográficas en concordancia con los movimientos de sus nichos ecológicos (Peterson *et al.*, 1999).

Aunque el cambio en la distribución geográfica es una cuestión difícil de detectar, en años recientes se han realizado numerosas investigaciones que intentan determinar la influencia del calentamiento global en los movimientos distribucionales de las especies. Algunos estudios se han centrado en realizar monitoreos minuciosos de las poblaciones, particularmente mediante el registro simultáneo de los patrones fenológicos y geográficos tanto de las especies como de variables ambientales durante largos periodos de tiempo (décadas), con el fin de detectar posibles asociaciones entre los cambios en la biología o en la distribución de las especies y las alteraciones en los patrones climáticos. Estos trabajos han encontrado que las especies están respondiendo a los efectos del cambio climático moviendo sus límites de distribución hacia los polos, o bien hacia altitudes mayores; en

ocasiones aumentando y en otras reduciendo sus áreas de distribución, e incluso, algunas veces estos cambios conllevan extinciones locales. Por ejemplo, en algunas especies de aves y mariposas los márgenes de distribución se han desplazado a mayor altitud y más al Norte (18.9 km en promedio para aves británicas, según Thomas & Lennon, 1999, y 2º en latitud para la mariposa *Euphydryas editha*, según Parmesan, 1996). En Costa Rica, algunas especies de aves que anidaban en las selvas bajas, como los tucanes, han migrando hacia los bosques de niebla (Pounds *et al.*, 1999). En el Reino Unido se estudió la distribución geográfica de 35 especies de mariposas no migratorias durante 30 años, encontrándose que existía una correlación entre el aumento de 1.0-1.5 °C de temperatura en el verano y la expansión del margen norteño del área de distribución de las especies generalistas y con mayor capacidad de movimiento, mientras que las especies con menor movilidad y mayor especialización del hábitat mostraron una reducción de su área (Parmesan *et al.*, 1999).

Si bien estos trabajos tienen la ventaja de mostrar una relación directa entre el cambio climático y los efectos en los organismos, presentan la desventaja de requerir un gran esfuerzo en tiempo y continuidad para su realización. Es por ello que este tipo de estudios se han llevado al cabo sólo en pocos grupos biológicos para los que existe información histórica suficiente y en regiones con una tradición añeja de investigación sistemática, como en Europa, particularmente el Reino Unido, y en los Estados Unidos. Otro de sus inconvenientes es que estos estudios demuestran las respuestas que ya se han estado presentando en la distribución de las especies pero no permiten hacer predicciones precisas de los efectos hacia el futuro.

Sin embargo, la revolución tecnológica ha traído consigo un importante avance de la informática tanto en las ciencias de la Tierra como en las ciencias biológicas en los últimos 20 años. Esto ha permitido la generación de información y de técnicas de análisis novedosas que están impulsando una forma de investigación científica predictiva que vale la pena analizar. El modelado de nicho ecológico o del espacio climático de las especies, relaciona las localidades de presencia de éstas con sus condiciones ambientales. Entonces, si se determina cuál es el ambiente propicio para que las especies mantengan sus poblaciones (i. e., su nicho ecológico) es posible predecir los sitios en los que una especie puede establecerse. Estos modelos han probado su efectividad para predecir las distribuciones actuales de varios taxa desde escalas regionales y/o continentales (Brotons *et al.*, 2004, Raxworthy, *et al.*, 2003; Thuiller *et al.*, 2003;). También se han utilizado para predecir el impacto ecológico del cambio climático y y la determinación de distribuciones potenciales de varias especies con diversos escenarios de cambio climático para el futuro (Araújo *et al.*, 2006; Guisan & Theurillat, 2000; Téllez-Valdés *et al.*, 2006; Thuiller *et al.*, 2006) produciendo estimaciones del recambio de especies y expansión o contracción de las distribuciones bajo

escenarios de cambio climático (Bakkenes *et al.*, 2002; Peterson *et al.*, 2002). Dentro de las ventajas que presentan estos métodos, podemos mencionar la capacidad de modelar distribuciones geográficas para un gran número de especies en poco tiempo y con pocos datos, además de poder generar hipótesis en escenarios geográficos distintos en tiempo y espacio. Sin embargo, dentro de sus limitaciones se encuentra el hecho obvio de que las distribuciones futuras son desconocidas y por lo tanto, la precisión de los modelos para distribuciones futuras contiene niveles de incertidumbre indeterminados. Los resultados pueden variar dependiendo del método de análisis que se utilice para realizar los modelos, así como de calidad y cantidad de los datos de entrada (localidades de presencia y/o ausencia de la especie y tipo de escenarios climáticos) que se ocupen para alimentar dichos algoritmos (Elith *et al.*, 2006; Guisan & Thuiller, 2005; Thuiller *et al.*, 2005; Pearson *et al.* 2006)

Debido a las ventajas e inconvenientes de ambos tipos de estudios, resulta adecuado tratar de vincularlos. A la fecha son escasos los estudios que han combinado ambos enfoques para validar con datos de campo, la predictibilidad hacia el futuro de los modelos de nicho (Domínguez-Pérez, 2007; Martínez-Villeda, 2006; Newton *et al.*, 2001; Warren *et al.*, 2001). El gran impacto que parece estar teniendo el actual cambio climático sobre diferentes aspectos de la biología, ecología y geografía de las especies hace ineludible tomar en cuenta este factor en los planes de conservación y manejo de los recursos naturales y en los programas de salud pública. Por ello es necesario que se amplíen las investigaciones que nos permitan tener al menos una idea de la magnitud de los posibles efectos del cambio global sobre la biodiversidad, particularmente en especies y ecosistemas vulnerables. Estos trabajos, debido a la velocidad en que se están dando los cambios en el clima, deberían realizarse en un tiempo relativamente corto pero con una buena confiabilidad en sus predicciones.

En este capítulo se vincularon los modelos de nicho ecológico y los muestreos en campo con el fin de probar si es posible detectar las señales del cambio climático a nivel poblacional. Según el esquema de Hutchinson (1957), y dados los patrones de cambio en el clima debidos al calentamiento global actual, se espera encontrar que las poblaciones que se encuentran dentro de las condiciones “óptimas” del nicho de la especie tendrán una probabilidad de supervivencia máxima, lo cual se verá reflejado en una alta abundancia y reclutamiento de juveniles. Mientras que las poblaciones que habitan en sitios donde las condiciones del nicho estén cambiando hacia los “subóptimos” o hacia fuera del nicho mostrarán una menor supervivencia que se expresará en una menor abundancia o menor tasa de reclutamiento. Asimismo se espera encontrar poblaciones en los sitios en donde las condiciones se han modificado hacia las condiciones del nicho de las especies.

MÉTODOS

ESPECIES ESTUDIADAS

a) *Larrea tridentata*

La gobernadora, *Larrea tridentata* (Fig. 9) es una de las especies más abundantes de plantas de los desiertos esclerófilos de Norteamérica (Ezcurra *et al.*, 1991). Las características detalladas de su biología se encuentran en los Métodos del Capítulo 1, sin embargo, es importante mencionar que esta especie se considera como generadora de islas de fertilidad. *Larrea tridentata* es una especie colonizadora que realiza un mejoramiento físico del hábitat, al causar la acumulación de nutrientes y agua, redundando en un incremento de la fertilidad del suelo (McAulliffe 1984, Valiente-Banuet & Ezcurra, 1991). Se le ha visto también como una planta que ayuda a mantener la biodiversidad en las zonas áridas de Norteamérica, ya que su papel de “nodriza” hace que muchas especies encuentren protección contra las condiciones ambientales adversas, por lo que el establecimiento y supervivencia de semillas y plántulas de diversas especies pueden mantenerse estables bajo su cubierta (Callaway 1995; Valiente-Banuet & Ezcurra, 1991). No sólo las plantas sino varias especies de animales establecen sus madrigueras debajo de sus copas, además pudiendo consumir sus semillas (Nagy & Gruchacz, 1994)

b) *Ferocactus pilosus*

Se conoce comúnmente como biznaga roja. Es un cactus que crece agrupado, simple o cespitoso; tallo columnar, hasta de 3 m de altura y 50 cm de diámetro; de 13 a 20 costillas no tuberculadas en las plantas adultas. Sus espinas, que son un carácter diagnóstico de la especie no diferenciadas en radiales y centrales; se encuentran dispuestas en cruz, la superior y la inferior frecuentemente aplanadas dorso-ventralmente; ligeramente curvas, extendidas, de color rojo o amarillo o de ambos colores; cerdas marginales radiadas en torno de la aréola, a veces ausente (Fig. 10). Se distribuye en suelos calizos o aluviales tanto en las faldas de los cerros como en planicies formando parte del matorral desértico micrófilo como matorral desértico rosetófilo en los estados de San Luis Potosí, Zacatecas, Durango, Coahuila, y Nuevo León (Bravo & Sánchez-Mejorada, 1978). Presenta los siguientes requerimientos fisiológicos: su tolerancia al frío es de hasta -4 °C, la temperatura mínima promedio en la que se encuentra es de 10 °C. Sus requerimientos de agua son de pequeña a moderada una vez que la planta está establecida. Este cactus es usado por las personas ya sea como alimento o como planta de ornato (Pilbeam & Bowdery, 2005). *Ferocactus pilosus* es de endémico y esta considerado en la categoría de Protección Especial de

acuerdo con la Norma oficial Mexicana (NOM-059-ECOL-2001). A la fecha no se han realizado estudios ecológicos sobre ninguna de sus poblaciones, por lo tanto, no se conoce el estado actual de las mismas en su área de distribución.

MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICOS

Datos biológicos

Las localidades de registro de *F. pilosus* fueron amablemente proporcionados por el Dr. Héctor Hernández Macías (Dpto. de Botánica, Instituto de Biología), además se realizó una búsqueda en la literatura (Anderson, 2001; Lindsey, 1996; Pilbeam & Bowdery, 2005) y bases de datos de colecciones y herbarios en línea: Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (www.conabio.gob.mx); GBIF Biodiversity Data Portal (www.gbif.org). Para el caso de *L. tridentata* las fuentes de información se mencionan en los métodos del Capítulo 1, sin embargo, para el presente capítulo se tomaron en cuenta únicamente las localidades que se distribuyen en la parte del desierto Chihuahuense correspondiente a México.

Los registros fueron georreferenciados utilizando cartas topográficas de INEGI (1:250,000), el gacetero electrónico Global Gazetteer V2.1 (<http://www.fallingrain.com/world>) y el georreferenciador automático BioGeoMancer (<http://classic.biogeomancer.org>).

Coberturas climáticas

Los modelos de nicho se generaron usando distintos tipos de superficies ambientales. Los datos topográficos se obtuvieron de la base de datos Hydro 1k del Servicio Geológico de los Estados Unidos (USGS, Gesch & Larson, 1996; <http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/>) e incluyeron: pendiente, aspecto e índice topográfico. Las coberturas climáticas (temperatura media anual y precipitación media anual) consistieron en periodos de 30 años durante el siglo XX (1900-1931, 1931-1960, 1961-1990) y se obtuvieron del Panel Intergubernamental para el Cambio Climático (New *et al.*, 1999; <http://www.ipcc.ch/>). Para tratar de obtener la distribución potencial de las especies lo más cercana a la actualidad, es decir, para principios del siglo XXI, se utilizó un escenario conservador de cambio climático (CGCM2 SRESB2) para la década 2000-2010, que considera una concentración de CO₂ de 539 ppm y un incremento en la temperatura del año 2000 al 2010 de 0.4 °C, este modelo fue desarrollado por el Canadian Climate Centre (Flato *et al.*, 2000; http://www.ipcc-data.org/sres/gcm_data.html). Todas las coberturas fueron re-escaladas a una resolución de

0.01° x 0.01° (~1 km²) para su utilización en la elaboración de los modelos de nicho ecológico.

MODELADO DE NICHO ECOLÓGICO

Debido a que la mayor parte de las localidades de registros que se tienen de ambas especies corresponden a colectas realizadas en las décadas de 1970 a 1990 se generaron los modelos del nicho ecológico utilizando las coberturas ambientales del periodo 1961-1990. Una vez construidos estos modelos de nicho se proyectaron a los escenarios climáticos de 1901-1930; 1931-1960 y 2000-2010, obteniéndose como resultado mapas de la distribución potencial para esos periodos de tiempo. Los modelos se realizaron con el algoritmo Genetic Algorithm for Rule-set Prediction (GARP) (Stockwell & Noble, 1992; Stockwell & Peters, 1999, <http://www.lifemapper.org/desktopgarp/>). La forma en que este algoritmo funciona se describe en los métodos de los Capítulos 1 y 3.

Para determinar los cambios que han ocurrido en el área de distribución para cada especie, se midió la diferencia en el número de píxeles que ocuparon entre 1931-1960, 1961-1990, 2000-2010, y se sacó el porcentaje que representa esta diferencia con respecto a la distribución potencial de 1901-1930 (Thuiller *et al.*, 2005; Warren *et al.*, 2001) que es el periodo menos afectado por el calentamiento global más drástico (ocurrido a partir de la década de los 70's).

MUESTREO EN CAMPO

Se realizaron 5 salidas a campo durante el periodo comprendido entre enero de 2005 a marzo de 2007 a los estados de Aguascalientes, Zacatecas, San Luis Potosí, Tamaulipas, Nuevo León, Coahuila, Durango y Chihuahua. Se registraron datos de presencia de las especies por medio de geoposicionador y se realizaron muestreos para verificar si las poblaciones de las especies están respondiendo a lo predicho según las proyecciones generadas por los modelos de nicho ecológico. Por lo que, con base en los resultados de dichos modelos, se eligieron sitios de acuerdo con los siguientes criterios:

Categoría 1.- Localidades en donde las condiciones del nicho ambiental de las especies han existido (1901-1990) y los modelos predicen que persistirán (2010).

Categoría 2.- Lugares en donde se presentaban las condiciones (antes de 1960) y los modelos muestran que ya no se encuentran (1961-1990 y/o 2000-2010).

Categoría 3.- Sitios en donde no estaban las condiciones ambientales (1901-1960) pero los modelos predicen que cambiaron hacia las condiciones adecuadas del nicho (de 1961-1990 y/o 2000-2010).

Densidad poblacional

En cada uno de los sitios de muestreo se registró el número de individuos en cuadrantes de 25 x 10 m para el caso de *Larrea* y de 25 x 20 m para *Ferocactus*. Sin embargo, la identificación de individuos en este tipo de plantas es problemático, ya que estas especies son multi-tallos. Aquí utilizamos la definición de un individuo como aquel que representa una unidad demográfica (no necesariamente un individuo en el sentido genético o fisiológicamente individual), así que los tallos que se encontraron emergiendo dentro de un diámetro de 30 cm fueron considerados como parte de un solo individuo (Miller & Hueneke, 2000).

Se determinó si existían diferencias significativas entre el número de individuos incluidos en las distintas categorías de condición del nicho. Primero, para establecer si los datos cumplían los supuestos de normalidad, se aplicó la prueba de Shapiro-Wilks y la homoscedasticidad de los datos por medio de la prueba de Levene. En caso de resultar con distribución normal se utilizaron análisis de varianza (ANOVA) para determinar si existían diferencias estadísticamente significativas entre los grupos y la prueba de comparaciones múltiples de Bonferroni para conocer cual categoría era diferente. De ser muestras heterocedásticas o su distribución no se ajustaba a la normal, se utilizaron pruebas no paramétricas, como la prueba de t para dos muestras con varianzas desiguales o la prueba de Kruskal-Wallis para más de dos muestras, y la prueba de Mann-Whitney-Wilcoxon para determinar qué categoría es diferente (Sokal & Rohlf, 1995). Todas las pruebas fueron realizadas con el paquete estadístico SPSS Versión 10.0.

Estructura poblacional

Debido a que en múltiples trabajos sobre demografía de plantas han clasificado a los individuos de una población de acuerdo a su estado de crecimiento, en vez de su edad cronológica, ya que determinar la edad resulta complejo y el destino de un individuo no depende necesariamente de su edad (Silvertown, 1992), se utilizaron los datos de altura y el volumen total/individuo para tener una idea del estado de los individuos en las poblaciones. Para ello, a cada individuo se le tomaron por medio de un flexómetro los siguientes datos: para *Larrea* el alto (h), anchura mayor (DM) y anchura menor (dm) de su cobertura; en *Ferocactus* el número de cabezuelas, alto (h) y perímetro máximo (Pm) de cada una de ellas, esto con el fin de determinar el volumen total/individuo.

Para calcular la biomasa de los individuos, vista como el volumen de los mismos, se supuso en el caso de *L. tridentata*, que ésta presenta la forma de un cono invertido (Fig. 9) de tal manera se siguió la siguiente fórmula:

$$\text{Volumen} = \text{Área de la elipse} \times h / 3$$

$$\text{Área de la elipse} = (DM \times dm) \pi$$

$$\pi = 3.1416$$

h = altura

DM = Diámetro mayor

dm = Diámetro menor

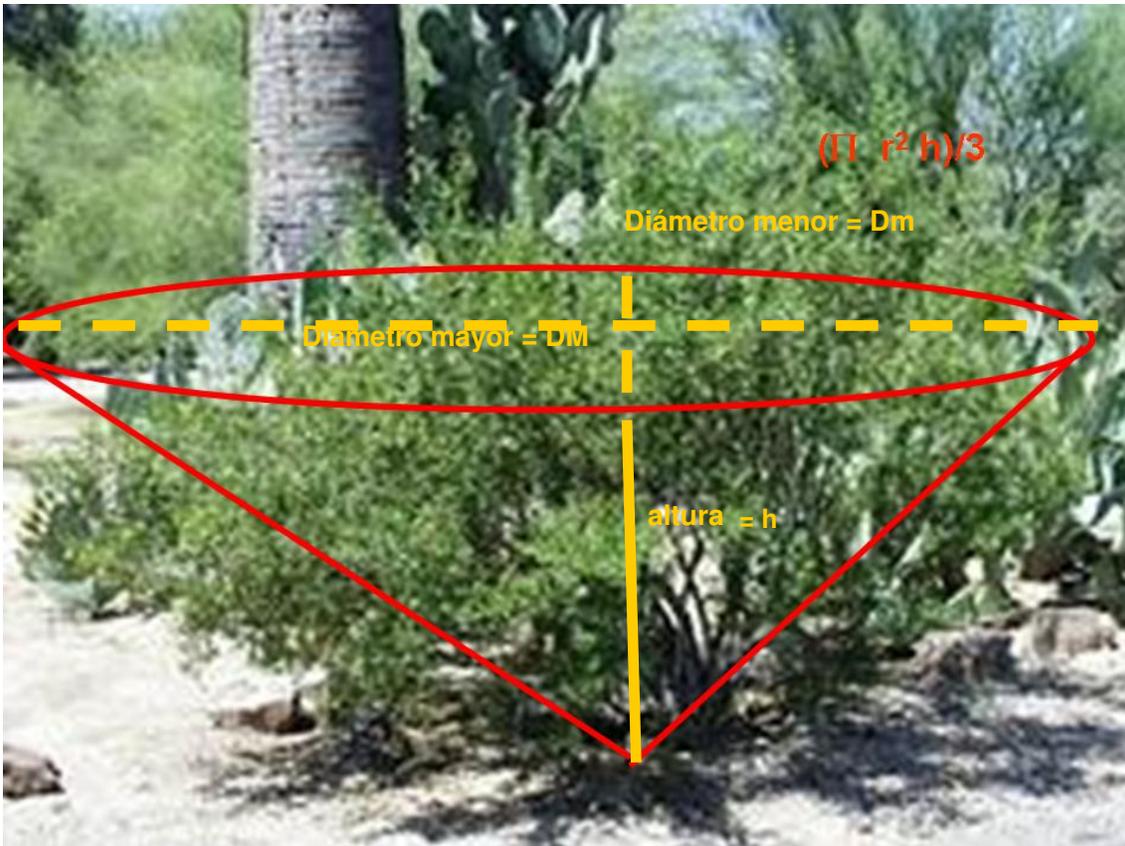


Figura 9.- Medidas tomadas para calcular el volumen de *Larrea tridentata*

Mientras que para el caso de *Ferocactus* se supuso que posee la forma de un cilindro (Fig. 10) obteniendo su volumen:

$$\text{Volumen} = \pi \times r^2 \times h$$

$$\pi = 3.1416$$

r = Perímetro máximo / 2π

h = altura de la cabezuela

No obstante, debido a que es una especie que presenta una o más cabezuelas (multicaules), el volumen total (VT) corresponde a la sumatoria de los volúmenes individuales de éstas.

$$VT = \Sigma \text{ Volúmenes}$$

Se realizó la transformación de los datos de volumen total aplicándoles la raíz cúbica (Miller & Hunneke, 1996).

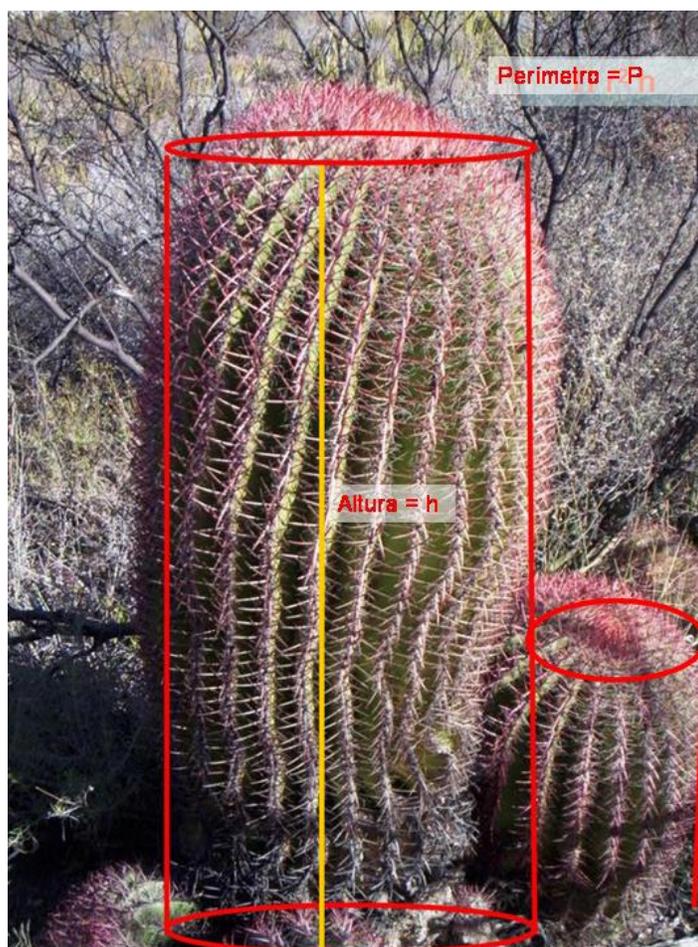


Figura 10.- Medidas con las que se calculó el volumen de *Ferocactus pilosus*.

Con la información obtenida se determinó si existían diferencias entre las tres categorías de condición del nicho ambiental con respecto a la altura y biomasa de los individuos. Para visualizar estas diferencias y la forma en que se comportan los datos se realizaron gráficas de caja con bigote para determinar no sólo dónde se posiciona la mediana, sino también los valores mínimo y máximo de las variables, analizar su simetría y

verificar suposiciones sobre una distribución. Este gráfico es particularmente útil para comparar diferentes muestras.

ANÁLISIS DE LAS VARIABLES AMBIENTALES

Se caracterizó el espacio climático de las especies utilizando el sistema de información geográfica ArcView 3.2. Se obtuvieron los valores de la temperatura media y la precipitación anual para cada una de las localidades históricas. Estos valores fueron analizados por medio de la estimación de densidad por Kernel (Fox, 1990, ver métodos en el Capítulo 1) para establecer tanto los máximos y mínimos de temperatura y precipitación dentro de los cuales habitan, así como los valores en donde se concentran la mayoría de las poblaciones, que suponemos son las condiciones óptimas para que persistan las especies. La estimación de densidad de Kernel se realizó con el programa “EDK2000” (Salgado-Ugarte, 2002) insertado en el programa STATA (STATA corporation, 1999). Para conocer en qué sitio de estos espacios climáticos se encuentran los valores de las localidades incluidas en las categorías de condición de nicho ecológico, se calculó el promedio de los valores de temperatura media y precipitación anual por categoría y se superpusieron a los histogramas Kernel. Si bien los datos obtenidos de esta manera pueden tener el inconveniente del sesgo debido a un esfuerzo de colecta desigual, es con la única información que se cuenta hasta el momento para dar una idea de la distribución ambiental de las especies y arrojar información valiosa para analizar.

Por otra parte, debido a que se obtuvieron los valores de temperatura y precipitación para las localidades agrupadas en las categorías de condición de nicho, al igual que con los datos poblacionales se realizaron pruebas paramétricas y no paramétricas a fin de conocer si existen diferencias entre las categorías de nicho con respecto a las variables climáticas antes mencionadas.

RESULTADOS

MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS

Con base en la búsqueda realizada en colecciones y herbarios, así como de la literatura, se recopilaron un total 89 registros para *L. tridentata* y 61 para *F. pilosus* (Fig. 11) con los cuales se realizaron los modelos de nicho ecológico. Los modelos generados a partir de las coberturas ambientales del periodo 1960-1990 y de los registros históricos de *L. tridentata* y *F. pilosus* mostraron una alta significancia predictiva. Para *L. tridentata* se

obtuvo un éxito de predicción del 90%, $\chi^2 = 180.09$, $p < 0.0001$; para *F. pilosus* estos valores fueron de 82%; $\chi^2 = 224.95$, $p < 0.0001$.

Con respecto a los cambios que han ocurrido en el área donde se encuentran las condiciones de nicho ambiental de las especies entre los diferentes periodos de tiempo, se tiene que para 1901-1930 el área potencial de *L. tridentata* se estimó en 324,013 km², para 1931-1960 en 319,570 km², para 1961-1990 en aproximadamente 306,168 km² y para 2000-2010 el área potencial será de 290,126 km², de los cuales 123,071 km² son ganados, es decir, corresponden a áreas en donde las condiciones ambientales cambiarán favorablemente para la especie. Con esto se tiene que del año 1901 a 1990 se redujo el área en que se encontraban su nicho ecológico en 5.5%, mientras que para 2010 será 10.45% menor (Fig. 12 A). En tanto que para *F. pilosus* se obtuvo que durante el periodo de 1901-1930 el área fue de 34,776 km², de 1931-1960 de aproximadamente 30,550 km², 25,969 km² para 1961-1990 y para el año 2010 se estima que será de 17,913 km², por lo que de 1900 a 1960 el área disminuyó 12.15%, para 1990 en un 25 % y se estima que para el año 2010 la reducción será del 48.5% (Fig. 12B).

MUESTREO EN CAMPO

Durante las salidas al campo se visitaron un total de 60 localidades, sin embargo en 18 de ellas no se encontraron a las especies, por lo que se tuvieron en total 29 sitios de muestreo para *L. tridentata*, en donde se tomaron datos a 1,778 individuos para evaluar la abundancia y estructura de las poblaciones; y 13 sitios para *F. pilosus*, censando 86 ejemplares (Fig. 11). Estos datos se agruparon de acuerdo al criterio de la condición del nicho, con ello, para *L. tridentata* se tienen 15 localidades dentro de la Categoría 1 (las condiciones del nicho ecológico se mantienen), 10 sitios en la Categoría 2 (sitios en donde existían las condiciones del nicho ecológico pero lo perdieron) y 4 en la Categoría 3 (sitios en donde no existían las condiciones del nicho ecológico pero las tendrán). Para *F. pilosus*, no se encontraron sitios para realizar los muestreos de la Categoría 3. No obstante se tuvieron 5 localidades que se ubicaron en la Categoría 1 y 8 en la Categoría 2 (Fig. 12, Cuadro 2).

Densidad y estructura poblacional

a) Larrea tridentata

Se contabilizaron y tomaron datos a 1,342 individuos agrupados en la Categoría 1, 304 en la Categoría 2 y 132 en la Categoría 3. Los resultados de los análisis estadísticos para *L. tridentata*, mostraron que existen diferencias significativas con respecto a la abundancia entre las tres categorías (Kruskal Wallis 19.59, g.l.2, $p < 0.0001$). Con la prueba

de Mann-Whitney-Wilcoxon se determinó que la abundancia en los sitios agrupados en la Categoría 1 es mayor que en los sitios en donde las condiciones ambientales se han modificado (Categoría 2, $z = -3.9$, $p = 0.0001$ y Categoría 3, $z = 3.02$, $p = 0.0025$; Fig. 13A, Cuadro 2). Mientras que no hay diferencias significativas en la abundancia de los sitios de la Categoría 2 y de la Categoría 3 ($z = -1.134$, $p = 0.2569$)

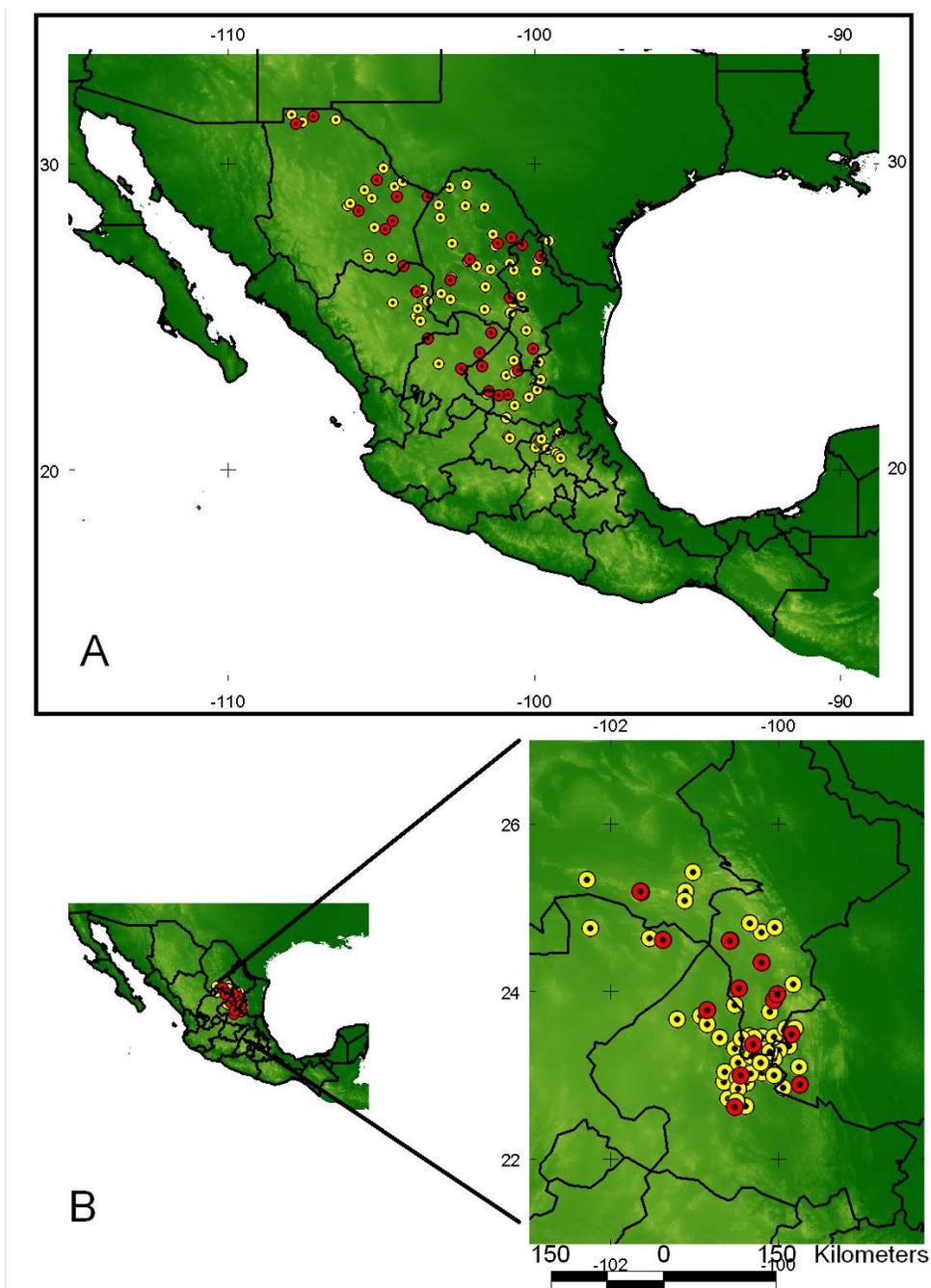


Figura 11.- Localidades históricas (puntos amarillos) y sitios en donde se realizó verificación en campo y toma de datos de las poblaciones (puntos rojos) para A) *Larrea tridentata* y B) *Ferocactus pilosus*.

CUADRO 2.- Localidades de *Larrea tridentata* (L.t.) y *Ferocactus pilosus* (F.p.) en donde se tomaron datos de las poblaciones. Se incluyen las categorías (CATEG) a las que se asociaron dependiendo de las condiciones del nicho de las especies respecto a los resultados de las proyecciones de los modelos: 1 las condiciones se mantienen, 2 se han modificado fuera del nicho, 3 se han modificado acercándose a las condiciones del nicho.

También se muestra el número de individuos (INDIV), los valores promedio y la desviación estándar por cuadrante de la altura en centímetros (ALT) y volumen en metros cúbicos (VOL) de los individuos.

SP	CATEG	ESTADO	MUNICIPIO	LONGITUD	LATITUD	INDIV	ALT	VOL
L. t	1	Chihuahua	Camargo	-104.6	28.15	149	63.4 ± 35	0.74 ± 0.4
L. t	1	Chihuahua	Coyame	-105.13	29.47	84	54.2 ± 20	0.6 ± 0.3
L. t	1	Chihuahua	La Cruz	-104.85	27.85	62	90.57 ± 30	1.2 ± 0.4
L. t	1	Chihuahua	Ojinaga	-104.48	28.93	92	53.3 ± 26	0.84 ± 0.4
L. t	1	Chihuahua	Rosales	-105.72	28.46	63	83.3 ± 28	1 ± 0.3
L. t	1	San Luis Potosí	Ahualulco	-101.12	22.43	80	112.5 ± 46.6	1.33 ± 0.5
L. t	1	San Luis Potosí	Matehuala	-100.51	23.25	78	129.41 ± 42.6	1.46 ± 0.5
L. t	1	San Luis Potosí	Santo Domingo	-101.69	23.38	63	89.2 ± 40	1.09 ± 0.3
L. t	1	San Luis Potosí	Villa Hidalgo	-100.84	22.47	127	111.45 ± 52	1.54 ± 0.3
L. t	1	Zacatecas	Mazapil	-101.38	24.48	70	130.9 ± 28.5	1.2 ± 0.3
L. t	1	Zacatecas	Miguel Auza	-103.44	24.28	73	75.22 ± 31.1	0.91 ± 0.3
L. t	1	Zacatecas	Pinos	-101.46	22.58	213	91.4 ± 28	1 ± 0.3
L. t	1	Zacatecas	Ruimbo a Villa	-102.5	23.8	71	119.4 ± 50	1.36 ± 0.5
L. t	1	Zacatecas	Villa de Cos	-102.35	23.30	67	104.16 ± 27.9	0.9 ± 0.3
L. t	1	Zacatecas	Tulillo	-101.77	23.82	50	128.9 ± 38.3	1.02 ± 0.4
L. t	2	Chihuahua	M. Benavides	-103.45	28.92	31	77.6 ± 25.9	0.9 ± 0.3
L. t	2	Coahuila	Cuatrociénegas	-102.09	26.88	18	104.8 ± 34	1.2 ± 0.4
L. t	2	Coahuila	Juárez	-100.73	27.59	33	92 ± 35	1.1 ± 0.3
L. t	2	Coahuila	Progreso	-101.17	27.39	7	115 ± 33	1.2 ± 0.4
L. t	2	Coahuila	Ramos Arizpe	-100.79	25.63	23	105.54 ± 31	1.22 ± .35
L. t	2	Coahuila	San Pedro	-102.73	26.21	15	92.1 ± 29	1.1 ± 0.4
L. t	2	Durango	Mapimí	-103.8	25.82	59	79.2 ± 34.5	1.05 ± 0.4
L. t	2	Durango	Escalona	-104.25	26.67	68	60.32 ± 49	1.06 ± 0.6
L. t	2	Nuevo León	Anáhuac	-99.76	26.99	31	83 ± 35	1.95 ± 0.4
L. t	2	Nuevo León	Salinas	-100.37	27.36	19	96.8 ± 49	1 ± 0.4
L. t	3	Chihuahua	Cd. Juárez	-107.16	31.55	39	87.4 ± 35.7	1.1 ± 0.6
L. t	3	Chihuahua	Ascensión	-107.78	31.31	39	88.4 ± 30	1.05 ± 0.4
L. t	3	Zacatecas	Fresnillo	-102.9	23.22	34	51.4 ± 15	0.7 ± 0.2
L. t	3	Zacatecas	Rumbo a Fresnillo	-102.59	23.15	20	136.2 ± 38	1.3 ± 0.3
F. p	1	Nuevo León	Mier y Noriega	-100.3	23.36	11	76 ± 45	0.4 ± 1.2
F. p	1	San Luis Potosí	Guadalcázar	-100.51	22.62	5	141.8 ± 87	0.6 ± 0.2
F. p	1	San Luis Potosí	Noria	-100.45	23	17	56.2 ± 24.7	0.4 ± 0.07
F. p	1	Tamaulipas	Bustamante	-99.84	23.48	9	84.1 ± 35	0.2 ± 0.04
F. p	1	Zacatecas	Concepción Oro	-101.38	24.61	11	86.6 ± 65	0.3 ± 0.15
F. p	2	Coahuila	Parras	-101.64	25.19	4	43 ± 17	0.33 ± 0.7
F. p	2	Nuevo León	Aramberri	-100.01	23.97	4	50.2 ± 20	0.3 ± 0.1
F. p	2	Nuevo León	30 km a Dr Arroyo	-100.05	23.89	5	95.8 ± 18	0.4 ± 0.05
F. p	2	Nuevo León	Doctor Arroyo	-100.47	24.04	6	54 ± 21	0.3 ± 0.02
F. p	2	Nuevo León	Sta. Cruz	-100.2	24.34	3	52 ± 31	0.3 ± 0.09
F. p	2	Nuevo León	Galeana	-100.58	24.6	6	51.3 ± 29	0.26 ± 0.06
F. p	2	San Luis Potosí	Catorce	-100.84	23.77	4	97 ± 22	0.4 ± 0.06
F. p	2	Tamaulipas	Tula	-99.74	22.89	1	140	0.38

Con respecto a la estructura poblacional, de acuerdo a los 1,766 datos de la altura de los individuos agrupados por localidad y categoría de condición de nicho, éstos presentaron homogeneidad de varianza y una distribución normal. El análisis de varianza probó que había diferencias entre las categorías ($F = 3.19$, $p = 0.0414$), siendo, según la prueba de rangos múltiples de Bonferroni, las plantas de la Categoría 1 de mayor tamaño que las de las Categorías 2 y 3 ($p = 0.04$ y $p = 0.02$ respectivamente), pero el tamaño de los individuos de la Categoría 2 es similar a los de la Categoría 3 ($p = 0.98$; Fig. 13A). Además, se puede observar que las plantas que habitan en los sitios de Categoría 1 no solamente son más grandes en promedio si no que hay una mayor variabilidad de tamaños, es decir hay desde plantas pequeñas a muy grandes, lo ocurre en menor grado en los sitios de las otras categorías (Fig. 14)

En cuanto al volumen de las plantas, las categorías difirieron significativamente (ANOVA $F = 4.83$, $p = 0.0081$). Los sitios de la Categoría 1 fueron similares a los de la Categoría 3 ($p = 1.0$), pero fueron distintos con respecto a los sitios de la Categoría 2 ($p = 0.03$), siendo esta última categoría la que presenta los individuos con menor volumen. El volumen de las plantas de la Categoría 3, en cambio, no difiere al de las plantas de las Categorías 1 y 2 ($p = 1$ y $p = 0.95$, respectivamente); es decir, las plantas de la Categoría 3 presentan volúmenes intermedios entre las otras dos categorías. En los gráficos de caja con bigote se puede observar que aunque los valores de la mediana son aproximadamente similares entre las categorías, los individuos de la Categoría 1 muestran un mayor gradiente (Fig. 14).

b) Ferocactus pilosus

Los datos obtenidos de los 86 individuos a los que se tomaron medias de altura y volumen se agruparon dentro de las categorías de condición de nicho, 33 individuos dentro de la Categoría 1 y 53 en la Categoría 2. A pesar de haber visitado 10 localidades que están dentro de la Categoría 3 no se encontró ningún ejemplar de la especie. En cuanto al análisis de abundancia, las pruebas estadísticas determinaron que los datos no mostraban homocedasticidad, por lo que se aplicó una prueba no paramétrica. Así, se obtuvo que existen significativamente más individuos en la Categoría 1 que en la Categoría 2 ($t = 3.1989$; $p = 0.026$; Fig. 13 B). Sin embargo, con respecto al tamaño y biomasa de los individuos no se encontraron que éstas difirieran entre los grupos ($t = -1.2842$, $p = 0.1013$; $t = -1.0900$, $p = 0.1394$, respectivamente). No obstante, al analizar los gráficos de caja con bigote se observa que las tallas y biomasa de los individuos incluidos en la Categoría 1 presentan un intervalo más amplio que los de la Categoría 2 (Fig. 14).

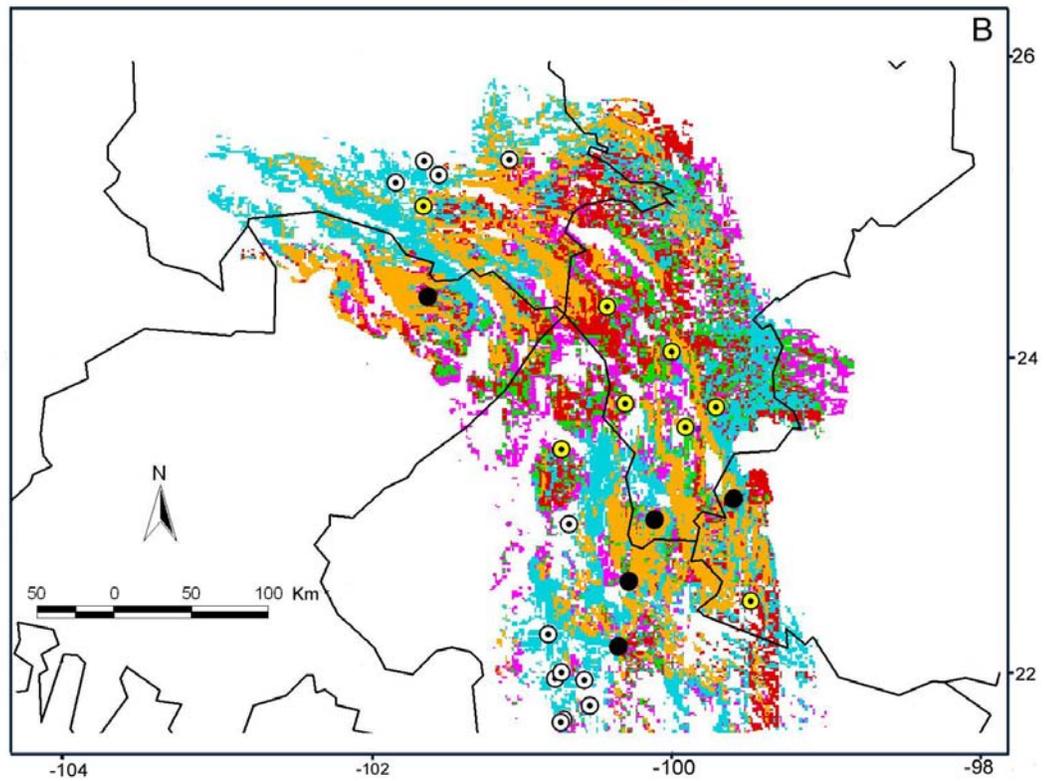
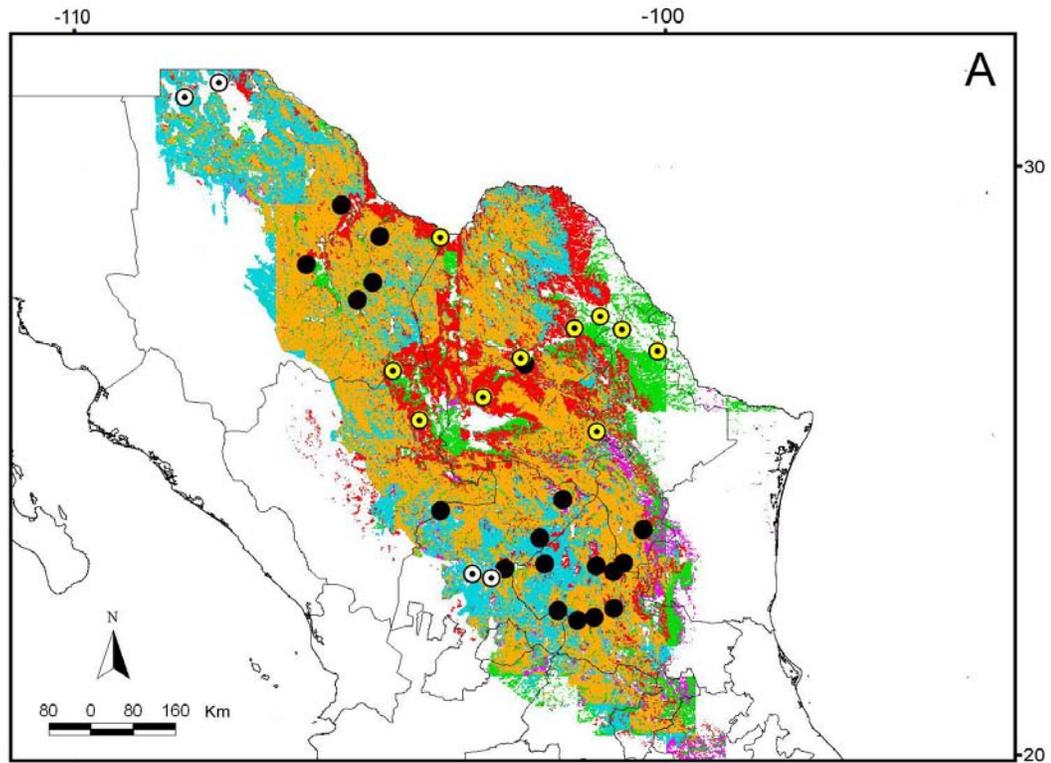
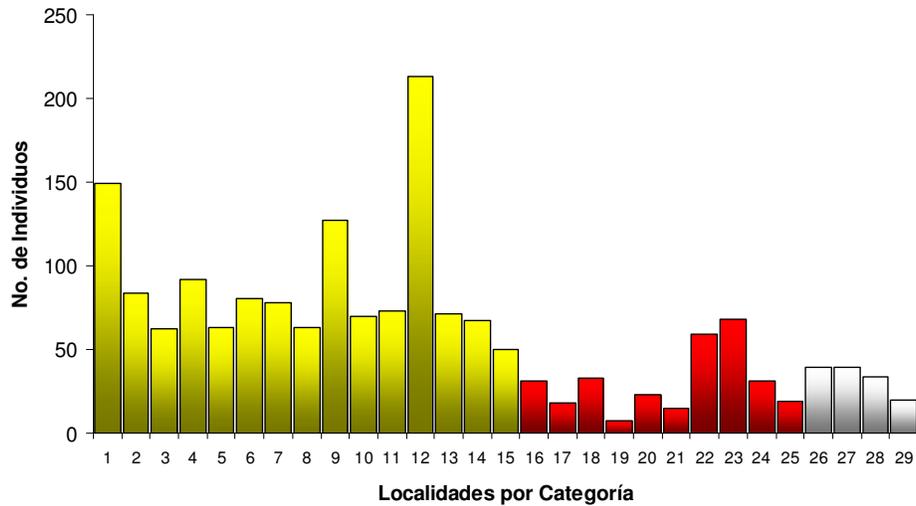
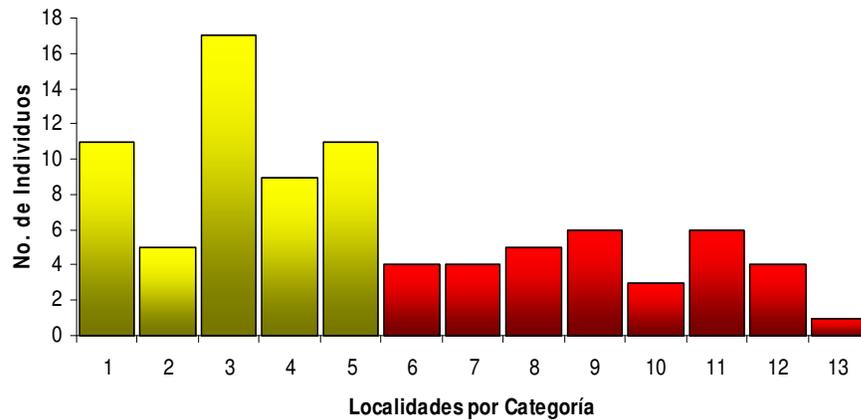


Figura 12.- Distribución potencial para A) *Larrea tridentata* y B) *Ferocactus pilosus* en diferentes periodos de tiempo: rosa de 1901-1930, verde de 1931-1960, rojo de 1961-1990, azul para el año 2010 y en naranja los sitios en donde se han mantenido las condiciones ambientales de 1901 a 2010. También se presentan las localidades de muestreo por categorías de condición del nicho (ver texto), los círculos negros representan la Categoría 1, los amarillos la Categoría 2 y los blancos la Categoría 3.



A



B

Figura 13.- Número de individuos registrados en cada localidad para A) *Larrea tridentata* y B) *Ferocactus pilosus*. Las barras amarillas corresponden a los sitios ubicados en la Categoría de condición de nicho ambiental 1, las barras rojas a la Categoría 2 y las barras blancas a la Categoría 3 (ver texto). Las localidades se enlistan en el Cuadro 2.

ESPACIO CLIMÁTICO DE LAS ESPECIES

a) *Larrea tridentata*

El espacio climático de *Larrea tridentata* dentro del Desierto Chihuahuense en México, se encuentra dentro de los 5 °C y 22.4 °C, con una media de 18.3 °C. Sin embargo, según el análisis de densidad de Kernel, la mayoría de las localidades se encuentran en los 16.7 °C y los 19.8 °C (Fig.15A). Con respecto a las localidades clasificadas por categoría de condición de nicho se tiene que en promedio los sitios de la Categoría 1 presentan una temperatura de 17.6 °C, los de Categoría 2 de 20.6 °C y los de Categoría 3 de 15.8 °C. El resultado del análisis de varianza mostró que había diferencias entre los grupos ($F = 7.38, p$

> 0.0001), siendo los grupos de las Categorías 1 y 2 diferentes (prueba de Bonferroni $p = .001$), y ésta, a su vez, fue diferente de la Categoría 3 ($p = 0.0001$). Sin embargo la Categoría 1 y 3 no mostraron diferencias significativas ($p = 0.62$).

Para la precipitación, el valor mínimo es de 179 mm y el máximo de 869 mm, con un promedio de 403.5 mm y la moda se encuentran en 386.4 mm. Los datos de la precipitación para las localidades por categoría de nicho tiene valores de 375.1 mm para la Categoría 1 y de 323.5mm y 325.7 mm para las Categorías 2 y 3, respectivamente (Fig. 15B). Sin embargo, no existen diferencias significativas entre las categorías (ANOVA $F = 1.37$, $p = 0.2567$).

b) *Ferocactus pilosus*

Esta especie se encuentra en sitios cuya temperatura promedio oscila entre los 11.7 °C y los 21.3 °C, y una media de 18.2 °C. Sin embargo, el análisis de densidad de Kernel muestra que la distribución de la temperatura a lo largo del área ocupada por las poblaciones de la planta presenta tres grupos de ambientes térmicos donde se concentran las localidades de la especie, éstas son a los 11.8 °C, 16.9 °C y a los 19 °C. Los valores promedio de las localidades por categorías fueron para la Categoría 1, 18.6 °C y 18.5 °C para la Categoría 2 (Fig. 15A).

El intervalo de la precipitación anual para toda su distribución tuvo un promedio 437.7 mm, alcanzado valores máximos de 711 mm y mínimos de 239 mm. Pero la mayoría de las poblaciones se encuentran a los 415.3 mm. Los registros de precipitación que se obtuvieron por categoría fueron: 454 mm para la Categoría 1 y 603 mm para la Categoría 2.

La prueba de t para dos muestras con varianzas desiguales probó que en no existen diferencias significativas entre los grupos en cuanto a la temperatura, mientras que para los valores de precipitación sí ($t = -16.2615$, $p = 1$; $t = -149.125$, $p = 0.028$, respectivamente).

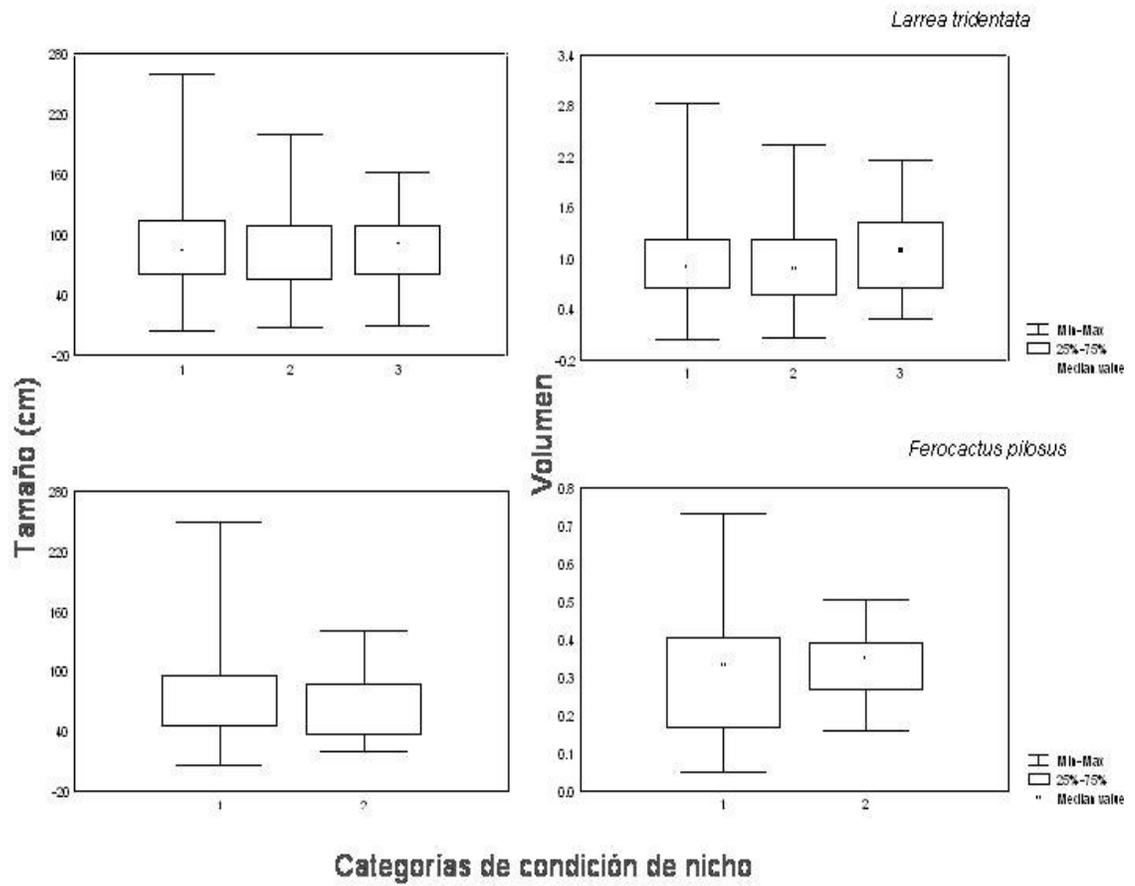
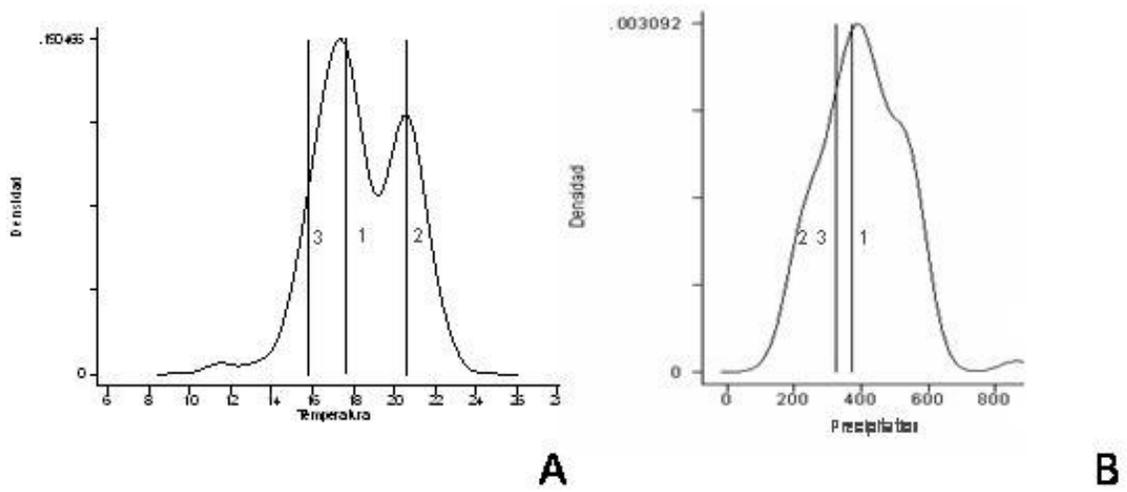


Figura 14.- Diagramas de caja con bigote del tamaño (cm) y volumen (raíz cúbica del volumen) de los individuos de *Larrea tridentata* y *Ferocactus pilosus* agrupados de acuerdo a las categorías de nicho ambiental (ver texto).

Larrea tridentata



Ferocactus pilosus

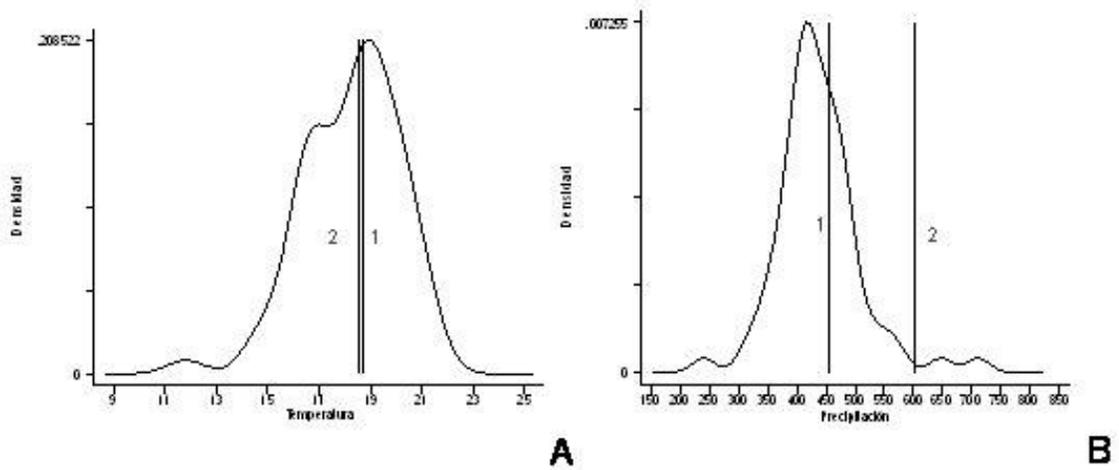


Figura 15.- Estimación de densidad por Kernel de la temperatura media anual (A) y precipitación anual (B) a lo largo de la distribución geográfica de las poblaciones de *Larrea tridentata* y *Ferocactus pilosus*. Las líneas verticales corresponden a los valores de estas variables obtenidas a partir de las localidades agrupadas en las categorías de condición de nicho (ver texto).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los resultados muestran que las dos especies presentan respuestas geográficamente diferentes ante el evento actual de calentamiento global. Esto puede deberse a que ambas especies tienen límites de tolerancia fisiológica diferentes, como se observa en el análisis de sus espacios climáticos. Mientras que *L. tridentata* vive en sitios que pueden variar alrededor de los 5 °C a los 22.4 °C y de 179 mm a 869 mm de precipitación es decir, tiene un intervalo térmico de más de 17 °C e hídrico de 690 mm, y *F. pilosus* presenta intervalos de sólo 9 °C y de 472 mm. Se ha visto que las respuestas de las especies a los eventos climáticos son idiosincrásicas, es decir, cada especie responde a los cambios que se presentan en el clima modificando sus áreas de distribución en diferentes direcciones debido a que tienen sus propias tolerancias a las condiciones climáticas y a la duración en los cambios en el clima. Así un organismo o una población estarán ausentes de todos los lugares en que cualquiera de dichos factores esté fuera de sus umbrales (Broennimann *et al.*, 2006; Thuiller, 2004).

Los cambios en las áreas de distribución de diversas especies por el cambio climático reciente han sido documentados en los últimos años (Parmesan, 1996; Parmesan *et al.*, 1999; Thomas *et al.*, 2004), encontrando que los límites norteños de sus distribuciones se han movido hacia latitudes más septentrionales mientras que los límites sureños se han contraído. Los MNE, al proporcionar una representación geográfica del nicho de las especies bajo escenarios de cambio climático, ayudan a identificar las tendencias de cambio que se pueden esperar y determinar la direccionalidad espacial de los movimientos. En este caso, se observa que las especies aquí estudiadas presentan diferentes respuestas ante el calentamiento global, ya que si bien en algunos sitios se encuentran habitando juntas, las zonas en donde se estimaron los cambios o la permanencia de las condiciones de su nicho no son las mismas. Por ejemplo, para *L. tridentata* los sitios donde se predice que las condiciones del nicho se volverán adversas, se debe al incremento de la temperatura, mientras que para *F. pilosus* será el aumento en la precipitación. Estos sitios para *L. tridentata* se encuentran principalmente en la parte este (San Luis Potosí y Tamaulipas, norte de Nuevo León y Coahuila) y centro (donde confluyen los estados de Coahuila, Durango y Chihuahua) de su distribución, mientras que en la parte noroeste (norte de Chihuahua) y suroeste (parte central de Zacatecas y Aguascalientes) posiblemente las condiciones se han modificado hacia el rango del nicho de la especie. En tanto que para *F. pilosus* los sitios donde se predice que se han perdido las condiciones ambientales se encuentran en la parte este (Nuevo León y Tamaulipas) y sureste de su distribución (centro este de San Luis

Potosí), mientras que en la parte oeste (Coahuila y oeste de San Luis Potosí) se espera que se vuelvan adecuados.

Los modelos también permitieron determinar posibles tasas de transformación del nicho de las especies en los sitios donde habitan a lo largo del tiempo. Los resultados obtenidos muestran que si bien desde 1901 se puede apreciar una cierta disminución en el nicho óptimo para ambas especies, es a partir del periodo de 1961-1990 donde se presentan los cambios de clima más drásticos que conllevan a un decremento importante en áreas adecuadas para la especie. Para el periodo 2000-2010 y aún usando un escenario de cambio de clima conservador, las tendencias son más marcadas, la pérdida de área para *Larrea* puede llegar a ser del 25% de su tamaño original, mientras que para *Ferocactus* la situación sería más crítica, se estima una pérdida de casi la mitad de su área. Sin embargo, no sólo se pierden sitios con condiciones adecuadas, sino que también se generan nuevas zonas que se vuelven adecuadas al menos en términos ambientales para su establecimiento, sobre todo para *L. tridentata*.

Se ha visto que los cambios en la distribución de las especies en relación con los cambios en el clima se manifiestan de diferentes formas, por ejemplo, la densidad de las poblaciones puede cambiar en localidades específicas dependiendo si el clima se vuelve más o menos favorable. En sitios en donde las condiciones del nicho son las óptimas (centroide del nicho) o cercanas al óptimo, las poblaciones pueden persistir sin necesidad de inmigración y se mantendrán con una adecuación aproximadamente igual a uno. Mientras que en lugares donde las condiciones han cambiado hacia valores sub-óptimos del nicho, se tiene que la supervivencia se reducirá paulatinamente, pudiendo llegar a una adecuación de cero en sitios donde el cambio va más allá de la tolerancia ambiental de la especie y las poblaciones pueden entonces sufrir la extinción local (Hutchinson, 1957; Maguire, 1973). Sin embargo, el cambio ambiental también puede crear las oportunidades para la colonización de sitios previamente no adecuados (Jackson & Overpeck, 2003). Por tanto, la abundancia de las poblaciones puede reflejar qué tanto los ambientes cumplen los requisitos del nicho de cada especie. Esto sugiere que la abundancia debe variar a lo largo del área, de valores altos, donde las condiciones locales son más conducentes para la supervivencia y la reproducción, a cero donde una o más variables impiden su presencia (Brown *et al.*, 1995).

En este estudio se puede observar precisamente este patrón. Podemos considerar a la Categoría 1 como los sitios cercanos a la condición óptima de nicho ya que para ambas especies se tiene que sus valores de temperatura media y precipitación anual se encuentran muy cercanos a la moda. Asimismo, en estas localidades la abundancia de individuos es mayor que en las otras categorías. La diversidad de tamaños y biomasa puede interpretarse como poblaciones estables en donde existen individuos jóvenes, maduros y viejos; además,

como el reclutamiento de nuevos individuos ocurre por semillas, si hay muchas plantas jóvenes significa que las condiciones ambientales han permitido la germinación y el establecimiento de nuevos individuos. Se puede decir entonces que la abundancia, las tallas y los volúmenes de los individuos de las poblaciones de la Categoría 1 reflejan un buen desempeño biológico. Por otro lado, en los lugares de las poblaciones de *L. tridentata* incluidos dentro de la Categoría 2, el valor de la temperatura está hacia el extremo derecho del histograma, es decir, son zonas de mayor temperatura y aquí los individuos presentaron parámetros poblacionales más bajos. De manera más drástica se presenta en *F. pilosus* con respecto a la precipitación que se encuentra casi fuera de la curva, tendiendo su valor hacia sitios más húmedos. Aquí las abundancias son mucho más bajas y la diversidad en tallas y biomasa son menores. Es posible que el efecto del cambio en el clima haya creado condiciones menos favorables para la producción y/o germinación de las semillas o la supervivencia de los individuos, y pudieran reflejar entonces poblaciones en declive. Desde luego que para probar estas hipótesis es necesario realizar estudios demográficos a un plazo más largo que permitan determinar las tendencias de las poblaciones en los diferentes sitios. En la Categoría 3 encontramos para la gobernadora que los valores de la temperatura son más bajos que la moda, aunque se encuentran dentro de la curva del óptimo. La abundancia y la talla en estos sitios son menores que en los de la Categoría 1, pero igual a los de la Categoría 2. Para *F. pilosus*, a pesar que de haberse realizado búsquedas intensivas en 10 localidades con estas características no se encontraron ejemplares.

La abundancia de las poblaciones y su capacidad para migrar hacia otros sitios, se pueden manifestar como expansiones o contracciones en los límites de distribución de las especies, que son en realidad de procesos de colonización y extinción. (Gaston & Blackburn, 2002). Así, la dinámica de las poblaciones que habitan en los márgenes de distribución de la especie es muy importante en estos procesos de colonización-extinción. Se ha propuesto el modelo del “borde colonizador o pionero” (leading edge) que afirma que la expansión del área de distribución involucra una dispersión de “larga” distancia seguida por un crecimiento exponencial. Por otro lado, puede existir un “borde de extinción” (trailing edge) en donde hay poblaciones que son completamente extirpadas. Ambos procesos se expresan como desplazamientos del área de distribución de la especie, las colonizaciones predominarán para especies que extienden su área de distribución, y las extinciones para especies cuya área de distribución se está contrayendo (Hampe, 2005; Hewitt, 1996). Según Foden *et al.* (2007) en los modelos bioclimáticos se asume implícitamente que las extinciones del “borde de extinción” estarán acompañadas por una simultánea expansión del “borde de colonización” (Parmesan *et al.*, 1999). Sin embargo, se ha detectado un retraso en las expansiones de las poblaciones debidas a las limitaciones de las tasas de dispersión y

establecimiento (Pitelka, 1997), principalmente en especies sésiles (Walther *et al.*, 2002). Los resultados de los muestreos de campo realizados en los sitios de la Categoría 3 para la gobernadora, se pudieron encontrar poblaciones de la planta, algunas incluso estuvieron muy cercanas a las registradas por Miller & Huenneke (2000) en donde detectaron que *Larrea* ha invadido al cabo de 70 a 80 años áreas antes dominadas por pastizales, por lo que podría pensarse que son producto de procesos de colonización. Sin embargo, para *F. pilosus* no fue posible encontrar poblaciones en los sitios visitados de esta categoría.

Es importante considerar que la colonización involucra varios procesos: la tasa de dispersión, hábitat disponible, el establecimiento y la reproducción exitosa (Pitelka, 1997). En este sentido, *L. tridentata* ha mostrado durante la transición del Pleistoceno-Holoceno Medio (como se refirió en el Capítulo 1) su gran capacidad de colonización. Su capacidad de dispersión de “larga” distancia y persistencia en los lugares se debe a diversos rasgos de su biología e historia de vida: tiene reproducción sexual y clonal, produce múltiples fases reproductivas durante una misma estación de crecimiento (Vasek, 1980), se autopoliniza y también es polinizada por distintas especies de insectos (Simpson *et al.*, 1977; Minckley *et al.*, 2000), florece durante todo el año y posee frutos consumidos por agentes de dispersión de larga distancia, tiene un alto porcentaje de germinación, es prolífica y territorialista, allopata y con compuestos que inhiben la herbivoría (Hunziker *et al.*, 1977). Además, posee una amplia tolerancia a los factores ambientales, lo que al parecer ha permitido que dadas las tendencias del cambio en el clima actual, se hayan creado zonas adecuadas que le permitan establecerse. Por el contrario, *Ferocactus* presenta características que hacen difícil la colonización de nuevos sitios: tiene una dispersión principal de “corta” distancia, llevada a cabo por hormigas, aves y roedores (Pilbeam & Bowdery, 2005). Se dispone de muy poca información tanto de la demografía como de la biología de esta especie, no obstante la mayoría de las especies de esta familia poseen características que las hacen altamente vulnerables, como son bajas tasas de crecimiento y reclutamiento, baja supervivencia de las semillas, áreas de distribución restringidas y especialización a condiciones edáficas (Hernández & Godínez, 1994). En conjunto, la baja movilidad y la alta especialización del hábitat restringe a las especies y limita su expansión a través de los parches que quedan disponibles (Warren *et al.*, 2001).

Estas mismas características pueden poner en peligro la persistencia de las poblaciones de *F. pilosus* en los sitios de la Categoría 2, que podemos considerar como en el “borde de extinción”, ya que el deterioro de las condiciones ambientales ocasionadas por el calentamiento global pueden llevar a una disminución en la tasa de reproducción y/o germinación, y con esto un decremento en el tamaño poblacional, lo que al parecer está sucediendo al mostrar abundancias y diversidad de tallas y biomasa bajas. Este mismo

patrón parece ocurrir en las poblaciones de *L. tridentata*, que a pesar de sus características biológicas antes señaladas, en estos sitios en donde la temperatura ha aumentado hacia fuera de sus tolerancias térmicas, es posible que el desempeño, reproducción y/o establecimiento de esta planta no sean los adecuados.

Los resultados de *Ferocactus* parecen coincidir con los de Foden *et al* (2007), quienes registran que existe un desbalance entre las tendencias de contracción y la expansión de las poblaciones de *Aloe dichotoma*, una planta de dispersión limitada, al no encontrar señales de expansión del rango de la especie en el “borde colonizador”, pero si una alta mortalidad en el “borde de extinción”: Sin embargo, aquí detectamos posibles ampliaciones del rango de *L. tridentata*, que es una planta de dispersión “larga” y que en otros trabajos ha sido reportada como colonizadora o invasora de pastizales.

Aunque los resultados obtenidos muestran que los MNE permiten mostrar tendencias en los cambios en las condiciones del nicho ambiental de las especies debidas a los cambios en los patrones climáticos, y con estos resultados se pueden focalizar los estudios de campo hacia sitios donde se predigan zonas de probable “colonización” o “extinción”, el no encontrar individuos o bien encontrar poblaciones con abundancias bajas puede deberse a muchos otros factores que deben tomarse en cuenta. Por una parte, el método de los MNE tiene sus propias limitaciones; por ejemplo, el mapa producido es la expresión geográfica del nicho ambiental de la especie y no la distribución geográfica de la misma, por lo que puede entenderse como su distribución potencial, sin restricciones de tipo histórico (procesos de vicarianza), de historia natural (barreras geográficas, capacidad de dispersión) o interacciones bióticas (competencia, depredación) por lo que pueden haber en ellos errores de sobrepredicción o de omisión (Martínez-Meyer & Sánchez-Cordero, 2006), que indicarían que las especies no están en equilibrio con su ambiente, y que es un supuesto central en este enfoque (Guisan & Theurillat, 2000, Guisan & Zimmermann, 2000). Otra limitación se refiere a la descripción incompleta de las dimensiones de los nichos ecológicos de las especies, ya que no se capturan completamente las condiciones ambientales requeridas por la especie (Pearson *et al.*, 2002). Aún falta tener coberturas climáticas de mejor calidad en cuanto a resolución y a la incertidumbre de las proyecciones hacia el futuro o el pasado.

Por otro lado, en cuestión de la estructura poblacional, las variaciones locales pueden deberse no necesariamente al cambio en los patrones del clima sino por la historia de vida de las especies, o por que las especies pueden ser sensibles a condiciones no tomadas en cuenta por los modelos, como el tipo de suelo. Además, la ausencia de plantas jóvenes no significa que el clima sea el único factor que impida el reclutamiento; puede haber otros factores biológicos responsables de la falta de juveniles, como la herbivoría o la falta de polinizadores (Miller & Huenneke, 2000). Si bien aunque en el trabajo de campo se procuró

buscar sitios que no mostraran signos de perturbación, las cactáceas históricamente han sido objeto de colecta ilegal excesiva, tanto para fines comerciales como de colección (Arias, 1993; Hernández & Bárcenas, 1995). Para ambas especies, la quema de la vegetación, actividades agrícolas, el sobrepastoreo y el ganado feral equino y vacuno pueden ser una seria amenaza (Hernández *et al.*, 1999) y que podrían haber afectado las abundancias detectadas.

Debido a la diversidad y expansión de los efectos perturbadores, es difícil aislar el efecto del cambio climático en las especies estudiadas; sin embargo, es alentador que los modelos de nicho y los datos de campo muestren alta congruencia, indicándonos las tendencias (direcciones y magnitud) de los cambios en los patrones de distribución de las especies, asociados con los cambios climáticos recientes. Este es el primer estudio en México de su tipo y uno de los primeros en el mundo, por ello es importante desarrollarlos más, combinando el modelado espacial con estimaciones cuantitativas de los tamaños poblacionales, y de la estructura poblacional a mayor detalle, e incluyendo además procesos relacionados con la degradación y fragmentación del hábitat. De esta forma podremos tener un panorama más amplio sobre implicaciones biológicas del cambio climático, conocimiento que nos permitirá diseñar e implementar estrategias de adaptación y mitigación de impactos, orientadas a la conservación a largo plazo de las especies nuestros recursos naturales.

LITERATURA CITADA

- ANDERSON, E. F. 2001. The Cactus Family. Timber Press, Portland, Oregon, USA.
- ARAÚJO, M. B., THUILLER, W. & R. G. PEARSON. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33: 1712-1728.
- ARIAS, S. 1993. Cactáceas: Conservación y diversidad en México. In R. Gío-Argáez, E. López-Ochoterena (eds.) *Diversidad Biológica en México*. pp. 109-115, *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. Vol. Esp. (XLIV).
- BAKKENES, M., ALKEMADE, J. R. M., IHLE, F., LEEMANSAND, R. & J. B. LATOUR. 2002. Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology* 8: 390–407.
- BRAVO-HOLLIS H. & H. SÁNCHEZ-MEJORADA. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México.
- BROENNIMANN O., THUILLER W., HUGHES G. O., MIDGLEY G. F., ALKEMADE J.R.M. & A. GUI SAN. 2006 Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology* 12: 1079-1093.
- BROTONS, L., THUILLER, W., ARAUJO, M. B. & A. H. HIRZEL. 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, 27: 437–448
- BROWN J. H. MEHLMAN D. H. & G. C. STEVENS. 1995. Spatial variation in abundance. *Ecology*, 76: 2028-2043.
- CALLAWAY R. M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review*. 61:306–349
- DOMÍNGUEZ-PÉREZ. A. 2006. Efecto del cambio climático en la distribución del conejo *Romerolagus diazi* (Lagomorpha: Leporidae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- ELITH, J., GRAHAM, C. H., ANDERSON, R. P., DUDIK, M., FERRIER, S., GUI SAN, A., HIJMANS, R. J., HUETTMAN, F., LEATHWICK, J. R., LEHMANN, A., LI, J., LOHMANN, L. G., LOISELLE, B. A., MANION, B., MORITZ, C., NAKAMURA, M., NAKAZAWA, Y., OVERTON, J. M., PETERSON, A. T., PHILLIPS, S. J., RICHARDSON, K., SCACHETTI-PEREIRA, R. SCHAPIRE, R. E., SOBERÓN, J., WILLIAMS, S. E., WISZ, M. S. & N. E. ZIMMERMANN. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129-151
- EZCURRA, E. & C. MONTAÑA. 1988. La evolución de los recursos naturales renovables en el norte árido de México. In: C. Montaña (ed.); *Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí*, pp. 269–290. Instituto de Ecología, Publicación No. 17, México.
- FLATO, G. M., BOER, G. J., LEE, W. G., MCFARLANE, N. A., RAMSDEN, D. READER, M. C. & A. J. WEAVER, 2000. The Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis Global Coupled Model and its Climate. *Climate Dynamics* 16:451-467.

- FODEN, W., MIDGLEY, G.F., HUGHES, G., BOND, W.J., THUILLER., W., HOFFMAN, M. T., KALEME, P., UNDERHILL, L. G., REBELO. A. & L. HANNAH. 2007. A changing climate is eroding the geographical range of the Namib Desert tree *Aloe* through population declines and dispersal lags. *Diversity and Distributions* 13: 645–653.
- FOX, J. 1990. Describing univariate distributions. In J. Fox & J. S. Long. (eds), pp. 58-125. *Modern methods of data analysis*. Newbury Park.
- GASTON, K. J. & T. M. BLACKBURN. 2002. Large scale dynamics in colonization and extinction for breeding birds in Britain. *Journal of Animal Ecology* 71: 390-399.
- GESCH, D.B. & K. S. LARSON, 1996. Techniques for development of global 1-kilometer digital elevation models. In: Pecora Thirteen, Human Interactions with the Environment - Perspectives from Space, pp 20-22, Sioux Falls, South Dakota.
- GUISAN A. & J. P. THEURILLAT. 2000. Equilibrium modeling of alpine plant distribution: how far can we go? *Phytocoenologia* 30: 353-384.
- GUISAN, A. & W. THUILLER. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.
- GUISAN A. & N. E. ZIMMERMANN. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- HAMPE, A. & R. J. PETIT. 2005. Conserving biodiversity under climate Change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8: 461-467.
- HERNÁNDEZ H. M. & R. T. BÁRCENAS. 1995. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert: I. Distribution patterns. *Conservation Biology* 9: 1176-1188.
- HERNÁNDEZ H. M. & H. GODÍNEZ. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33-52.
- HERNÁNDEZ, L., BARRAL, H., HALFFTER, G., & S. SÁNCHEZ. 1999. A note on the behavior of feral cattle in the Chihuahuan Desert of Mexico. *Applied Animal Behavior Science* 63: 259-267.
- HEWITT, G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247–276.
- HOLT, R. D. 1990. The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 311-315.
- HULME, P. E. 2005. Adapting to climate change: is there scope for ecological management in the face of a global threat?. *Journal of Applied Ecology* 42: 784-794
- HUNZIKER, J. H., PALACIOS, R. A., POGGIO, L., NARANJO, C. A. & T. W. YANG. 1977. Geographic distribution, morphology, hybridization, cytogenetics and evolution. In: Marbry, T. J., J. H. Hunziker & D. R. DiFeo (eds.). *Creosote Bush. Biology and Chemistry of Larrea in New World Deserts*. US/IBP Synthesis Series No. 6. pp. 10-47. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.

- HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22:415-427.
- IPCC (GRUPO INTERGUBERNAMENTAL DE EXPERTOS SOBRE EL CAMBIO CLIMÁTICO). 2001. Climate Change 2001: The Scientific Basis. WMO/UNEP Intergovernmental Panel on Climate Change, Third Assessment Report, Volume I. Cambridge University Press, UK.
- IPCC (GRUPO INTERGUBERNAMENTAL DE EXPERTOS SOBRE EL CAMBIO CLIMÁTICO). 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC Secretariat, Ginebra, Suiza.
- JACKSON, S. T. & J. T. OVERPECK. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology* 26: 194–220.
- LINDSAY, G. E. 1996. The genus *Ferocactus*. Taxonomy and Ecology, Explorations in the USA and Mexico. Tireless Termites Press USA.
- MAC ARTHUR, R. H. 1972. Geographical Ecology. Patterns in the distribution of species. Harper and Row. Nueva York
- MAGUIRE, B. JR. 1973. Niche response structure and the analytical potentials of its relationship to the habitat. *American Naturalist* 107: 213-246.
- MARTÍNEZ-MEYER, E. & V. SÁNCHEZ-CORDERO. 2006. Uso de datos de colecciones mastozoológicas. C. Lorenzo, E. Espinoza, M. Briones & F. A. Cervantes (eds.) In: Colecciones mastozoológicas de México, pp 177-186. Instituto de Biología, UNAM y AMMAC, México.
- MARTÍNEZ-VILLEDA, E., 2006. Efecto del cambio climático en la distribución espacio-temporal de dos lagomorfos en México. Tesis de Maestría. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- MCAULLIFFE, J. R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: Competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64: 319-321.
- MINCKLEY, R. L., CANE, J. H. & L. KERVIN. 2000. Origins and ecological consequences of pollen specialization among desert bees. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 267: 265– 271.
- MILLER, R. E. & L. F. HUENNEKE. 1996. Size decline in *Larrea tridentata* (creosotebush). *Southwestern Naturalist* 41: 248-250.
- MILLER, R. E. & L. F. HUENNEKE. 2000. The relationship between density and demographic variation within a population of *Larrea tridentata*. *The Southwestern Naturalist* 45: 313-21.

- NAGY, K. & M. J. GRUCHACZ. 1994. Seasonal water and energy metabolism of the desert-dwelling kangaroo rat (*Dipodomys merriami*). *Physiological Zoology* 67:1461–1478.
- NEW, M., HULME, M. & P. D. JONES. 1999: Representing twentieth century space-time climate variability. Part 1: development of a 1961-90 mean monthly terrestrial climatology. *Journal of Climate* 12: 829-856.
- NEWTON, H., CLARK, G.R., EDWARDS & D.J. ROSS. 2001. Experimental confirmation of ecosystem model predictions comparing transient and equilibrium plant responses to elevated atmospheric CO₂. *Ecology Letters* 4: 344-347
- PARMESAN, C. 1996. Climate and species' range. *Nature* 382: 765-766.
- PARMESAN, C., NILS, R., STEFANESCU, C., HILL, J.K., THOMAS, D., DESCIMON, H., HUNTLEY, B., KAILA, L., KULLBERG, J., TAMMARU, T., TENNENT, W. J., THOMAS, J. A. & M. WARREN. 1999. Polewards shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399: 579-583.
- PEARSON, R. G., DAWSON, T. P., BERRY, P. M. & P. A. HARRISON. 2002. Species: a spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling* 154: 289-300.
- PEARSON, R. G., THUILLER, W., ARAÚJO, M. B., BROTONS, L., MARTINEZ-MEYER, E., MCCLEAN, C., MILES, L., SEGURADO, P., DAWSON, T. P. & D. LEES. 2006. Model-based uncertainty in species' range prediction. *Journal of Biogeography* 33: 1704-1711.
- PETERSON, A. T., SOBERÓN, J. & V. SÁNCHEZ-CORDERO. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- PETERSON, A. T., ORTEGA-HUERTA, M. A., BARTLEY, J., SÁNCHEZ-CORDERO, J., SOBERÓN, J., BUDDEMEIER, R. H. & D. R. B. STOCKWELL. 2002. Future projections form Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416: 626-629.
- PILBEAM, J. & D. BOWDERY. 2005. *Ferocactus*. British Cactus and Succulent Society, Castle Colour, Norwich, U. K.
- PITELKA, L. F. 1997. Plant migration and climate change. *American Scientist* 85: 464–473.
- POUNDS, J. A., FOGDEN, M. P. L & J. H. CAMPBELL. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398: 611-615.
- RAXWORTHY, C. J., MARTÍNEZ-MEYER, E., HORNING, N., NUSSBAUM, R. A.; SCHNEIDER, G. E. ORTEGA-HUERTA M. A. & A. T. PETERSON. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* 426:837-841.
- SALGADO-UGARTE, I. H. 2002. Suavización no paramétrica para análisis de datos. FES Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma México.

- SILVERTOWN, J. 1992. Plant population ecology. Longman Scientific & Technical. New York.
- SIMPSON, B. B., NEFF, J. C. & A. R. MOLDENKE. 1977. Reproductive systems of *Larrea*. In T. J. Mabry, J. H. Hunziker & D. R. DeFeo, Jr. (eds.) Creosote bush: biology and chemistry of *Larrea* in the New World deserts, pp 92–114. Dowden, Hutchinson, and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, USA.
- SOKAL, R. & F. ROHLF. 1995. Biometry. W. H. Freeman and Company, New York, USA.
- STATA CORPORATION, 1999. Stata Statistical Software: Release 6.0 College Station, TX. Stata Corporation.
- STOCKWELL, D. R. B. & I. R. NOBLE. 1991. Induction of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* 32: 249-254.
- STOCKWELL, D. R. B. & D. PETERS. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographic Information Science* 13: 143-158.
- TÉLLEZ-VALDÉS, O., DÁVILA-ARANDA, P. & R. LIRA-SAADE. 2006. The Effects of Climate Change on the Long-Term Conservation of *Fagus grandifolia* var. *mexicana*, an Important Species of the Cloud Forest in Eastern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15:1095–1107.
- THOMAS, C. D. & J. J. LENNON. 1999. Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399: 213.
- THOMAS, C. D., WILLIAMS, S. E., CAMERON, A., GREEN, R. E., BAKKENES, M., BEAUMONT, L. J., COLLINGHAM, Y. C., ERASMUS, B. F. N., DE SIQUEIRA, M. F., GRAINGER, A., HANNAH, L., HUGHES, L., HUNTLEY, B., VAN JAARSVELD, A. S., MIDGLEY, G. F., MILES, L., ORTEGA-HUERTA, M. A., PETERSON, A. T. & O. L. PHILLIPS. 2004. Thomas et al. reply. *Nature*, 430:1-2.
- THUILLER, W. 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology* 10: 2020-2027
- THUILLER W, ARAUJO M. B. & S. LAVOREL. 2003. Generalized Models versus Classification Tree Analysis: a comparative study for predicting spatial distributions of plant species at different scales. *Journal of Vegetation Science* 14, 669-680.
- THUILLER, W., LAVOREL, S. & M. B. ARAUJO. 2005. Niche properties and geographic extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography* 14: 347-357
- THUILLER, W., MIDGLEY, G.F., ROUGET, M. & R. M. C. COWLING. 2006. Predicting patterns of plant species richness in megadiverse South Africa. *Ecography*. 29: 733-744

- VALIENTE-BANUET, A. & E. EZCURRA. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetezo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79:961-971.
- VASEK, F. C. 1980. Creosote bush: long-lived clones in the Mojave Desert. *American Journal of Botany* 67(2): 246-255.
- WALTHER, G.-R., POST, E., CONVEY, P., MENZEL, A., PARMESAN, C., BEEBEE, T.J.C., FROMENTIN, J.-M., HOEGH-GULDBERG, O. & F., BAIRLEIN. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395.
- WARREN, M. S.; HILL, J. K.; THOMAS, J. A.; ASHER, J.; FOX, R.; HUNTLEY, B.; ROY, D. B.; TELFER, M. G.; JEFFCOATE, S.; HARDING, P.; JEFFCOATE, G.; WILLIS, S. G.; GREATOREX-DAVIES, J. N.; MOSS, D. & C. D. THOMAS. 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* 414: 65-69.

CAPÍTULO III

EFFECTO DE LA DEFORESTACIÓN Y EL CALENTAMIENTO GLOBAL EN LA DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES ENDÉMICAS. PROYECCIONES AL FUTURO

Effects of Land-Cover Transformation and Climate Change on the Distribution of Two Microendemic Lizards, Genus *Uma*, of Northern Mexico

CLAUDIA BALLESTEROS-BARRERA,¹ ENRIQUE MARTÍNEZ-MEYER,^{1,2} AND HÉCTOR GADSDEN³

¹Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, Ciudad Universitaria
Código Postal 04510, Apartado Postal, 70-153, D. F México

³Instituto de Ecología, A. C.-Centro Regional Chihuahua, Km. 33.3 Carretera, Chihuahua-Ojinaga, Ciudad Aldama,
Código Postal 32900, Apartado Postal 28, Chihuahua, México

ABSTRACT.—Two species of the Fringe-Toed Lizard, *Uma exsul* and *Uma paraphygas*, are restricted to small areas of sand dunes in the Chihuahuan Desert, where land cover transformation has increased dramatically in recent years and future climatic changes are expected to be severe. The current geographic distribution of each species was estimated by ecological niche modeling using the Genetic Algorithm for Rule-set Prediction (GARP). A recent land-use map was used to determine areas where habitat has been transformed by human activities, and niche models were projected under two simulated climatic scenarios and for two periods of time (2020 and 2050) to estimate their future potential distributions. Results indicate a high degree of anthropogenic habitat transformation within the distribution of *U. exsul*, and an important reduction of its distribution by 2050. For *U. paraphygas* land cover transformation is less severe, but a complete collapse of its current distributions is expected in the future because of climate change. Despite the uncertainty involved, the general trends seem highly feasible and immediate conservation actions are recommended.

Although natural fluctuations and local extinctions are common in reptilian populations, increasing evidence indicates a severe decline worldwide during the last two decades (Gibbons et al., 2000). In countries with high biological diversity, this situation must be of major concern. Mexico is highly diverse (Mittermeier and Goettsch, 1992), holding 804 species of reptiles, many of them endemic (Flores and Canseco-Márquez, 2004). Accelerated rates of habitat loss—an estimated 250,000 ha/yr (FAO, 2001)—place many of these at risk (see www.ine.gob.mx). Furthermore, current global warming affects diverse aspects of the natural history and biogeography of species (Parmesan, 1996; Parmesan and Yhoo, 2003), including reptiles (e.g., Janzen, 1994). Since the warming trend is expected to continue at even higher rates during the 21st century (IPCC, 2007), it becomes important to develop methods to anticipate such alterations.

Ecological niche modeling (ENM) is a research tool developed to produce spatially explicit distributional hypotheses for species (Araújo and Guisan, 2006). ENM has been used to successfully predict the potential distribution of species in transformed compared to untransformed habitat (Sánchez-Cordero et al., 2005), as well as to model past and future distributional

shifts caused by climate change (Peterson et al., 2001, 2002; Martínez-Meyer, 2005). With this approach, distributional shifts caused by climatic change or habitat transformation can be estimated based on the environmental envelope that a species occupies (Martínez-Meyer, 2005).

Reptiles' responses to land-cover transformation or climate change have been poorly explored (e.g., Janzen, 1994; Gibbons et al., 2000; Araújo et al., 2006). However, it is reasonable to expect that species with higher environmental specialization and more restricted distributional ranges would be more vulnerable to changes in their habitat compared to wide-ranging generalist species, causing in extreme cases the extinction of populations or species (Pounds et al., 1999; Ballesteros-Barrera et al., 2004).

Fringe-Toed Lizards of the genus *Uma* are confined to sand deposits (Norris, 1958; Commins and Savitzky, 1973) in the southwestern United States and northern Mexico. Species of this genus in the United States have been studied extensively (Mosauer, 1935; Mayhew, 1965; Pough, 1969), in marked contrast to the two Mexican endemic species, *Uma exsul* and *Uma paraphygas* (Schmidt and Bogert, 1947; Gadsden et al., 1993, 2006; Gadsden and Palacios-Orona, 1997). Anthropogenic habitat conversion added to prolonged and recurrent drought processes have drastically affected these species, resulting in a reduction of effec-

²Corresponding Author. E-mail: emm@ibiologia.unam.mx

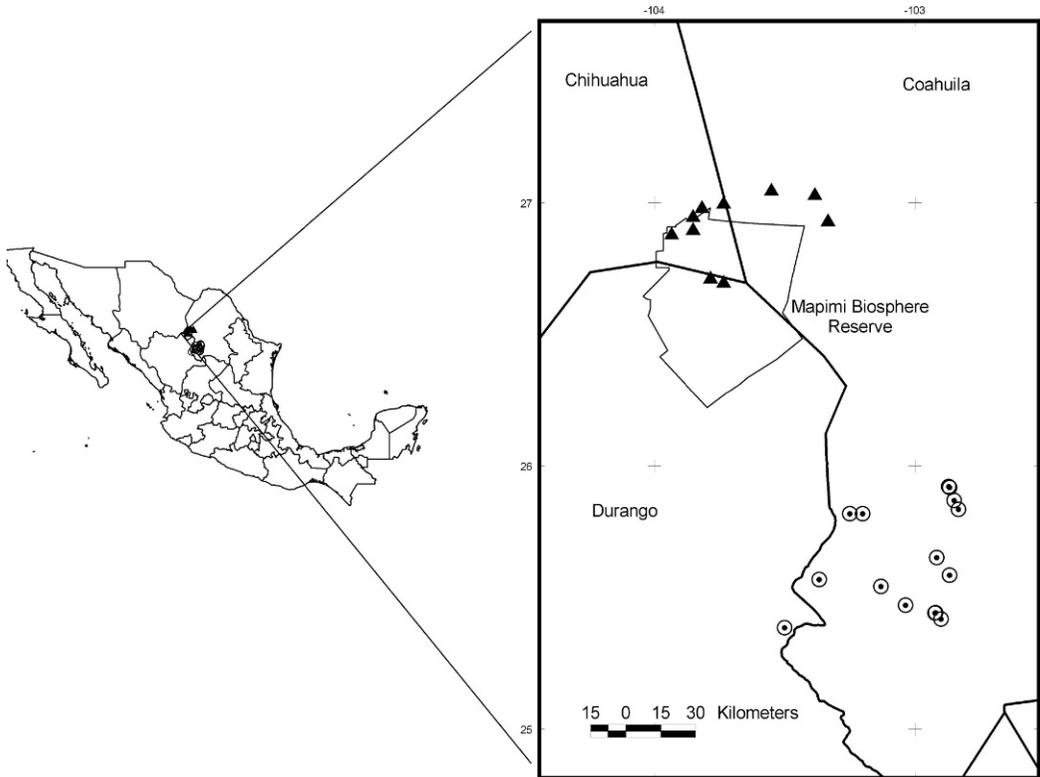


FIG. 1. Known occurrences of *Uma exsul* (open circles) and *Uma paraphygas* (black triangles) in the Chihuahuan Desert. The localities were gathered from scientific collections and from published records.

tive population sizes and a high degree of inbreeding, placing these species in danger of extinction but without a strategy to conserve their limited habitat (Gadsden et al., 2001).

In this paper, we use an ecological niche modeling approach and Geographic Information Systems (GIS) techniques to evaluate the impacts of habitat conversion by human activities and the effects of global climate change expected for the next 20 and 50 yr on the geographic distribution of *U. exsul* and *U. paraphygas*.

MATERIALS AND METHODS

Species under study.—*Uma exsul* and *U. paraphygas* are both endemic to the central Chihuahuan Desert, in northern Mexico. They have highly restricted geographic distributions: *U. exsul* is found in extreme southwestern Coahuila, in the Viesca and Bilbao dunes, whereas *U. paraphygas* inhabits southeastern Chihuahua and Laguna del Rey in Coahuila (Fig. 1; Morafka, 1977). Both species present extremely low genetic variation, reduced vagility, and low effective population size (Gadsden et al., 1993). According to the Mexican Official Norm (NOM-059-ECOL-2001), both species are considered at

risk: *U. paraphygas* is listed as endangered and *U. exsul* is subject to special protection.

Modeling species' distributions.—Several methods have been developed to model the ecological niche and predict the geographic distribution of a species (Elith et al., 2006). These approaches combine occurrence data (georeferenced localities) with environmental variables (GIS raster layers) to develop a model of the ecological niche of species that is the set of environmental conditions suitable for the long-term survival of the population of species (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957). These conditions are located onto a geographic landscape in order to identify areas of current potential distribution (Nix, 1986; Stockwell and Peters, 1999; Peterson et al., 2001) and can be projected also onto past and future scenarios (Téllez-Valdés and Dávila-Aranda, 2003; Martínez-Meyer, 2005). Models generated are based solely on environmental factors and do not take into account biotic or historical factors, which may prevent species from occupying their distributional potential in full; thus, produced maps should be considered potential distribution models rather than historic/actual distribution maps (Soberón and Peterson, 2005).

We use the Genetic Algorithm for Rule-set Prediction (GARP) to develop the models; the details of the method have been described in Stockwell and Peters (1999). This method has high predictive ability and robustness in modeling species' distributions even at relatively low sample sizes (Peterson and Cohoon, 1999; Stockwell and Peterson, 2002). GARP is a genetic algorithm that produces iteratively a series of rules that define the ecological conditions under which the species lives, evaluates them, induces changes to the rules in a genetic fashion (i.e., through point mutations and crossovers), re-evaluates them, and incorporates or rejects additional rules depending on their performance. Finally, the model generated in ecological space is projected onto a geographic space, resulting in a binary map of presence/absence of the species.

Distribution models were generated using different environmental surfaces: (1) topographic data (U.S. Geological Survey; <http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/>); (2) soil type (INIFAP-CONABIO, 1995; available at www.conabio.gob.mx); and (3) 19 bioclimatic parameters kindly provided by Oswaldo Téllez-Valdés (tellez@servidor.unam.mx), url: . Projections of future distributions were based on the same topographic and edaphic data and estimates of the bioclimatic parameters for the next 20 and 50 yr, using two scenarios from the Canadian Climate Centre (http://www.ipcc-data.org/sres/gcm_data.html): one conservative (CGCM2 SRES B2) and one liberal (CGCM2 SRES A2). The different scenarios depend on different future atmospheric compositions resulting from different assumptions regarding world development. The A2 scenario is described as "a very heterogeneous world." The underlying theme is that of strengthening regional cultural identities, high population growth, and less concern for rapid economic development. This scenario, yields global increases in temperatures predicted for 2,100 of 3.0–5.2°C. The B2 scenario is described as "a world in which the emphasis is on local solutions to economic, social, and environmental sustainability." This scenario results in a range of 2.1–3.9°C increases (IPCC, 2001). All maps for the present and future were resampled to a spatial resolution of 30 arc sec (~1 km²). After models were produced, we used a digital map from the Inventario Nacional Forestal 2000 (IGUNAM-INEGI, 2001) as the basis for current land use and vegetation. Habitats transformed into agrosystems and rural or urban settlements were eliminated from current and future distribution models because we considered that these constitute unsuitable habitat for the species, and we assumed that they will not be

retransformed to undisturbed conditions in the next decades.

In contrast to studies of other species (Peterson et al., 2001; Parra-Olea et al., 2005), our projections assumed inability of either species to disperse outside their current range because these lizards are specialized and restricted exclusively to dunes, and their vagility is very low (Gadsden et al., 1993; Castañeda-Gaytán et al., 2004). Thus, projections assume that species would inhabit only those portions of their present distributional areas that remain habitable.

Finally, to estimate which climatic variables are more relevant to determine the current geographic distribution of species in the models, a jackknife analysis was carried out using the Maximum Entropy software (MaxEnt). In this procedure, each variable is excluded at a time, and a model is created with the remaining variables. Then, a model is created using each variable in isolation (Phillips et al., 2006).

RESULTS

Distributional data are represented by 17 and 10 unique localities for *U. exsul* and *U. paraphygas*, respectively, which were gathered from scientific collections (Museum of Zoology "Alfonso L. Herrera," UNAM, Mexico; Herpetological Collection, California Academy of Sciences; Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley) via the Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB; www.conabio.gob.mx/remib/); and from published records (Commings and Savitzky, 1973; Morafka, 1977).

Although sample sizes for both species were small, models produced were acceptably accurate. Results of the ENM generated for each species (Table 1, Fig. 2) had high statistical significance ($\chi^2 = 60.1$, d.f. = 1, $P < 0.0001$ and $\chi^2 = 18.52$, d.f. = 1, $P < 0.0001$ for *U. exsul* and *U. paraphygas*, respectively). This predictive ability is observed in the zero omission error registered in the 10 best-subset models for both species, as well as the fact that the areas obtained for the current distribution do not show high overprediction, as compared to the known distribution. Previous studies have developed reliable distribution models with less than 20 record points as well (Anderson and Martínez-Meyer, 2004; Ortega-Huerta and Peterson, 2004).

Estimated potential distribution area for *U. paraphygas* is 1,546 km²; this area is slightly reduced when areas that have been transformed are removed (Table 1). Furthermore, about 47%

TABLE 1. Current distribution, habitat loss caused by anthropogenic habitat conversion, and predicted future distributional area of *Uma exsul* and *Uma parapygas*, using two climatic scenarios drawn from the Canadian Climate Centre, CGCM2 SRES B2 and CGCM2 SRES A2 for two periods of time, 2020 and 2050. All values are in km².

	<i>Uma exsul</i>	<i>Uma parapygas</i>
Current distribution	5,151	1,546
Area already lost	2,278	82
Predicted Potential distribution SRE B2 in 2020	1,741	593
Predicted Potential distribution SRE A2 in 2020	1,247	396
Predicted Potential distribution SRE B2 in 2050	845	0
Predicted Potential distribution SRE A2 in 2050	705	0

of the distribution of the species is officially protected by the Mapimí Biosphere Reserve (Fig. 2E). In comparison, the current potential distribution of *U. exsul* is 5,151 km² but has experienced a strong transformation because of human activities, mainly, agriculture and human settlement; according to the land-use map, 44% of the area has been converted (Table 1, Fig. 2A).

Strong climatic changes are projected to occur in the central Chihuahuan Desert in the coming decades, particularly in the period 2020–2050. According to the two scenarios, an increase of around 2°C and a very important reduction of rainfall are expected in the region by 2050, being more drastic in the distributional area of *U. parapygas* (Table 2).

Effects of these climatic changes are expected to affect dramatically the geographic distribution of both species, but results are variable depending on the scenario. In general, B2 scenarios were less drastic for both species in either time period. Under this scenario, a 40% reduction of the modeled range of *U. exsul* and 60% of *U. parapygas* is expected by 2020, whereas under the A2 scenario reductions of 57% and 73%, respectively, are expected for the same time period. In 2050, the picture looks even worse, since 70% and 75.5% of the distributional area of *U. exsul* is predicted to be lost under B2 and A2, respectively, and the whole range of *U. parapygas* is expected to collapse under both scenarios (Table 1, Fig. 2).

DISCUSSION

This is one of the first efforts to evaluate the possible future consequences of two main drivers of current global change—habitat destruction and climate change—on the distribution of endemic reptiles in Mexico. In the case of *U. exsul* and *U. parapygas*, their very specific adaptations to the dune ecosystem, in addition to their low vagility, reduces the likelihood of migration to sites where these dune conditions can be maintained (Gadsden, 1997). The scant

vegetative diversity and cover in these sandy ecosystems makes them particularly vulnerable to the multiple alterations to which they are being subjected.

Destruction of the habitat of *U. exsul* by diverse factors (e.g., urbanization, agricultural use, cattle ranching) is very serious. The spatial analysis followed in this study allowed a range-wide picture of the problem, detecting that the major portion of suitable habitat of *U. exsul* is located in the middle of the “Comarca Lagunera” area, one of the most important textile, agricultural, and industrial regions in northern Mexico, bordered by large human settlements, like Torreón, Gómez Palacio, and Lerdo. In addition to the high human density in the area, roads are also considered an important part of the problem. Highways and roads are major contributors to habitat fragmentation because they divide continuous landscapes into smaller patches and convert interior habitat into edge habitat (Noss and Cooperrider, 1994). According to our results, almost 44% of *U. exsul* distributional area has been recently lost because of habitat transformation, and this threat is exacerbated by the fact that there is no formal protection of any region within its current range. In addition to this, expectations of climatic changes in the region indicate that only between 24.5% and 29.4% of the remaining current range will continue to be habitable by 2050.

The situation for *U. parapygas* does not appear to be less dire. Despite habitat conversion that has so far been less extensive (only 5.5% of its current range has been drastically transformed) and protection of at least some populations within the Mapimí Reserve (Fig. 2E), both climate change scenarios indicate the complete collapse of the suitable area by 2050. This is mainly the result of a predicted drastic drop in rainfall levels during the summer and winter and a spring temperature rise in the period 2020–2050. These parameters were the main driving factors determining the distribution of this species, according to the jackknife analysis (Table 2).

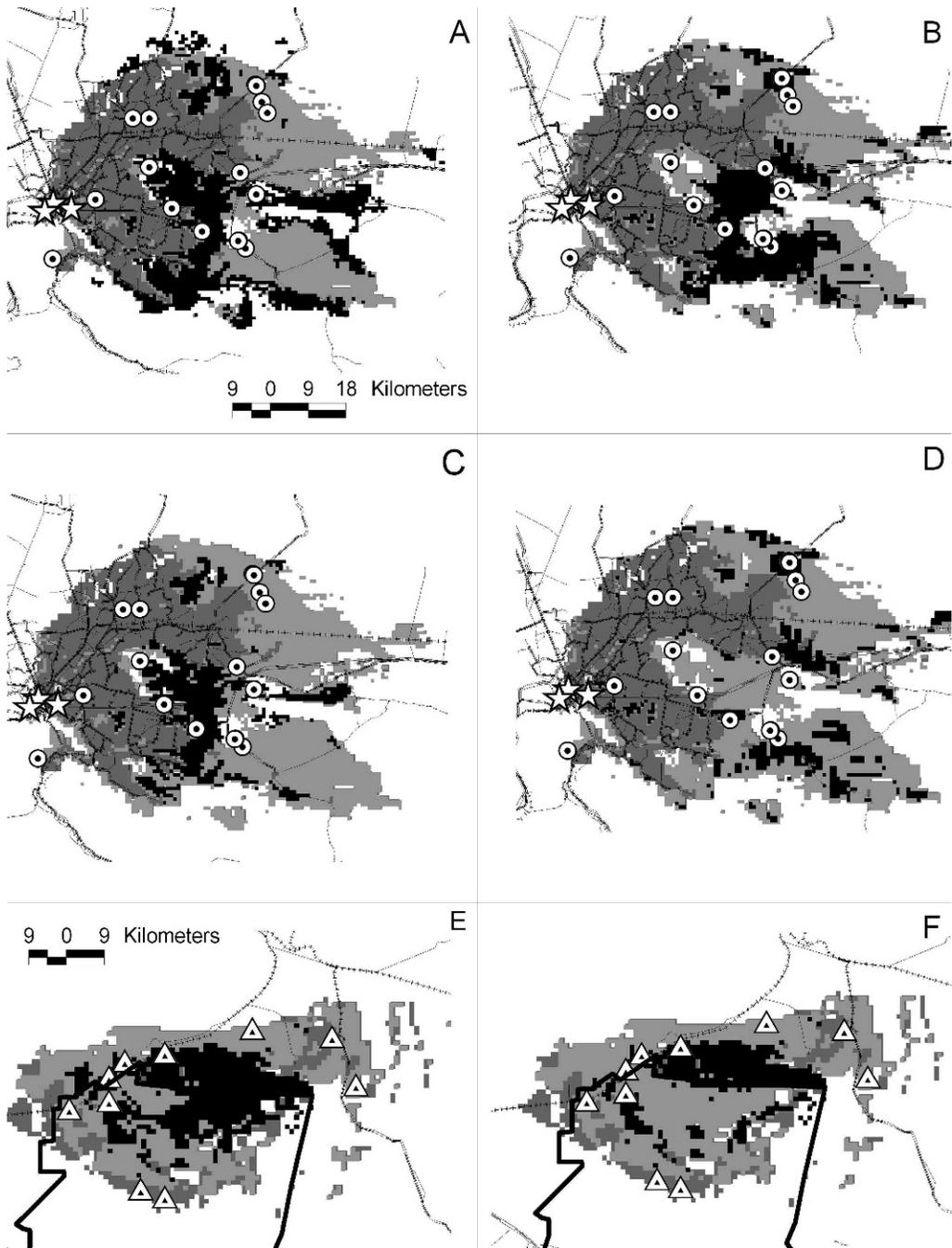


FIG. 2. Potential distributions models of *Uma exsul* for (A) conservative climate change scenario (SRES B2) for 2020, (B) liberal climate change scenario (SRES A2) for 2020, (C) SRES B2 for 2050, and (D) SRES A2 for 2050, and of *Uma paraphygas* for (E) SRES B2 for 2020, and (F) SRES A2 for 2020. The whole distributional range for 2050 under the two climatic scenarios is expected to disappear for 2050; thus, maps are not shown in the figure. Colors correspond to light-grey = distributional areas lost by habitat conversion; dark-grey = current potential distribution, black = predicted distribution remaining in future. Black border indicates the Biosphere Reserve of Mapiquí, black and grey lines area highways and roads, white stars are main cities.

TABLE 2. Average and standard deviation values of the main bioclimatic parameters that determine the distribution of *Uma exsul* (top of each cell) and *Uma parapygas* (bottom of each cell) according to the jackknife analysis. The values shown are for the present and the next 20 and 50 yr, using two climatic scenarios, the conservative (CGCM2 SRES B2) and the liberal (CGCM2 SRES A2).

Bioclimatic Parameters	Present	SRES B2 2020 yr	SRES A2 2020 yr	SRES B2 2050 yr	SRES B2 2050 yr
Annual mean temperature (°C)	20.5 ± 1.4	21.2 ± 1.5	21.3 ± 1.6	20.2 ± 1.5	22.3 ± 1.4
	18.4 ± 2.2	19.2 ± 1.8	19.3 ± 1.9	19.5 ± 1.6	20.3 ± 2
Maximum temperature of the warmest period (°C)	35.8 ± 4.7	37.1 ± 4.7	37 ± 4.7	37.7 ± 4.7	38.2 ± 4.8
	33.6 ± 5.6	34.8 ± 5.7	34.9 ± 5.	35.5 ± 5.4	36 ± 5.6
Precipitation of the driest period (mm)	2.01	0	0	0	0
	1	0	0	0	0
Mean precipitation of the driest quarter (mm)	2.1 ± 0.3	0	0	0	0
	4.6 ± 0.5	0	0	0	0
Mean precipitation of the warmest quarter (mm)	26.3 ± 5.1	6.5 ± 2	1.3 ± 1.2	5.4 ± 2.9	1.2 ± 1.6
	47.5 ± 3.4	17.6 ± 3.3	9.5 ± 1.3	9.6 ± 2	8 ± 1.5
Mean precipitation of the coldest quarter (mm)	6.2 ± 0.4	0	0	0	0
	8.9 ± 0.7	1	0	0	0

In general, possible responses of species to climate change include niche tracking and adaptation (Holt, 1990). When species are vagile enough, individuals are able to move relatively long distances in search for suitable areas. Alternatively, if species are capable of rapid evolutionary change, or have a wide range of physiological tolerances, adjustments to changing conditions may be possible. Failing both, extinction is the likely result (Holt, 1990). Unfortunately, the current warming event is causing highly accelerated climatic changes (IPCC, 2007). Coupled with the fact that both *Uma* species have extremely low genetic variation, reduced vagility, and low population sizes (Gadsden et al., 1993), the two species appear to be facing a critical situation in the near future. This has been observed for several other herptile species elsewhere. For example, since 1987, 20 of the 50 amphibians species that live in the cloud forest of Monteverde, Costa Rica, including the endemic Golden Frog (*Bufo periglenes*), as well as lizards of the genus *Anolis* have disappeared because of the increase of temperature and reduction in humidity (Schneider, 1999).

Our results indicate that both species face a critical situation, although for different reasons. *Uma exsul* is currently at a higher risk because of habitat transformation. This merits a serious and critical review for formal protection of dunes in this area and possibly the elevation of its current conservation status from "special protection" to "critically endangered." According to recent field studies, some realistic conservation strategies include ecotouristic activities and allocation of critical areas for conservation and research considering the potential effects of climate change, involving the active participation of local people and a strong

communication campaign (Gadsden et al., 2001). Conversely, *U. parapygas* seems to be at a higher risk in the future as a consequence of climate change. In this case, an ex situ conservation program coupled with protection of areas that consider the potential effects of climatic alterations seems appropriate (Williams et al., 2005; Martínez-Meyer et al., 2006).

A word of caution regarding our results is pertinent here. Different sources of uncertainty may be affecting our estimations. While ecological niche modeling predicts potential geographic distributions of species, certain areas may not be occupied currently because of factors external to the model, such as historical constraints, species interactions, geographic barriers and changes in land use patterns (Anderson et al., 2003; Sánchez-Cordero et al., 2005). In this case, modeled distribution area may be overestimating the actual distributional range of species, since both lizards inhabit highly specific dune environments within the area. For example, recent field studies for *U. exsul* estimated around 170 km² of remaining dune habitat (López-Corrujedo, 2004). Furthermore, future scenarios hold an important deal of uncertainty (Murphy et al., 2004). Also, desertification of some areas in the Chihuahuan Desert might increase the current cover of sand dunes, but this is totally unknown. Finally, ecological niche modeling algorithms involve some level of uncertainty that is exacerbated in projections to simulated scenarios (Pearson et al., 2006). Our work nonetheless provides support to the general trends obtained. We consider that our results are a valid coarse-grain approximation, which provide an "early warning" of a likely outcome if current land-use activities and climatic trends continue.

Acknowledgments.—We thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) and the Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) for supporting CB-B with a doctoral scholarship. Special thanks to D. J. Hafner, H. López Corrujedo, E. Ballesteros, G. Perry, and two anonymous reviewers for valuable comments that greatly improved an earlier version of this manuscript.

LITERATURE CITED

- ANDERSON, R. P., AND E. MARTÍNEZ-MEYER. 2004. Modelling species geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation* 116:167–179.
- ANDERSON, R. P., D. LEW, AND A. T. PETERSON. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162:211–232.
- ARAÚJO, M. B., AND A. GUISAN. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33:1677–1688.
- ARAÚJO, M. B., W. THULLER, AND R. G. PEARSON. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33:1712–1728.
- BALLESTEROS-BARRERA, C., O. HERNÁNDEZ, C. GONZÁLEZ-SALAZAR, AND E. MARTÍNEZ-MEYER. 2004. Modelado del nicho ecológico para especies con distribución restringida: implicaciones para su conservación. Resúmenes de la VIII Reunión Nacional de Herpetología Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco. México.
- CASTAÑEDA-GAYTÁN, G., C. GARCÍA-DE LA PEÑA, AND D. LAZCANO. 2004. Notes on herpetofauna of the sand dunes of Viesca, Coahuila, Mexico: Preliminary list. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 39:65–68.
- COMMINS, M. L., AND A. H. SAVITSKY. 1973. Field observations on a population of the sand lizard *Uma exsul*. *Journal of Herpetology* 7:51–53.
- ELITH, J., C. H. GRAHAM, R. P. ANDERSON, M. DUDIK, S. FERRIER, A. GUISAN, R. J. HIJMANS, F. HUETTMANN, J. R. LEATHWICK, A. LEHMANN, J. LI, L. G. LOHMANN, B. A. LOISELLE, G. MANION, C. MORITZ, M. NAKAMURA, Y. NAKAZAWA, J. M. OVERTON, A. T. PETERSON, S. J. PHILLIPS, K. RICHARDSON, R. SCACHETTI-PEREIRA, R. E. SCHAPIRE, J. SOBERÓN, S. WILLIAMS, M. S. WISZ, AND N. E. ZIMMERMAN. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129–151.
- FAO (ORGANIZATION FOR FOOD AND AGRICULTURE OF THE UNITED NATIONS). 2001. Global forest resources assessment. ISSN 0258–6150, FAO Forestry Paper 140. Electronically published on the internet, URL: <http://www.fao.org/forestry/fo/fra/index.jsp>.
- FLORES, O., AND L. CANSECO-MÁRQUEZ. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* 20:115–144.
- GADSDEN, H. E. 1997. Autoecología de las lagartijas de arena *Uma parapygas* y *Uma exsul* (Sauria: Phrynosomatidae) en las dunas del Bolsón de Mapimí. Informe final del Proyecto L173. Electronically published on the internet, URL: www.conabio.com.
- GADSDEN, H. E., AND L. E. PALACIOS-ORONA. 1997. Seasonal dietary patterns of the Mexican Fringe-Toed Lizard (*Uma parapygas*). *Journal of Herpetology* 31:1–9.
- GADSDEN, H. E., F. R. MÉNDEZ DE LA CRUZ, R. GIL-MARTÍNEZ, AND G. CASAS-ANDREU. 1993. Patrón reproductor de una lagartija (*Uma parapygas*) en peligro de extinción. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 5:42–50.
- GADSDEN, H. E., H. LÓPEZ-CORRUJEDO, J. L. ESTRADA-RODRÍGUEZ, AND U. ROMERO-MÉNDEZ. 2001. Biología poblacional y conservación de la lagartija de arena de Coahuila, México, *Uma exsul*. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 9:51–66.
- GADSDEN, H. E., M. DAVILA-CARRAZCO, AND R. GIL-MARTÍNEZ. 2006. Reproduction in the arenicolous Mexican lizard *Uma exsul*. *Journal of Herpetology* 40:117–122.
- GIBBONS, J. W., D. E. SCOTT, T. J. RYAN, K. A. BUHLMANN, T. D. TUBERVILLE, B. S. METTS, J. L. GREENE, T. MILLS, Y. LEIDEN, S. POPPY, AND C. T. WINNER. 2000. The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians. *BioScience* 50:653–661.
- GRINNELL, J. 1917. Field test of theories concerning distributional control. *American Naturalist* 51:115–128.
- HOLT, R. D. 1990. The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology and Evolution* 5:311–315.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415–427.
- IGUNAM-INEGI (INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO, INSTITUTO NACIONAL DE GEOGRAFÍA E INFORMÁTICA). 2001. Inventario Nacional Forestal 2000. Scale 1:250,000. IGUNAM-INEGI, Mexico City, Mexico.
- INIFAP-CONABIO (INSTITUTO NACIONAL DE INVESTIGACIONES FORESTALES Y AGROPECUARIAS, COMISIÓN NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD) 1995. Edafología. Scale 1:250,000. and 1:1,000,000. INIFAP-CONABIO, Mexico City, Mexico.
- IPCC (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE). 2001. *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge.
- IPCC (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE). 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC Secretariat, Geneva, Switzerland.
- JANZEN, F. J. 1994. Climate change and temperature dependent sex determination in reptiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91:7487–7490.
- LÓPEZ-CORRUJEDO, H. 2004. Variabilidad espacial y temporal de los sistemas de dunas en el suroeste de Coahuila, México. Unpubl. master's thesis. Universidad Juárez del Estado de Durango. Facultad de Agricultura y Zootecnia. División de Estudios de Posgrado, México.
- MARTÍNEZ-MEYER, E. 2005. Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions. *Biodiversity Informatics* 2:42–55.

- MARTÍNEZ-MEYER, E., A. T. PETERSON, J. I. SERVÍN, AND L. F. KIFF. 2006. Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx* 40:11–418.
- MAYHEW, W. W. 1965. Reproduction in the sand-dwelling lizard *Uma inornata*. *Herpetologica* 21:39–55.
- MITTERMEIER, R., AND C. GOETTSCH. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. In J. Sarukhán and R. Dirzo (eds.), *México ante los retos de la biodiversidad*, pp. 57–62. Conabio, D.F., México.
- MORAFKA, D. J. 1977. A Biogeographical Analysis of the Chihuahuan Desert through Its Herpetofauna. *Biogeographica*. Vol. IX. Dr. W. Junk, B.V., The Hague, The Netherlands.
- MOSAUER, W. 1935. The reptiles of the sand dune area and its surroundings in the Colorado Desert, California: a study in habitat preference. *Ecology* 16:13–27.
- MURPHY, J. M., D. M. SEXTON, D. N. BARNETT, G. S. JONES, M. J. WEBB, M. COLLINS, AND D. A. STAINFORTH. 2004. Quantification of modelling uncertainties in a large ensemble of climate change simulations. *Nature* 430:768–772.
- NIX, H. A. 1986. A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. In R. Longmore (ed.), *Atlas of Elapid Snakes*, pp. 4–15. Australian Flora and Fauna Series No. 7.
- NORRIS, K. S. 1958. The evolution and systematics of the iguana genus *Uma* and its relation to the evolution of other North American desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 114:247–326.
- NOSS, R. F., AND A. Y. COOPERRIDER. 1994. *Saving Nature's Legacy: Protecting and Restoring Biodiversity*. Defenders of Wildlife and Island Press, Washington, DC.
- ORTEGA-HUERTA, M. A., AND A. T. PETERSON. 2004. Modelling spatial patterns of biodiversity for conservation prioritization in north-eastern Mexico. *Diversity and Distributions* 10:39–54.
- PARMESAN, C. 1996. Climate and species range. *Nature* 382:765–766.
- PARMESAN, C., AND G. YOHE. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37–42.
- PARRA-OLEA, G., E. MARTÍNEZ-MEYER, AND G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN. 2005. Forecasting climate change effects on salamander distribution in the highlands of central Mexico. *Biotropica* 37:202–208.
- PEARSON, R. G., W. THUILLER, M. B. ARAÚJO, L. BROTONS, E. MARTÍNEZ-MEYER, C. MCCLEAN, L. MILES, P. SEGURADO, T. P. DAWSON, AND D. LEES. 2006. Model-based uncertainty in species' range prediction. *Journal of Biogeography* 33:1704–1711.
- PETERSON, A. T., AND K. C. COHOON. 1999. Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecological Modelling*, 117:159–164.
- PETERSON, A. T., J. SOBERÓN, AND V. SÁNCHEZ-CORDERO. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285:1265–1267.
- PETERSON, A. T., V. SÁNCHEZ-CORDERO, J. SOBERÓN, J. BARTLEY, R. W. BUDDEMEIER, AND A. G. NAVARRO-SIGÜENZA. 2001. Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modelling* 144:21–30.
- PETERSON, A. T., M. A. ORTEGA-HUERTA, J. BARTLEY, V. SÁNCHEZ-CORDERO, J. SOBERÓN, R. H. BUDDEMEIER, AND D. R. B. STOCKWELL. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416:626–629.
- PHILLIPS, S. J., R. P. ANDERSON, AND R. E. SCHAPIRE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231–259.
- POUGH, F. H. 1969. Physiological aspects of the borrowing of sand lizard (*Uma*, Iguanidae) and other lizards. *Comparative Biochemistry and Physiology* 31:868–884.
- POUNDS, J. A., M. P. L. FOGDEN, AND J. H. CAMPBELL. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398:611–615.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V., P. ILLOLDI-RANGEL, M. LINAJE, S. SARKAR, AND A. T. PETERSON. 2005. Deforestation and Extant Distributions of Mexican Endemic Mammals. *Biological Conservation* 126:465–473.
- SCHNEIDER, S. H. 1999. Amphibian declines in the cloud forest of Costa Rica: responses to climate change? USGCRP Seminar, 29 September 1999.
- SCHMIDT, K. P., AND C. M. BOGERT. 1947. A new fringe-footed sand lizard from Coahuila, México. *American Museum Novitates* 1139:1–7.
- SOBERÓN, J., AND A. T. PETERSON. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1–10.
- STOCKWELL, D. R., AND D. PETERS. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 32:143–158.
- STOCKWELL, D. R., AND A. T. PETERSON. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling* 148:1–13.
- TÉLLEZ-VALDÉS, O., AND P. DÁVILA-ARANDA. 2003. Protected areas and climate change: a case study of the cacti in the Tehuacan-Cuicatlan Biosphere Reserve, Mexico. *Conservation Biology* 17:846–853.
- WILLIAMS, P., L. HANNAH, S. ANDELMAN, G. MIDGLEY, M. ARAÚJO, G. HUGHES, L. MANNE, E. MARTÍNEZ-MEYER, AND R. PEARSON. 2005. Planning for climate change: identifying minimum-dispersal corridors for the Cape Proteaceae. *Conservation Biology* 19:1063–1074.

Accepted: 21 June 2007.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados obtenidos en el presente trabajo apoyan la hipótesis del conservadurismo del nicho, mostrando que este es un patrón extendido en la historia evolutiva y biogeográfica de las especies estudiadas. En el Capítulo 1 se demostró que *Larrea tridentata*, al parecer ha mantenido estable su nicho ambiental al menos desde el Pleistoceno. Asimismo, al poseer un nicho ambiental amplio pudo durante la época glacial mantener algunas poblaciones en sitios que presentaban condiciones ambientales incluidas en su nicho y que funcionaron como refugios. Mientras que al cambiar en el Holoceno los patrones de temperatura y precipitación hacia las condiciones adecuadas para este arbusto, esta misma amplitud de nicho permitió una expansión de su área de distribución de manera muy rápida. Esto aunado a características como una capacidad de dispersión de larga distancia y establecimiento eficiente en los sitios a colonizar.

Surge entonces la pregunta sobre si las especies de distribución restringida son más susceptibles a los cambios climáticos que comparadas con especies de amplia distribución. Los resultados que se obtuvieron muestran que una cuestión importante es la amplitud de nicho de la especie, es decir, si esta distribución restringida es producto de un nicho ambiental restringido lo cual se traduce en bajas tolerancias ambientales o bien si la especie presenta un nicho amplio pero existen pocos lugares en la geografía que presenten dichas condiciones. En este último caso, ante un cambio climático en contra de las condiciones del nicho podría tener mayor oportunidad las especies de nicho amplio que las especies de nicho restringido de encontrar sitios donde refugiarse, mientras que si el cambio climático es a favor de las condiciones del nicho, esta puede tener mayor oportunidad de colonizar nuevos ambientes.

Sin embargo, además de la amplitud del nicho y si los cambios en las condiciones ambientales se alteran a favor o en contra de la especie, hay otros procesos involucrados. Para el caso del calentamiento global actual, es difícil detectar los cambios distribucionales sin embargo, se cuenta con parámetros que no se pueden medir en las especies en el pasado. Existen “señales” de cómo afecta el cambio climático que se pueden identificar en la dinámica de las poblaciones, ya que la ampliación y el decremento de las áreas de distribución son al fin y al cabo procesos de colonización y/o extinción que involucran cambios en la abundancia relativa de los individuos en las poblaciones. Si la respuesta de las especies es de seguir en la geografía las condiciones de sus nichos, entonces en los sitios donde las condiciones ambientales se mantienen adecuadas la abundancia de la especie será alta y habrá reclutamiento de nuevos individuos, mientras que si el ambiente

cambia hacia fuera del rango del nicho habrá una menor supervivencia o menor reclutamiento, por lo que la abundancia será menor. Se encontró que las especies estudiadas efectivamente presentan estos patrones de cambio de las poblaciones en respuesta al calentamiento global. Sin embargo en el caso de los sitios en donde las condiciones se han modificado hacia las condiciones del nicho de las especies, y en donde se espera encontrar poblaciones colonizadoras, se detectaron posibles ampliaciones de la distribución de *L. tridentata*, mientras que para *F. pilosus* al parecer, existe un desbalance entre las tendencias de contracción y la expansión de las poblaciones al no encontrar señales de expansión del área de distribución de la especie en el “borde colonizador”, pero si una baja abundancia en el “borde de extinción”. Se puede concluir que las especies que presentan una dispersión de corta distancia, poblaciones locales pequeñas, que son especialistas a las condiciones del hábitat, y que presentan bajas tasas de reclutamiento son menos eficientes en colonizar en comparación a las de nicho amplio y dispersión de larga distancia. Así las características del nicho y de historia de vida pueden ser indicadoras de la respuesta de las especies ante el cambio climático.

La sensibilidad de las especies que han presentado ante los cambios climáticos en el pasado y en eventos recientes muestra la posibilidad de que en un futuro próximo, el calentamiento global podría actuar como una de las causas principales en el recambio de especies en muchos sitios. Sin embargo, otra amenaza a considerar es la pérdida del hábitat, que actualmente afecta a muchas especies y se proyecta que este incremento continuará con el crecimiento de las poblaciones. Si bien, como ya se vio una especie puede persistir en ciertas localidades menos afectadas por el cambio de clima, su supervivencia a largo plazo puede estar comprometida seriamente por el creciente deterioro del hábitat. México presenta uno de índices más altos de deforestación en Latinoamérica lo que puede llevar a la pérdida de la mayor parte de la vegetación natural en pocas décadas (FAO, 2001), con lo cual se aumenta el riesgo de extinción ya que pueden llevar a una disminución de la variabilidad genética, reduciendo la capacidad de los individuos para responder a los cambios ambientales o evitar la dispersión de los organismos. El caso de especies con poblaciones pequeñas, altamente especializadas a su hábitat y de distribución restringida serán más vulnerables a los cambios causados tanto por el calentamiento global como por la transformación del hábitat, llegando posiblemente en casos extremos a la extinción de sus poblaciones, como se prevé para *Uma exsul* y *U. paraphygas*. Generalmente los efectos del calentamiento global y la fragmentación son considerados por separado, por lo que se sugiere que al diseñar estrategias de adaptación y mitigación se tomen en cuenta la interacción de estos factores

Ahora bien, con respecto a las zonas áridas y semiáridas, éstas son las más extensas del país ya que abarcan cerca del 48.29 % del territorio nacional (González-Medrano, 2003). Desde el punto biológico son centro de origen y evolución de muchas taxa, con hasta un 60% de especies endémicas (Challenger, 1998) además de que se presentan relaciones ecológicas estrechas entre especies como la facilitación, que son responsables de la composición y diversidad de sus comunidades (Valiente-Banuet *et al.*, 2006). Esto fundamenta el hecho de continuar investigando los patrones y procesos involucrados en la respuesta de las especies que ahí habitan, por que es de pensar que existirán grandes cambios en la composición de sus comunidades. Se abren una amplia gama de preguntas al respecto ¿Qué pasará con las especies que necesitan nodrizas para su desarrollo?, ¿Se extinguirán las especies endémicas o encontrarán refugios para sobrevivir?, ¿Expandirán sus áreas de distribución las especies adaptadas a la condiciones áridas?.

Para ello los MNE a pesar de los inconvenientes antes mencionados han mostrado son una herramienta eficaz ya que permiten : 1) inferir tanto las posibles paleodistribuciones de diversas especies con un número limitado de variables bioclimáticas y bajo número de localidades fósiles, 2) las proyecciones generadas proporcionan una aproximación acerca de cuanto y cómo se puede modificar el área de distribución potencial de la especie por el efecto de los cambios climáticos 3) realizar hipótesis biogeográficas 4) mostrar sitios de posible cambio en el nicho de las especies y así indicar sitios para realizar monitoreos de las poblaciones, lo cual ofrece una alternativa rápida y eficiente para conocer el estatus de las poblaciones.

La aplicación de lo aquí generado puede ser de gran utilidad para resolver problemas globales en poco tiempo para desarrollar mejores estrategias de conservación y entender de una manera más amplia los procesos ecológicos que conllevan el cambio climático.

LITERATURA CITADA

- CHALLENGER, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO, Instituto de Biología, UNAM, Agrupación Sierra Madre, A. C. México, D. F.
- GONZÁLEZ-MEDRANO, F. 2003. Las comunidades vegetales de México. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto de Biología. México, D. F.
- VALIENTE-BANUET, A., VITAL RUMEBE, A., VERDÚ, M. & R. M. CALLAWAY. 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Science U.S.A* 103: 16812-16817.