



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

**Estimación de nicho ecológico de especies vegetales con pocos registros**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ANA SUSANA ESTRADA MÁRQUEZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. FRANCISCO JAVIER ESPINOSA GARCÍA**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

**MÉXICO, Cd. Mx. NOVIEMBRE, 2016**



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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

**Estimación de nicho ecológico de especies vegetales con pocos registros**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ANA SUSANA ESTRADA MÁRQUEZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. FRANCISCO JAVIER ESPINOSA GARCÍA**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

**MÉXICO, Cd. Mx. NOVIEMBRE, 2016**



Lic. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 5 de Septiembre de 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **ESTRADA MÁRQUEZ ANA SUSANA** con número de cuenta **305132279** con la tesis titulada **"Estimación de nicho ecológico de especies vegetales con pocos registros"**, realizada bajo la dirección del **DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS**:

Presidente: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER  
Vocal: DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA  
Secretario: DR. FRANCISCO JAVIER ESPINOSA GARCÍA  
Suplente: DRA. ANGELA PATRICIA CUERVO ROBAYO  
Suplente: DR. LEONARDO OSVALDO ALVARADO CARDENAS

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

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, Cd. Mx, a 5 de octubre de 2016.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

## **Agradecimientos**

Primeramente al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por todo el apoyo brindado durante el desarrollo del presente trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada para la realización de mis estudios de posgrado.

Mi más sincero y profundo agradecimiento al Dr. José Luis Villaseñor Ríos por la excelente dirección de esta tesis; por todas sus enseñanzas, consejos, por siempre tomarse un momento para escucharme, por motivarme a hacer las cosas lo mejor posible pero sobretodo, por ser un gran ejemplo a seguir para mí. Lo aprecio y admiro mucho.

Al Dr. Francisco Espinosa García por todos los comentarios, sugerencias y excelentes ideas para mejorar mi proyecto de tesis, así como por su disposición para siempre atender mis dudas y demás trámites necesarios para concretar el presente trabajo.

Al Dr. Oswaldo Téllez Valdés por las ideas y sugerencias aportadas para el proyecto, que han sido importantes para mejorarlo dentro de las perspectivas.

A los Dres. Enrique Martínez Meyer, Tania Elena Escalante, Angela Cuervo Robayo y Leonardo Alvarado Cárdenas por aceptar ser miembros del Jurado; gracias por todos sus comentarios, ideas y sugerencias que ayudaron a mejorar el presente trabajo.

## **Agradecimientos personales**

A Andrea, por llegar a mi vida y enseñarme a mirar con otros ojos, a percibir con todos mis sentidos, a amar de una manera distinta; a no dejarme vencer nunca por mis miedos, por las derrotas, a no desistir por más difícil que sea el camino y sobretodo, por inspirarme a ser mejor mujer, mamá, hija y amiga cada día. Te amo.

A mi madre, María de la Luz, por enseñarme a que no hay imposibles en esta vida, por apoyarme siempre aun cuando no estuviera totalmente de acuerdo con mis decisiones; sin su apoyo, mis sueños no estarían completos. Te quiero má, Gracias por todo.

A mi Joss, por ser una persona muy importante en mi vida. Por permitirme compartir a tu lado buenos y malos momentos, consejos, regaños, risas, lágrimas, locuras, viajes, aventuras; por siempre estar cuando más te necesito. Gracias por las llamadas y mensajes que hacen nuestra distancia más corta. Por formar parte de esta familia que yo elegí, porque eres mucho más que mi amiga, eres mi hermana. Muchas gracias por estar en mi vida, deseo siempre seguir compartiendo un pedacito de nuestras vidas hasta que estemos muy viejitas. Te quiero.

A Raúl, por cada día cautivarme con su persona. Por compartir un momento de su vida, de su espacio, de su ideología, de su tiempo, sus historias, sus locuras, conmigo. Por sacudirme las ideas, y mostrarme que no es malo aceptar nuestros errores. Por no juzgarme y aceptarme como soy. Por formar parte de una nueva historia, dónde la voluntad es lo que predomina y la confianza, es una compañera constante. Por ser parte de mi alegría, de mi plenitud; por ser... mi cardamomo.

A Enrique Ortiz, por todo su tiempo, paciencia, dedicación y excelentes aportaciones para el proyecto; por siempre tener una buena disposición para regalarme unos minutos de su vida pero sobretodo, por todos los consejos y ánimos que necesitaba en momentos de crisis. Por ser siempre una persona que motiva.

A Lupita Segura, por todos sus consejos, su buena vibra y disposición para ayudarme. Por ser una mujer que inspira.

A Oscar Hinojosa, por todo su apoyo, sus consejos, su tiempo, por ser siempre tan bueno conmigo. Te aprecio mucho y te deseo lo mejor en tu nuevo andar.

A sensei Ale y a todos mis compañeritos del dojo de La Viga por ser parte importante de mi vida, por formar parte de mi crecimiento personal y deportivo, por siempre motivarme a hacer bien las cosas, tanto dentro como fuera del dojo; por las palabras de aliento en las derrotas y el reconocimiento de mis pequeños logros, por permitirme compartir con ustedes gratos momentos y aprender a través de ustedes el valor de la amistad, del compañerismo, de la ayuda mutua; pero sobretodo, por mostrarme la vida con otros ojos, por mostrarme “*el camino de la suavidad*”. Los quiero mucho.

A mi adorada Claudia Lina, por los consejos, los regaños, las risas, por su tan peculiar sentido del humor. Por formar también parte de la familia que yo elegí. Por heredar sus característicos genes a Andrea y recordármela a cada instante. Por ser una gran amiga y compañera de vida. Te quiero mucho.

Gracias a la vida por llenarme de personas tan maravillosas que me han regalado un momento de su tiempo, de su vida; por todo su apoyo y entusiasmo, por su amistad: mi querido Roberto; mis queridos Lurel, Lalo y su pequeño Emi; mi adorada maestra Mago y su hija Judith, mi querida Isabelita y su hija Gis, Dianita, Naye, Carito, Constanza.

Y a todas aquellas personas que han formado parte de mi vida y que han contribuido a mi crecimiento personal; a todos aquellos que ya no están a mi lado pero que siempre tendrán un lugar especial en mi corazón. Gracias.



Con todo mi amor para Andrea:

Porque no hay imposibles en esta vida, basta con desearlo y luchar por aquello que sueñas.

No te dejes vencer por los miedos, las derrotas, los errores... por ti misma.

Aprende de todo aquello que te hace caer para que al levantarte, lo hagas con más fuerza.

Siéntete siempre orgullosa de ti misma como yo lo estoy de ti y nunca dejes de perseguir tus sueños...

## Índice

Resumen.....	1
Abstract.....	2
Introducción.....	3
Objetivos.....	16
Hipótesis.....	16
Supuestos.....	16
Materiales y métodos.....	17
Dominios climáticos.....	17
Generación de pseudo-presencias de las especies endémicas de la FVT.....	18
Delimitación del área para registros de <i>background</i> (M del Diagrama BAM).....	18
Selección de variables.....	20
Parámetro de regularización.....	20
Elaboración de modelos de nicho ecológico (MNE) para las especies endémicas de la FVT.....	21
Comparación de los MNE.....	24
Elaboración de MNE de las especies raras del Estado de México.....	26
Cálculo de los centroides ambientales de los MNE de las especies raras.....	26
Evaluación de los MNE con trabajo de campo.....	28
Resultados.....	28
Discusión.....	38
Conclusiones.....	45
Literatura citada.....	46
Anexo 1.....	53
Anexo 2.....	57

## Lista de cuadros y figuras

<b>Cuadro 1.</b> Número de registros con los que cuentan las especies de la familia Asteraceae en México (Villaseñor, datos no publicados).	14
<b>Cuadro 2.</b> Número de registros con los que cuentan los géneros de la familia Asteraceae en México (Villaseñor, datos no publicados).	15
<b>Cuadro 3.</b> Lista de especies raras del Estado de México (señaladas con un asterisco *) y de especies endémicas de la Faja Volcánica Transmexicana. Se indica el número de registros con los que cuenta cada especie.	19
<b>Cuadro 4.</b> Variables ambientales usadas para generar los modelos de nicho ecológico, seleccionadas a partir del Análisis de Componentes Principales.	22
<b>Cuadro 5.</b> Valores de D y percentil al 5% para el par de modelos de cada una de las especies endémicas de la FVT, así como la extensión en Km <sup>2</sup> de sus modelos elaborados con presencias verdaderas y con pseudo-presencias.	23
<b>Cuadro 6.</b> Características de algunos datos empleados en la elaboración de los modelos de nicho ecológico de las especies raras del Estado de México (con 5 o menos registros). Se indica la extensión en Km <sup>2</sup> de sus modelos y sus valores de AUC calculados en Maxent.	27
<b>Figura 1.</b> Diagrama <b>BAM</b> que explica la interacción entre las condiciones escenopoéticas ( <b>A</b> ), las interacciones bióticas ( <b>B</b> ) y la movilidad de la especie ( <b>M</b> ). En este esquema, <b>G</b> representa el espacio geográfico dentro del cual se desarrollan los análisis, <b>G<sub>o</sub></b> es el área de distribución ocupada, <b>G<sub>I</sub></b> es el área de distribución invadible. Tomado de Peterson y colaboradores (2011).	9
<b>Figura 2.</b> Dominios climáticos (167) en los que fue regionalizado el Estado de México. Los círculos en negro son los registros de recolecta de las 13 especies raras de la zona de estudio.	29
<b>Figura 3.</b> Dominios climáticos donde se encuentra <i>Baccharis erosoricola</i> que fueron empleados como el área de calibración de sus modelos de nicho ecológico (M del diagrama BAM).	31
<b>Figura 4.</b> Modelos de nicho ecológico elaborados con presencias verdaderas (a) y con pseudo-presencias (b) para <i>Pseudognaphalium oxyphyllum</i> var. <i>nataliae</i> . El área verde es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para la especie.	33
<b>Figura 5.</b> Modelos de nicho ecológico elaborados con presencias verdaderas (a) y con pseudo-presencias (b) para <i>Baccharis erosoricola</i> . El área verde es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para la especie.	34
<b>Figura 6.</b> Modelos de nicho ecológico de <i>Hymenothrix greenmanii</i> (a) y de <i>Astranthium reichei</i> (b). El área gris es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para cada una de las especies.	36

<b>Figura 7.</b> Número de especies raras cuyo centroide ambiental se encuentra dentro de las zonas de probabilidad de presencia alta, media o baja de los modelos de nicho ecológico (MNE).	37
<b>Figura 8.</b> Distribución de la vegetación primaria y transformada en el Estado de México, modificado del mapa de vegetación y uso de suelo de INEGI (Serie IV).	44

## Lista de Anexos

**Anexo 1.** Modelos de nicho ecológico elaborados con presencias verdaderas (a) y con pseudo-presencias (b) de las especies endémicas de la Faja Volcánica Transmexicana. El área verde es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para la especie. 53

*Baccharis macrocephala* Sch. Bip. Ex Greenm. 53

*Senecio mulgediifolius* S. Schauer 54

*Senecio procumbens* Kunth 55

*Senecio roseus* Sch. Bip. 56

**Anexo 2.** Modelos de nicho ecológico de las especies raras del Estado de México. El área gris es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para cada una de las especies. 57

*Ageratina moorei* B. L. Turner 57

*Coreocarpus ixtapanus* B. L. Turner 57

*Cosmos nitidus* Paray 58

*Microspermum flaccidum* Paul G. Wilson 58

*Perymenium ibarrarum* Rzed. & Calderón 59

*Perymenium rogmavaghii* Rzed. & Calderón 59

*Sinclairia hintoniorum* B. L. Turner 60

*Viguiera sultepecana* Paray 60

*Psacalium hintonii* (Pippen) H. Rob. & Brettell 61

*Roldana hintonii* H. Rob. & Brettell 61

*Psacalium matudae* H. Rob. & Brettell 62

## Resumen

Para la mayoría de las especies, los datos que describen su distribución son muy escasos, contando muchas veces con pocos registros que documenten su presencia. En los últimos años se han desarrollado los Modelos de Nicho Ecológico (MNE), usados frecuentemente para predecir la distribución geográfica de una especie. El objetivo del presente estudio fue evaluar la presencia y distribución geográfica de 13 especies vegetales de la familia Asteraceae, consideradas raras por su escaso número de registros de recolecta (menos de 5) restringidas al Estado de México, a partir de la elaboración de sus MNE con Maxent. Se regionalizó el área de estudio utilizando dominios climáticos (áreas que comparten atributos climáticos similares), a partir de los cuales se generaron datos de “pseudo-presencias” que permitieran, junto con los puntos de presencia conocidos, reunir 5 registros (número mínimo requerido por Maxent) para obtener los modelos de nicho ecológico de cada una de las especies. Se evaluó la capacidad de predicción de las “pseudo-presencias”, elaborando con ellas un modelo y comparándolo con otro modelo hecho con presencias verdaderas. Para la comparación se utilizó un conjunto de especies de Asteraceae endémicas de la Faja Volcánica Transmexicana (FVT), que contaban con 5 o más registros de recolecta y la herramienta ENMTools. Los MNE de las especies endémicas del FVT, elaborados con presencias verdaderas resultaron equivalentes a los elaborados con “pseudo-presencias”, por lo que este mismo proceso se aplicó a las especies raras del Estado de México. Se generaron sus modelos, se validaron en el campo y se logró el registro de nuevas localidades. Las “pseudo-presencias” demostraron ser útiles para generar MNE de especies que cuentan con pocos registros, técnica que constituye una alternativa ante la carencia de información sobre la presencia de muchas especies de plantas. De esta manera, se podría mejorar el conocimiento que se tiene acerca de su distribución geográfica conocida.

## **Abstract**

For most species, the data describing their distribution are very scarce, often with few records documenting their presence. In recent years new analytical techniques, such as the Ecological Niche Models (MNE), often used to predict the geographical distribution of a species have been developed. The aim of this study was to evaluate the presence and geographical distribution of 13 plant species of the Asteraceae family, considered rare because of its small number of records collected (less than 5) restricted to the State of Mexico, by the elaboration of their MNE with Maxent. The study area was regionalized using climatic domains (areas that share similar climatic attributes); with them "pseudo-presences" were generated, that would allow together with points of known presence reach the five minimum records required by Maxent and thus obtaining the ecological niche models of each species. The predictive power of the "pseudo-presences" was evaluated by developing with them a model and comparing it with another model made with real presences. For comparison, the package ENMTools and the ENM of a set of Asteraceae endemic to the Mexican Transversal Volcanic Belt (FVT), which had five or more collecting records were used. The MNE of these endemic species made with real presences were equivalent to those made with "pseudo-presences" so that this same process was applied to the rare species of the State of Mexico. Their models were generated and validated in the field with new locations recorded. The "pseudo-presences" proved to be useful for generating MNE of species with few records, a technique considered an alternative to the lack of information on the presence of many plant species. In this way the knowledge we have about its known geographical distribution would improve.

## Introducción

En general, para muchas áreas del mundo y para la mayoría de las especies los registros de presencia o recolecta son muy escasos (Newbold, 2010), contando muchas veces con pocos registros. Los registros de recolecta constituyen una forma de conocer la distribución de las especies, además de poseer un gran valor potencial para estudios sobre abundancia; éstos pueden ser obtenidos a partir de museos, colecciones de historia natural privadas, herbarios, o literatura histórica, entre otros (Newbold, 2010). Algunos estudios han mencionado que las especies pueden estar representadas por pocos registros al menos por tres razones (Kunin y Gaston, 1997); primero porque en realidad tienen una distribución geográfica restringida, constituyendo especies endémicas (Giulietti y Pirani, 1988). Una segunda posibilidad es que pueden tener abundancias bajas y algunas especies podrían tener poblaciones tan escasas de hasta un individuo por hectárea (Gaston, 1994; Ferreira de Siqueira *et al.*, 2009), cuya presencia sólo es detectada en raras ocasiones en los muestreos (Dewdney, 1998). Estas características de rangos restringidos y abundancias bajas de una especie, constituyen lo que Gaston (1994) denomina atributos principales de especies raras. Finalmente, las especies pueden estar escasamente representadas en las colecciones debido a la insuficiente recolecta; es decir, puede que no se hayan recolectado lo suficiente para representar su distribución adecuadamente, aún cuando se trate de una especie ampliamente distribuida, o incluso, por la falta de datos de localización precisos asociados con algunos especímenes de museo (Pearson *et al.*, 2007; Ferreira de Siqueira *et al.*, 2009).

Una de las razones por las que algunas especies pueden contar con pocos registros de recolecta es su distribución en un área particular debido a razones históricas, ecológicas o fisiológicas, constituyendo especies endémicas (Myers y Giller, 1988). Los organismos pueden ser endémicos de una localidad por tres razones diferentes: porque se originaron en ese sitio y nunca se dispersaron, porque su extensión de distribución ha cambiado con respecto a su centro de origen o porque los organismos ahora viven solamente en una pequeña porción de su antigua distribución geográfica (Lomolino *et al.*, 2006). Independientemente de la causa del endemismo, siempre tenderán a mostrar áreas de distribución más pequeñas y abundancias bajas en comparación con aquellas especies que no son endémicas (Gaston, 1994). Cabe señalar que a grandes escalas, el concepto de rareza está cercanamente relacionado al de endemismo, aunque no son intercambiables (Gaston,



1994). Así, una especie puede ser endémica a un área y, no obstante, encontrarse en niveles de abundancia y ocurrencia mayores que muchas especies que se encuentran allí, mientras que una especie se considera rara precisamente por tener siempre bajas abundancias y/o rangos pequeños (Gaston, 1994).

En los últimos años se han desarrollado herramientas útiles que permiten estimar la distribución de las especies en el espacio y el tiempo, tales como los Modelos de Nicho Ecológico (MNE) y los modelos de distribución potencial (MDP). Dichos modelos son representaciones cartográficas de la idoneidad ambiental en el espacio, mostrando la presencia de una especie en función de las variables empleadas para generar dicha representación (Mateo *et al.*, 2011). De manera general, los MNE y MDP se basan en asociaciones estadísticas o matemáticas de los datos conocidos de la distribución de las especies con diferentes variables independientes, que describen condiciones ambientales y climáticas (Mateo *et al.*, 2011; Franklin *et al.*, 2013). Estas asociaciones se extrapolan al resto del área de estudio, obteniendo con ello un valor en cada sitio que usualmente es interpretado por algunos autores como la probabilidad de presencia de la especie en ese punto (Franklin y Miller, 2009; Peterson *et al.*, 2011; Mateo *et al.*, 2011), mientras que otros consideran que dichos modelos deberían considerarse como valores de la similitud o idoneidad ambiental de la especie (Rotenberry *et al.*, 2006; Mateo *et al.*, 2011).

Independientemente del método y el nombre que puedan recibir los diferentes tipos de modelos (modelos de distribución de especies, modelos de hábitat, modelos de nicho ecológico, etc.), todos tienen un propósito similar, que es identificar sitios idóneos para la sobrevivencia de las poblaciones de una especie través de la identificación de sus requerimientos ambientales (Peterson, 2006; Soberón y Nakamura, 2009). Si bien el propósito es generalizable, la diferencia conceptual y metodológica entre MNE y MDP, es distinta y poco clara en su diferenciación, lo cual ha sido tema de debate entre expertos. Así, el modelo de distribución potencial de una especie considera aquellos sitios dónde se reúnen los requerimientos bióticos y abióticos para que una especie pueda sobrevivir, siempre y cuando su capacidad de dispersión le permite acceder a ellos (Soberón y Peterson, 2005; Peterson, 2006; Peterson y Soberón, 2012). Autores como Peterson (2006) mencionan que los MDP generan mejores predicciones a escalas más pequeñas, por

ejemplo a una escala regional, dado que consideran principalmente aquellas áreas donde la especie ha tenido acceso. En cuanto a la parte metodológica, se ha mencionado que para elaborar un modelo de distribución genuino para una especie se deben incluir pasos para la estimación del nicho y pasos para evaluar la capacidad de dispersión o colonización de una especie (Peterson y Soberón, 2012). Esto sugiere la elaboración, en una primera instancia, de un modelo de nicho ecológico para que posteriormente sea procesado y utilizado en la estimación de un modelo de distribución potencial (Peterson y Soberón, 2012).

Los modelos de nicho ecológico, por otra parte, buscan relacionar los datos de presencia de una especie, con un conjunto de variables climáticas, topográficas, edáficas y otras dimensiones ecológicas (Soberón y Peterson, 2005). Las combinaciones de variables ambientales más estrechamente asociadas con las presencias observadas de una especie, pueden ser identificadas en una región y, con ello, reconocer zonas de presencia en un mapa. Estas zonas son similares ecológicamente a aquellas donde se sabe que la especie está presente, por lo que se lleva a cabo un “enfoque correlativo”, relacionado con el modelado de nicho ecológico (Soberón y Peterson, 2005). En un sentido más estricto, cuando el objetivo del modelo es ajustar alguna entidad del espacio ambiental, uno se enfoca más al campo de los nichos y no al de las distribuciones (Peterson y Soberón, 2012). Por otra parte, los modelos de nicho ecológico a menudo se llevan a cabo a escalas muy amplias, debido a que se pretende proporcionar una interpretación más clara de las fuerzas causales que afectan la completa distribución de las especies (Peterson, 2006; Peterson y Soberón, 2012).

Los modelos de nicho ecológico se fundamentan principalmente en la Teoría del Nicho, la cual está relacionada con el área de distribución que una especie puede ocupar, en términos de los parámetros que definen al nicho de una especie. El concepto de nicho ha evolucionado a lo largo del tiempo y ha tenido muchas interpretaciones; por ejemplo, Hutchinson definió al nicho como “el hipervolumen definido por las dimensiones ambientales dentro del cual, las especies pueden sobrevivir y reproducirse” (Hutchinson, 1957). Hutchinson también distinguió al *nicho fundamental* (fisiológico o potencial) como la respuesta de la especie al ambiente (recursos) en ausencia de interacciones bióticas (competencia, depredación, etc.), del *nicho realizado* (ecológico, actual) como las

dimensiones ambientales en las cuales, la especie puede sobrevivir y reproducirse, incluyendo los efectos de las interacciones bióticas (Hutchinson, 1957; Austin y Smith, 1989; Franklin y Miller, 2009). Otros autores por ejemplo, separan al nicho en dos clases (Soberón, 2007; Mateo *et al.*, 2011): como Nicho Grinnelliano, el cual se define como el conjunto de variables ambientales importantes que permiten conocer las propiedades geográficas y ecológicas de una especie, dentro de un contexto espacial amplio y el Nicho Eltoniano, que considera las interacciones bióticas y las relaciones entre los recursos y las especies, variables que pueden ser medidas principalmente en una escala local.

Las variables implicadas en el concepto de nicho Grinnelliano, como temperatura promedio, precipitación, radiación solar, aspecto del terreno, etc., están cada vez más disponibles para todo el planeta, mientras que los datos de los nichos Eltonianos, acerca de las relaciones interespecíficas, como competencia, depredación, parasitismo, etc., siguen siendo un asunto de estudios de campo detallados para casos específicos, además de ser difíciles de medir a escalas geográficas amplias (Soberón, 2007). Aun cuando no se cuenta con muchos datos disponibles sobre interacciones bióticas, requisito indispensable para evaluar, por ejemplo, el nicho Eltoniano, sería óptimo poder complementar los modelos de nicho ecológico y de distribución potencial con tales variables. De esta manera, se podrían obtener modelos más acordes con la biología de las especies; hasta la fecha, son pocos los trabajos que han incorporado tal información (Giannini *et al.*, 2013; Araújo *et al.*, 2014).

Para poder generar un modelo de nicho ecológico o de distribución potencial es necesario contar, principalmente, con los datos de observación de ocurrencia de la especie y con las variables ambientales que se cree pueden influir en la idoneidad del hábitat y, por lo tanto, en la distribución de la especie (Franklin y Miller, 2009; Peterson *et al.*, 2011). Como se señaló anteriormente, la información referente a la distribución geográfica de las especies se encuentra contenida principalmente en colecciones de historia natural, museos, herbarios o atlas (Franklin y Miller, 2009; Newbold, 2010; Mateo *et al.*, 2011). Recientemente, dicha información está disponible en bases de datos que se pueden consultar vía internet, por ejemplo, las de la Global Biodiversity Information Facility (GBIF) o la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB) de CONABIO, entre otras. Cabe señalar que muchos de estos datos suelen presentar algunos

inconvenientes; por ejemplo, generalmente se obtienen únicamente datos de presencia y no de ausencia, los cuáles son necesarios para algunos algoritmos de modelación de nicho o de distribución potencial. También pueden presentar errores de identificación taxonómica, que pueden detectarse solamente revisando de manera cuidadosa todos los registros, mediante el uso de claves de identificación, lo cual es difícil con los datos contenidos en las bases de datos o por el poco conocimiento taxonómico que pueda tenerse del grupo o especie en cuestión. Otro inconveniente son los errores en la georreferenciación de los datos, ya que algunas de las descripciones en las etiquetas de recolecta son muy vagas y por lo tanto, imprecisas. Un problema más de los datos puede deberse al sesgo de recolecta, por ser recolectados con distintos fines, por distintas personas y sin una estrategia de muestreo, presentando sesgo espacial, ambiental, temporal o taxonómico (Soberón *et al.*, 2000; Newbold, 2010; Mateo *et al.*, 2011; Peterson *et al.*, 2011).

Otro punto a considerar en la elaboración de los modelos, son los datos ambientales que caracterizan la variación en las variables escenopoéticas a lo largo de un área de estudio, es decir, aquellas condiciones ambientales para las cuales, la competencia entre las especies no es relevante (Soberón, 2007). Las variables ambientales que comúnmente se emplean en la modelación de nicho o de distribución potencial son aquellas relacionadas con clima, edafología, litología, geología, de elevación, topográficas, microclimáticas, hidrológicas, índices de vegetación, aunque en ocasiones pueden emplearse variables de tipo demográfico y de ocupación del espacio, entre otras (Franklin y Miller, 2009; Mateo *et al.*, 2011; Peterson *et al.*, 2011). En el mejor de los casos, pueden incorporarse variables bióticas importantes para una especie, que impliquen interacción con otros organismos, como polinizadores, parásitos, etc. (Giannini *et al.*, 2013; Araújo *et al.*, 2014). El objetivo general de emplear dichas variables es reunir las cualidades del ambiente que posiblemente sean relevantes para la distribución biológica de la especie, ya sea como un factor limitante o como indicador a través de relaciones indirectas (Mateo *et al.*, 2011; Peterson *et al.*, 2011). Algunas veces las variables son seleccionadas previamente al proceso de modelación, por ejemplo mediante métodos estadísticos multivariados como los Análisis de Componentes Principales (PCA por sus siglas en inglés) o a través de correlaciones estadísticas. En tales análisis, a partir de un conjunto de variables se seleccionan aquellas

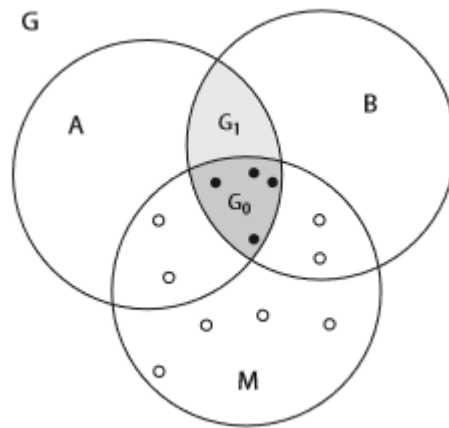
que estén menos correlacionadas entre sí y que, además, expliquen un gran porcentaje de la varianza de los datos.

Es importante señalar que las condiciones ambientales, las interacciones bióticas y la dispersión, son factores que interactúan dinámicamente con diferentes fuerzas a diferentes escalas, para producir la entidad compleja y fluida que denominamos distribución geográfica de una especie (Soberón y Peterson, 2005; Franklin y Miller, 2009; Mateo *et al.*, 2011; Peterson *et al.*, 2011). Peterson y colaboradores (2011) explican, mediante un diagrama de Venn, dicha dinámica en el espacio geográfico (**G**), al que denominaron “Diagrama BAM” (Figura 1), en el que **A** representa la región del espacio geográfico donde las condiciones escenopoéticas (principalmente abióticas) y los recursos existentes permiten la sobrevivencia y reproducción de la especie. **B** representa la región geográfica donde los factores que interactúan (principalmente interacciones bióticas con otras especies) son favorables para la presencia de la especie. Finalmente, la región **M** (relacionada a movimientos de individuos de la especie) corresponde a las regiones geográficas que han sido accesibles a la especie dentro de un lapso de tiempo determinado (por ejemplo, origen, la última glaciación, su introducción a un nuevo continente, etc.). Éstos tres aspectos permiten definir dos importantes regiones: el área de distribución ocupada ( $G_o = A \cap B \cap M$ ) y el área de distribución invadible ( $G_I = A \cap B \cap M^c$ ).  $G_o$  es la región accesible en la cual, las condiciones escenopoéticas y bióticas permiten a la especie mantener poblaciones viables, mientras que  $G_I$  es el área que la especie podría ocupar si las actuales restricciones de distribución fueran superadas.  $M^c$  es el complemento de **M**, o todas aquellas áreas donde la especie actualmente, es incapaz de migrar. La unión del área ocupada y el área invadible ( $G_P = G_o \cup G_I$ ), podría ser definida como “el área de distribución potencial” de la especie.

Para elaborar los modelos de nicho ecológico y de distribución potencial, existen diversos algoritmos de modelación, los cuales emplean procedimientos, reglas o funciones matemáticas para estimar el nicho ecológico de la especie como una función de un conjunto de variables ambientales (Peterson *et al.*, 2011). El algoritmo es una parte importante del amplio proceso de modelación, que junto con otros factores como la selección de las variables ambientales, los datos de ocurrencia de la especie, la selección de la región **M**

(del diagrama BAM) de referencia, las formas de calibración del modelo o la elección del umbral de decisión, son elementos claves del proceso, que pueden variar independientemente del algoritmo que se use (Peterson *et al.*, 2011).

**Figura 1.** Diagrama **BAM** que explica la interacción entre las condiciones escenopoéticas (**A**), las interacciones bióticas (**B**) y la movilidad de la especie (**M**). En este esquema, **G** representa el espacio geográfico dentro del cual se desarrollan los análisis, **G<sub>0</sub>** es el área de distribución ocupada, **G<sub>1</sub>** es el área de distribución invadible. Tomado de Peterson y colaboradores (2011).



Existen diferencias importantes entre los distintos algoritmos de modelación, desde el tipo de datos biológicos que requieren, las aproximaciones metodológicas que emplean, el formato de salida del modelo (por ejemplo, predicciones continuas, binarias o predicciones ordinales, etc.), así como la capacidad de generar modelos con alta complejidad o relativamente más simples con respecto a ciertas variables ambientales y, finalmente, diferencias en la habilidad del algoritmo en incorporar variables ambientales categóricas. Por lo tanto, según los requerimientos de los diferentes algoritmos con respecto al tipo de datos biológicos que emplean, pueden clasificarse de la siguiente manera (Peterson *et al.*, 2011):

1. *Datos de presencia*: en este caso, algunos algoritmos se basan únicamente en registros de presencia, sin necesitar como referencia a otras muestras o cualquier otra información del área de estudio, como BIOCLIM, HABITAT, Distancias en el espacio ambiental (Distancia de Mahalanobis o Distancias de Gower) o las *Support Vector Machines* (SVMs).
2. *Datos de presencia/ausencia*: algunos algoritmos funcionan comparando los sitios en los cuales las especies han sido registradas con sitios dónde se ha documentado su ausencia, por lo que requieren tanto datos de presencia como de ausencia de la especie. Entre ellos se pueden mencionar los Modelos Lineales Generalizados (GLMs), los Modelos Aditivos Generalizados (GAMs), los *Multivariate Adaptive Regression Splines* (MARS), los Árboles de Regresión y Clasificación (CARTs), los *Boosted Regression Trees* (BRTs), las Redes Neuronales Artificiales (ANNs), los Algoritmos Genéticos (GAs) como GARP o las SVM).
3. *Datos de presencia/background*: estos algoritmos evalúan cómo el ambiente dónde se encuentran las especies se relaciona con el ambiente en toda el área de estudio (el “*background*”). Como ejemplo se pueden mencionar los que se basan en Máxima entropía (como Maxent) o en Factores de Análisis de Nicho Ecológico (ENFA), como Biomapper.
4. *Datos de presencia/pseudo-ausencia*: Algunos algoritmos muestrean "pseudo-ausencias" de la zona de estudio, con el objetivo de comparar las localidades de presencia conocidas con un grupo de localidades que tienen cierta probabilidad de constituir localidades de presencia, inferior a las verdaderas presencias. Los datos de pseudo-ausencias son muestreados únicamente de sitios donde se sabe que la especie no está presente. Entre ellos se pueden mencionar los Algoritmos Genéticos (GAs), como GARP.

Dentro de los diferentes programas (*software*) de modelación, uno ampliamente usado que se clasifica dentro de los algoritmos de presencia/background es Maxent. Este programa está basado en el principio de máxima entropía y está diseñado para hacer predicciones o inferencias con datos incompletos (Phillips *et al.*, 2006; Baldwin, 2009). Maxent estima la distribución más extendida o uniforme (máxima entropía) de los puntos de muestreo en comparación con los puntos de *background*, dadas las restricciones

derivadas de los datos conocidos, proporcionando la mejor aproximación de una distribución desconocida, que está de acuerdo con todo lo que se conoce, pero no supone nada sobre lo que no se conoce (Phillips *et al.* 2006; Baldwin, 2009; Franklin y Miller, 2009; Peterson *et al.*, 2011).

Maxent muestra un mejor desempeño en la construcción de modelos de nicho ecológico y de distribución potencial, comparado con otros programas de modelación, además de ofrecer muchas ventajas y pocos inconvenientes (Elith *et al.*, 2006; Phillips *et al.* 2006). Dentro de las ventajas de Maxent se encuentra que: 1) únicamente emplea datos de presencia, junto con la información ambiental para toda el área de estudio; 2) parece ser menos sensible que otros métodos, al número de registros de presencia requeridos para desarrollar un modelo estadísticamente robusto, requiriendo un mínimo de hasta 5 registros para elaborarlo (Baldwin, 2009), lo cual es un aspecto muy beneficioso de Maxent, ya que a menudo existe una carencia de datos disponibles para mapear la distribución de muchas especies; 3) otra ventaja es que permite el uso de variables continuas y categóricas y puede incorporar interacciones entre diferentes variables. Algunos inconvenientes de Maxent son que: 1) es propenso al sobreajuste, produciendo predicciones de la distribución agrupadas alrededor de los registros de presencia conocidos, lo cual es mitigado por el programa, al incorporar un método de “regularización” que restringe la distribución estimada, permitiendo de ese modo que el valor promedio de cada una de las variables muestreadas se aproxime al promedio empírico, pero que no sea igual a él. Este componente de regularización puede ajustarse a cada área de estudio; 2) al emplear un modelo exponencial de probabilidades, puede generar valores predictivos muy grandes fuera del rango de donde se encuentran los datos empleados para generar un modelo; este inconveniente puede mitigarse con el formato de salida logístico que incluye Maxent (Phillips *et al.* 2006; Phillips y Dudík, 2008; Baldwin, 2009; Franklin y Miller, 2009; Peterson *et al.*, 2011).

Como se discutió previamente, es común observar que existen pocos datos sobre la distribución de muchas especies de plantas (y de muchos otros organismos), sobre todo de las especies raras que generalmente poseen menos de cinco registros. Ello dificulta la elaboración de sus modelos de nicho ecológico y nos lleva a preguntarnos si ¿será posible modelar especies con pocos registros para encontrar otras áreas ambientalmente idóneas



más allá de las conocidas? Si esto es posible, podemos entonces ampliar el conocimiento sobre su presencia y distribución geográfica. Hasta la fecha, son pocos los estudios que han tratado de estimar la distribución de especies raras o que cuentan con pocos registros de recolecta, algunos de los cuales contaron con un número de registros entre 13-420 (Pearce y Lindenmayer, 1998; Boetsch *et al.*, 2003; Raxworthy *et al.*, 2003; Guisan *et al.*, 2006; Pearson *et al.*, 2007; Franklin *et al.*, 2009; Lomba *et al.*, 2010). Solamente unos cuantos evaluaron menos de diez registros de recolecta (Pearson *et al.*, 2007; Ferreira de Siqueira *et al.*, 2009; Jackson y Robertson, 2011). Por esta razón, el presente trabajo pretende desarrollar una metodología que permita responder esta pregunta, abordando principalmente a especies que cuentan con menos de cinco registros, mediante el uso de dominios climáticos. Los dominios climáticos son unidades geográficas con ambientes climáticos similares (Téllez *et al.*, 2010), definidos con base en la clasificación numérica de variables ambientales (Carmel y Stoller-Cavari, 2006). Tales dominios podrían ser una alternativa ante la carencia de información sobre la presencia y distribución de una especie con pocos registros de recolecta, a partir de la generación de “pseudo-presencias”. Se consideran “pseudo-presencias” aquellos registros potenciales de la especie presentes en el mismo dominio climático que los registros conocidos, pero de los cuales no se tiene certeza de su presencia verdadera, ya que no se cuenta con datos de recolecta u observación. La hipótesis propuesta para una pseudo-presencia, es que el registro conocido que ubica a la especie en un dominio climático particular, permite suponer su presencia en todo el dominio climático.

En la actualidad se conocen en el mundo alrededor de 1.8 millones de especies animales, vegetales y microorganismos, de un total estimado de 10 millones de especies, desconociendo un poco más del 80% del total posible de especies (Sarukhán *et al.*, 2009). De estas cifras, aproximadamente del 65 al 70% de la biodiversidad mundial conocida se concentra en un conjunto de países denominados “megadiversos”. Entre dichos países, México alberga 10 a 12% de dicha biodiversidad, ubicándose entre los cuatro países con mayor número de especies animales y ocupando el quinto lugar por su número de especies de plantas vasculares (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008). De éste último grupo, Villaseñor (2016) estimó que nuestro país cuenta con 2,854 géneros nativos, distribuidos en

297 familias, de los cuáles 134 géneros son helechos y plantas a fines, 14 gimnospermas y 2,706 angiospermas; conteniendo en total 23,314 especies de plantas vasculares.

Cabe señalar que México es un país con una alta riqueza de especies de Magnoliophyta (plantas con flores), sólo superado por Brasil y Colombia, albergando así 22,126 especies, de las cuáles 11,600 especies (52.4%) son endémicas, es decir, solo se reportan para nuestro país (Villaseñor, 2016). A pesar de las estimaciones realizadas para la flora de México (Rzedowski, 1991; Toledo, 1993; Villaseñor, 2003, 2004; 2016; Villaseñor y Ortiz, 2014), en la actualidad aún falta mucho por conocer, como en el caso de las plantas con flores, de las que se ha calculado que, con respecto a las cifras ya conocidas, faltarían por incorporar aproximadamente más de 7, 000 especies (Villaseñor, 2003).

Dentro de toda esta diversidad de plantas, la familia Asteraceae destaca por ser una familia con una alta riqueza de géneros y especies, constituyendo un grupo representativo de la flora de nuestro país. Es una familia de plantas que cuenta con 385 géneros y 3,057 especies (Villaseñor, 2016), lo cual representa alrededor del 14% y el 13% del total de géneros y especies, respectivamente, de todas las plantas vasculares de México. Además, este grupo es taxonómicamente bien conocido, fácil de muestrear, tiene representantes en todos los tipos de formas de crecimiento y se encuentra en un amplio rango de hábitats y ecosistemas. Por estas cualidades, se sugiere como un grupo indicador de la diversidad estructural y funcional de la flora de México (Villaseñor *et al.*, 1998), por lo que los resultados y análisis de las especies y géneros de la familia Asteraceae, pueden ser tomados como subrogados de otros grupos de plantas de nuestro país.

Una revisión de datos sobre ejemplares de herbario de la familia Asteraceae, revela que alrededor del 40% (1,192 especies) presentan de 1 hasta 5 registros de recolecta (Cuadro 1; Villaseñor, datos no publicados), es decir, casi la mitad de las especies reconocidas para dicha familia. Lo mismo se observa al analizar los registros por géneros de Asteraceae, dónde un gran número de ellos (86) solo cuentan con 1 hasta 10 registros (Cuadro 2; Villaseñor, datos no publicados). Tal información indica que son muchas las especies de las que se conoce muy poco sobre su distribución y posiblemente, sobre su biología. Dicho fenómeno no sólo ocurre con este grupo de plantas; por ejemplo Soberón y colaboradores (2000) analizaron una base de datos de especies de mariposas que se

distribuyen en Estados Unidos y México, la cual contaba con 36, 685 registros, y observaron que de un total de 176 especies, poco más de la mitad (53%) contaron con menos de 100 registros de recolecta y solo unas cuantas tienen un mayor número de registros.

**Cuadro 1.** Número de registros con los que cuentan las especies de la familia Asteraceae en México (Villaseñor, datos no publicados).

<b>Número de registros</b>	<b>Número de especies</b>	<b>Porcentaje (%)</b>
1-5	1,192	39.68
6-20	782	26.03
21-40	393	13.08
41-60	182	6.05
61-80	110	3.66
81-100	64	2.13
101-200	150	4.99
201-400	100	3.32
401-600	24	0.79
601-800	3	0.09
801-1,000	3	0.09
> 1,000	1	0.03
Total	3,004	100

**Cuadro 2.** Número de registros con los que cuentan los géneros de la familia Asteraceae en México (Villaseñor, datos no publicados).

<b>Número de registros</b>	<b>Número de géneros</b>	<b>Porcentaje (%)</b>
1-10	86	22.69
11-30	58	15.30
31-50	37	9.76
51-70	20	5.27
71-90	17	4.48
91-200	41	10.81
201-400	44	11.60
401-600	19	5.01
601-800	18	4.74
801-1,000	10	2.63
1,001-3,000	23	6.06
> 3,000	6	1.58
Total	379	100

**Objetivo general:**

- Desarrollar una metodología que permita estimar la distribución de especies raras o que cuentan con pocos registros de recolecta.

**Objetivos particulares:**

- Elaborar los dominios climáticos de la zona de estudio.
- Elaborar dos modelos de nicho ecológico para especies de la familia Asteraceae que cuenten con cinco o más registros, utilizando primero presencias verdaderas y en una segunda vía empleando pseudo-presencias, obtenidas a partir de los dominios climáticos donde se encuentran presentes.
- Comparar los dos modelos de nicho ecológico entre ellos, para comprobar la utilidad de las pseudo-presencias en la elaboración de modelos de nicho ecológico de especies raras.
- Elaborar los modelos de nicho ecológico para especies vegetales con pocos registros, utilizando pseudo-presencias obtenidas a partir del dominio climático donde se conoce su presencia.

**Hipótesis:**

Si existe una relación entre los dominios climáticos y la distribución de las especies, entonces existen especies raras con fidelidad a los parámetros ambientales que caracterizan dichos dominios.

**Supuestos:**

- Las especies raras que cuentan con menos de cinco registros, muestran fidelidad ambiental a ciertos dominios climáticos.
- Los dominios climáticos permiten seleccionar puntos probables de presencia (pseudo-presencias) para obtener un número adecuado de registros para generar modelos de nicho ecológico de especies raras de la flora de México.

## **Materiales y métodos**

Como grupo de estudio se emplearon especies de la familia Asteraceae, ya que se cuenta con una base de datos del grupo, elaborada y revisada por el especialista en la familia (Dr. José Luis Villaseñor). Se propuso que los registros a emplear fueran de especies raras (que cuentan con menos de cinco registros) que se encontraran únicamente en el Estado de México (Cuadro 3) y que, al elaborar los dominios climáticos para esta región, dichos registros se encontraran preferentemente asociados a un solo dominio climático. Por otra parte, con el fin de comprobar la utilidad de las pseudo-presencias en la elaboración de los Modelos de Nicho Ecológico, se eligió un conjunto de especies (a partir de una lista de 25 especies) que fueran endémicas de la Faja Volcánica Transmexicana, que se encontraran presentes en el Estado de México, y que además contaran con 5 o más registros de recolecta (Cuadro 3).

### *Dominios climáticos*

Se elaboraron los dominios climáticos para el Estado de México a una escala de 1 km<sup>2</sup>, siguiendo algunas metodologías empleadas en trabajos previos (Leathwick *et al.*, 2003; Morgan, 2007; Suárez-Mota *et al.*, 2014). Así, el polígono del área de estudio se convirtió a un archivo de formato ráster, obteniendo un total de 27,678 celdas para el Estado de México (equivalente a los 22, 352 km<sup>2</sup> que constituyen la extensión total de la zona de estudio). Posteriormente se elaboró una extracción en ArcMap 10 del archivo ráster obtenido y las 19 variables climáticas de WorldClim, actualizadas por el Centro de Ciencias de la Atmósfera de la Universidad Nacional Autónoma de México (Fernández-Eguiarte *et al.*, 2011), con el fin de obtener el valor de las variables para cada una de las celdas del área de estudio y con ello generar una matriz para la elaboración de los dominios climáticos. Una vez obtenida dicha matriz, se adecuó para ingresarla al programa PATN (Belbin, 2004), en el cual se llevó a cabo un análisis multivariado de agrupación de las celdas del Estado de México según la similitud climática que existe entre ellas.

Dicha matriz fue ingresada en PATN, con la cual se elaboró una clasificación no jerárquica empleando la métrica de Gower, de la cual fueron obtenidos 167 dominios climáticos para el Estado de México. Éstos dominios climáticos conformaron el área bajo la cual se llevaron a cabo los modelos de nicho ecológico (M del diagrama BAM de Peterson

*et al.*, 2011), que fue específica para cada una de las especies empleadas en el presente estudio.

Por otra parte, de una lista de 25 especies endémicas de la FVT presentes en el Estado de México, se seleccionaron seis especies que contaban entre 5-57 registros, con el fin de elaborar dos modelos de nicho ecológico para cada una de ellas, el primero con sus registros de presencia conocidos (presencias verdaderas) y el segundo con “pseudo-presencias” generadas a partir de los dominios climáticos donde se conoce la presencia de cada una de las especies elegidas. Esto con el fin de probar la utilidad de las pseudo-presencias en la elaboración de MNE para especies que cuentan con pocos registros.

#### *Generación de pseudo-presencias de las especies endémicas de la FVT*

La generación de pseudo-presencias se realizó a partir de la transformación del polígono de los dominios climáticos (167 dominios) a puntos. Posteriormente, para cada una de las especies endémicas de la FVT, se hizo una selección de aquellos dominios climáticos donde se encontraban sus registros de recolecta (presencias verdaderas), para que a partir de tal área se obtuvieran las pseudo-presencias. Empleando ArcMap 10 se seleccionó de manera aleatoria el número de registros requeridos para generar las pseudo-presencias, dependiendo de la cantidad de presencias verdaderas por especie (Cuadro 5).

#### *Delimitación del área para registros de background (M del Diagrama BAM)*

Una vez generados los dos conjuntos de datos (presencias verdaderas y pseudo-presencias) para cada una de las especies, fue necesario definir el área sobre la cual se generarían los modelos de nicho ecológico (M del diagrama BAM). Para ello, se seleccionaron aquellos polígonos de los dominios climáticos donde se encontraba la especie y se convirtieron en un archivo de formato ascii. Dicho archivo constituye un área más acotada dentro de la zona de estudio donde se encuentra la especie, por lo que es específica para cada una de ellas.

**Cuadro 3.** Lista de especies raras del Estado de México (señaladas con un asterisco \*) y de especies endémicas de la Faja Volcánica Transmexicana. Se indica el número de registros con los que cuenta cada especie.

<b>Especie</b>	<b>Número de registros</b>
<i>Ageratina moorei</i> B. L. Turner *	1
<i>Astranthium reichei</i> Rzed. *	1
<i>Baccharis erosoricola</i> Rzed.	7
<i>Baccharis macrocephala</i> Sch. Bip. ex Greenm.	5
<i>Coreocarpus ixtapanus</i> B. L. Turner *	1
<i>Cosmos nitidus</i> Paray *	3
<i>Hymenothrix greenmanii</i> (Heiser) B. L. Turner *	1
<i>Microspermum flaccidum</i> Paul G. Wilson *	2
<i>Perymenium ibarrarum</i> Rzed. & Calderón *	1
<i>Perymenium rognacvaughii</i> Rzed. & Calderón *	1
<i>Psacalium hintonii</i> (Pippen) H. Rob. & Brettell *	1
<i>Psacalium matudae</i> H. Rob. & Brettell *	5
<i>Pseudognaphalium oxyphyllum</i> (DC.) Kirp. var. <i>nataliae</i> (F. J. Espinosa) Hinojosa & Villaseñor	6
<i>Roldana hintonii</i> H. Rob. & Brettell *	3
<i>Senecio mulgediifolius</i> S. Schauer	25
<i>Senecio procumbens</i> Kunth	29
<i>Senecio roseus</i> Sch. Bip.	27
<i>Sinclairia hintoniorum</i> B. L. Turner *	1
<i>Viguiera sultepecana</i> Paray *	1



### *Selección de variables*

Las variables ambientales empleadas para la generación del modelo de nicho ecológico fueron seleccionadas mediante un Análisis de Componentes Principales (PCA por sus siglas en inglés). De esta manera, a partir de 58 variables ambientales generadas por López-Mata *et al.* (2012) y Cruz-Cárdenas *et al.* (2012), se seleccionaron aquellas que estuvieran menos correlacionadas entre sí. Para ello se les aplicó un PCA, dando como resultado que los primeros 7 componentes explicaban alrededor del 85% de variabilidad de los datos. De cada uno de los componentes, se seleccionaron las 5 primeras variables con valores absolutos de carga más altos, obteniendo un total de 27 variables ambientales que fueron empleadas para la elaboración de los modelos de nicho ecológico (Cuadro 4).

### *Parámetro de regularización*

Con el fin de mejorar el desempeño de los modelos de nicho ecológico, se modificó el parámetro de “regularización” que Maxent tiene por default (valor de 1.0). Se sabe que valores de regularización menores a 1.0 arrojan modelos con una distribución que se ajusta estrechamente a los registros de presencia dados, llegando a presentar un ajuste excesivo; mientras que valores por encima de 1.0, muestra una predicción más extendida y menos localizada. En la literatura se recomienda probar distintos valores de regularización y observar los modelos de nicho ecológico obtenidos, así como los cambios en el área bajo la curva (AUC) (Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudik, 2008). Bajo esta recomendación, se seleccionaron de manera arbitraria tres valores a emplear como parámetro de regularización: 0.25, 0.5 y 1. El cuarto valor fue seleccionado a partir de una fórmula que considera el valor de beta ( $\beta$ ) más la raíz cuadrada del número total de registros empleados para elaborar el modelo ( $\beta + \sqrt{\text{número total de registros para training}}$ ), cuyo valor resultante a partir de este cálculo, es el valor de regularización a emplear (Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudik, 2008). Cabe señalar que el valor de beta ( $\beta$ ) se obtiene a partir de la ayuda de Maxent, en la que se indica mediante una tabla, los valores en función del número de registros totales para elaborar el modelo. Así, cuando se tenían de 2-9 registros totales, se empleaba la “característica lineal”, cuyos valores de beta dependían del número de

registros para elaborar el modelo, mientras que cuando se tenían de 10-79 registros totales, se empleaba la “característica lineal más cuadrática” y de nueva cuenta, los valores de beta se elegían en función del número de registros para elaborar el modelo (ver tabla en la ayuda de Maxent).

Una vez definidos los parámetros de regularización a emplear, se ingresaron al programa los puntos de presencias verdaderas, las 27 variables ambientales, la M restringida a los dominios climáticos, se modificó el parámetro de regularización y finalmente se indicó al programa que el formato de salida fuera en formato “raw”, el cuál es un modelo exponencial de Maxent (Phillips *et al.*, 2006). De esta manera, se obtuvieron para cada especie, cuatro modelos en formato “raw” con los distintos parámetros de regularización seleccionados previamente y, por lo tanto, fue necesario conocer cuál de ellos era el mejor para ajustar el modelo de la especie. Para ello, se empleó un análisis del paquete ENMTools versión 1.4 (Warren *et al.*, 2008, 2010) denominado “Model selection”, el cual requiere que los archivos de entrada sean en formato “raw” y permite la selección de modelos basados en distintos criterios utilizando AIC (Akaike’s information criterion), AICC (Akaike’s information criterion corrected) y BIC (Bayesian information criterion) (Burnham y Anderson, 2002; Warren y Seifert, 2011). Finalmente, se seleccionó el modelo con el menor valor de AIC, obteniendo para cada una de las seis especies el valor de regularización que ajustó mejor su modelo de nicho ecológico.

#### *Elaboración de MNE para las especies endémicas de la FVT*

Con los valores obtenidos para cada elemento (presencias verdaderas, pseudo-presencias, M de cada especie, 27 variables ambientales y el respectivo parámetro de regularización seleccionado en el paso previo), se generaron dos modelos de nicho ecológico para las seis especies, uno con las presencias verdaderas y otro con las pseudo-presencias. En Maxent fueron incorporados el conjunto de presencias verdaderas o de pseudo-presencias, las 27 variables ambientales, la M correspondiente a cada especie, así como su respectivo valor de regularización. Asimismo, se le indicó al programa que tomara como datos de test 25% del total de registros y en tipo de réplica que realizara Bootstrap, dónde el número de réplicas estaba en función del número de registros por especie.

**Cuadro 4.** Variables ambientales usadas para generar los modelos de nicho ecológico, seleccionadas a partir del Análisis de Componentes Principales.

<b>Variables ambientales</b>	
aspect	Orientación de 0° a 359°
bio02	Variación media diurna
bio05	Máxima temperatura del mes más cálido
bio07	Variación anual de la temperatura
bio12	Precipitación anual
bio13	Precipitación del mes más húmedo
bio14	Precipitación del mes más seco
bio16	Precipitación del trimestre más húmedo
bio17	Precipitación del trimestre más seco
bio18	Precipitación del trimestre más cálido
convrgin	Índice de convergencia
dah	Calentamiento anisotrópico diurno
evasecos	Evapotranspiración de meses secos
hum_modis	Índice normalizado de vegetación de los meses húmedos (mayo-noviembre)
mexca	Calcio
mexce	Conductividad eléctrica
mexk	Potasio
mexmg	Magnesio
mexna	Sodio
mexph	pH
mexras	Radio de absorción de sodio
mexslope	Pendiente (de 0° a 90°)
modisjun	Índice normalizado de vegetación del mes de junio del 2009
pphumedo	Precipitación de meses húmedos
ppsecos	Precipitación de meses secos
runoff	Escorrentía
twi	Índice de humedad topográfica

**Cuadro 5.** Valores de D y percentil al 5% para el par de modelos de cada una de las especies endémicas de la FVT, así como la extensión en Km<sup>2</sup> de sus modelos elaborados con presencias verdaderas y con pseudo-presencias.

Especie	Número de presencias verdaderas	Número de pseudo-presencias	Número de dominios presentes	Extensión de M (km <sup>2</sup> )	Extensión del MNE con presencias verdaderas (km <sup>2</sup> )	Extensión del MNE con pseudo-presencias (km <sup>2</sup> )	Valores de D ( <i>niche overlap</i> )	Valor percentil 5%	Ho	Sobreposición	Parámetro de regularización
<i>Baccharis erosoricola</i>	7	7	4	1271.06	428.80	1019.91	0.56298755	0.46450788	No se rechaza	Moderada	3.6
<i>Baccharis macrocephala</i>	5	5	4	490.98	95.28	158.27	0.7906618	0.44952978	No se rechaza	Alta	3.2
<i>Pseudognaphalium oxyphyllum</i> var. <i>nataliae</i>	6	6	6	540.24	531.35	528.12	0.83900163	0.62926607	No se rechaza	Muy alta	3.4
<i>Senecio mulgediifolius</i>	25	25	15	1993.80	1703.90	1937.28	0.9454523	0.6175782	No se rechaza	Muy alta	5.5
<i>Senecio procumbens</i>	29	29	11	1108.74	810.76	890.71	0.7827154	0.639189	No se rechaza	Alta	5.8
<i>Senecio roseus</i>	27	27	12	1458.41	704.97	1276.71	0.7235605	0.6440195	No se rechaza	Alta	5.6

### *Comparación de los MNE*

Una vez obtenidos ambos modelos para cada una de las especies, se compararon entre sí para ver si los modelos generados a partir de presencias verdaderas eran equivalentes (nichos idénticos) o no, con los modelos generados a partir de pseudo-presencias. En caso de ser equivalentes, se apoyaba la hipótesis inicial de que las pseudo-presencias seleccionadas a partir de los dominios climáticos permitirían generar modelos de nicho ecológico de especies raras que cuentan con pocos registros.

Dicha comparación se llevó a cabo de nueva cuenta con la herramienta ENMTools versión 1.4, la cual interactúa directamente con Maxent, permitiendo la generación automática de modelos de nicho ecológico, el cálculo de medidas de similitud, así como la implementación de varias pruebas estadísticas que permiten la comparación cuantitativa de los modelos de nicho ecológico (Warren *et al.*, 2010). ENMTools cuantifica la similitud de nicho empleando las dos medidas propuestas por Warren *et al.* (2008): la *D* de Schoener y una medida derivada de la distancia de Hellinger, llamada *I*. Estas medidas de similitud se obtienen comparando las estimaciones de probabilidad de presencia o idoneidad del hábitat calculada para cada celda de la cuadrícula de un área de estudio, a partir de un modelo de nicho ecológico generado por Maxent; posteriormente se normaliza cada uno de los MNE, de manera que los valores de idoneidad dentro del espacio geográfico sumen 1. Ambas medidas de similitud van de 0, cuando las tolerancias ambientales predichas de una especie no se superponen en lo absoluto, a 1, cuando se estima que todas las celdas son igualmente idóneas para ambas especies (Warren *et al.*, 2008).

Las métricas descriptivas de ENMTools se generaron principalmente para probar dos hipótesis estadísticas sobre estudios del papel del conservadurismo de nicho en la especiación: 1) la hipótesis de equivalencia de nicho, que predice diferencias estadísticamente significativas entre modelos de nicho alternativos y 2) la hipótesis de similitud de nicho, que predice que los nichos son más similares que lo esperado al azar bajo un modelo nulo específico (Warren *et al.*, 2008). Para nuestro caso en particular, podríamos entender que al comparar dos modelos de nicho ecológico, la hipótesis principal a probar es que el nicho de la especie 1 es igual al nicho de la especie 2 ( $H_0 = n_1 = n_2$ ), en contraste a la hipótesis de que el nicho de la especie 1 es diferente al nicho de la especie 2

( $H_a = n_1 \neq n_2$ ). Para ello, ENMTools elabora las pruebas de sobreposición (*niche overlap*) e identidad del nicho (*niche identity*).

La prueba de *niche overlap* es empleada para medir la similitud entre predicciones de idoneidad de hábitat entre uno o más pares de poblaciones, e indica los valores de  $D$  e  $I$  resultantes de la comparación entre dos modelos. Dichos valores son empleados para la prueba de identidad de nicho. Por otra parte, la prueba de *niche identity* permite evaluar si los valores de idoneidad de hábitat, generados por los modelos de nicho ecológico de dos especies, exhiben diferencias ecológicas estadísticamente significativas (Warren *et al.*, 2010), ilustrando mediante un histograma la distribución de las superposiciones de las pseudoréplicas que genera la prueba, así como los valores de percentiles calculados. De manera más sencilla, la prueba de *niche overlap* mide la superposición geográfica de los nichos entre MNE generados para dos o más especies y la prueba de *niche identity* prueba si los MNE generados para dos especies o poblaciones son idénticos ecológicamente.

Al comparar el modelo hecho con presencias verdaderas con el de pseudo-presencias para cada especie, se tomaron en cuenta únicamente los valores de  $D$  de Schoener. Rödder y Engler (2011) discuten que dicho parámetro es una de las mejores métricas para evaluar sobreposición de nicho entre modelos. Dichos valores fueron generados por la prueba de *niche overlap* y se calculó el percentil al 5% con los datos de la prueba de *niche identity*. Tales valores fueron comparados entre sí y evaluados según los intervalos de sobreposición entre modelos propuestos por Rödder y Engler (2011) (Cuadro 5). Si el valor observado (valor  $D$  de la prueba de *niche overlap*) es menor al valor calculado (percentil al 5% de la prueba de *niche identity*), se rechaza la hipótesis nula ( $H_0 = n_1 = n_2$ ) y por lo tanto no existe equivalencia ecológica entre los modelos comparados; por el contrario, si el valor observado es mayor al valor calculado, no se rechaza la hipótesis nula y se dice que existe equivalencia ecológica entre los modelos comparados. Las pruebas en ENMTools fueron elaboradas para los dos modelos de cada una de las seis especies endémicas de la FVT.

### *Elaboración de MNE de las especies raras del Estado de México*

Para la elaboración de los modelos de nicho ecológico de las 13 especies raras del Estado de México, se generaron las pseudo-presencias a partir del dominio climático donde se encontraba la presencia verdadera. El número de pseudo-presencias estaba en función del número de presencias verdaderas con las que se contaba por especie, con la finalidad de reunir el número mínimo de registros requeridos por Maxent (5 registros) entre los dos conjuntos de datos (Cuadro 6). Posteriormente, se ingresaron en el programa de modelación el conjunto de 5 registros generados para la especie (presencia(s) verdadera(s) más pseudo-presencias), las 27 variables ambientales y su M correspondiente, indicando a Maxent que tomara como datos de test 25% del total de registros, que el parámetro de regularización fuera el valor obtenido de la fórmula de beta (3.2) y en tipo de réplica que realizara Bootstrap, donde el número de réplicas estaba en función del número de registros por especie (5 réplicas para las especies raras del Estado de México).

Para convertir los MNE logísticos a modelos binarios, se eligió un umbral de corte que incluyera dentro del modelo a todos los registros empleados para su elaboración (*Minimum training presence*), con el fin de incluir toda la información disponible de los registros de presencia. Así, con ayuda de ArcMap 10, se asignaron los valores de probabilidad de presencia calculados por Maxent a cada uno de los registros de la especie, a partir de un modelo que promediaba los valores de las 5 réplicas indicadas para el Bootstrap. Una vez asignados dichos valores, se seleccionaba el valor de probabilidad más bajo como el umbral de corte del modelo; éstos valores fueron distintos para cada una de las especies.

### *Cálculo de los centroides ambientales de los MNE de las especies raras*

Para cada una de las 13 especies raras de la zona de estudio, se calcularon los sitios o centros geométricos dentro de los modelos de nicho ecológico cuya variabilidad ambiental fuera mínima, a los cuáles denominamos centroides ambientales o centroides del nicho (Yañez-Arenas *et al.*, 2012). El propósito fue conocer si dichos centroides se ubican en zonas de alta probabilidad de encontrar las condiciones ambientales óptimas para la especie, cuya información sería de utilidad en un posterior trabajo de campo. Una vez

calculados, los centroides ambientales fueron sobrepuestos en el modelo de nicho ecológico de la especie, el cual fue reclasificado en ArcMap 10 con el método de “*Natural Breaks (Jenks)*”, señalando 3 clases donde se excluyera el valor de cero, para obtener un modelo con probabilidad alta, media y baja.

**Cuadro 6.** Características de algunos datos empleados en la elaboración de los modelos de nicho ecológico de las especies raras del Estado de México (con 5 o menos registros). Se indica la extensión en Km<sup>2</sup> de sus modelos y sus valores de AUC calculados en Maxent.

Especie	Número de presencias verdaderas	Número de pseudo-presencias	Número de dominios presentes	Extensión de M (km <sup>2</sup> )	Parámetro de regularización	Extensión del modelo de nicho ecológico (km <sup>2</sup> )	Valores de AUC
<i>Ageratina moorei</i>	1	4	1	168.77	3.2	71.06	0.868
<i>Astranthium reichei</i>	1	4	1	177.65	3.2	54.10	0.850
<i>Coreocarpus ixtapanus</i>	1	4	1	158.27	3.2	42.79	0.972
<i>Cosmos nitidus</i>	3	2	1	103.36	3.2	82.36	0.976
<i>Hymenothrix greenmanii</i>	1	4	1	174.42	3.2	155.85	0.864
<i>Microspermum flaccidum</i>	2	3	1	110.63	3.2	93.67	0.951
<i>Perymenium ibarrarum</i>	1	4	1	97.71	3.2	72.67	0.938
<i>Perymenium rogmavaghi</i>	1	4	1	109.01	3.2	97.71	0.917
<i>Psacalium hintonii</i>	1	4	1	74.29	3.2	35.53	0.882
<i>Psacalium matudae</i>	5	5	5	492.59	3.2	331.09	0.918
<i>Roldana hintonii</i>	3	2	2	201.07	3.2	38.76	0.887
<i>Sinclairia hintoniorum</i>	1	4	1	174.42	3.2	147.77	0.800
<i>Viguiera sulitepecana</i>	1	4	1	103.36	3.2	82.36	0.972



### *Evaluación de los MNE con trabajo de campo*

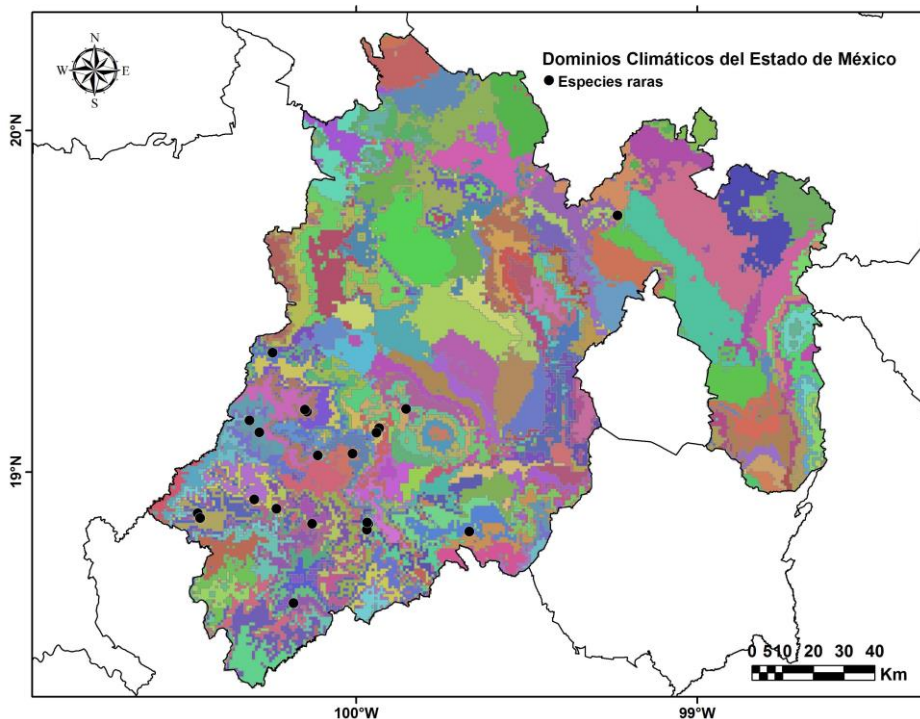
La información obtenida de los MNE de las especies raras de la zona de estudio, fue utilizada para llevar a cabo trabajo de campo, con el fin de corroborar los modelos de algunas especies en las zonas predichas por el programa. Contar con los modelos de nicho ecológico de las especies proporcionó elementos importantes para trazar una ruta de campo más efectiva, minimizando los tiempos de búsqueda, al conocer cuáles eran las zonas donde el modelo indicaba que se reunían las condiciones ambientales idóneas para que la especie se encontrara. Por tal motivo, se realizaron dos salidas de campo: la primera se llevó a cabo con el fin de buscar aquellas especies que se encontraban en floración en agosto y septiembre (*Hymenothrix greenmanii* (Heiser) B. L. Turner, *Perymenium rogmacvaughii* Rzed. & Calderón, *Cosmos nitidus* Paray y *Sinclairia hintoniorum* B. L. Turner), mientras que con la segunda salida se pretendió buscar aquellas especies que florecían en octubre (*Psacalium matudae* H. Rob. & Brettell y *Coreocarpus ixtapanus* B. L. Turner), así como visitar los sitios indicados como el centroide ambiental para dichas especies, esperando que en estas zonas se reunieran las condiciones ambientales más favorables del nicho de la especie y por lo tanto, encontrar una mayor abundancia de individuos de la especie.

### **Resultados**

Se obtuvieron un total de 167 dominios climáticos para el Estado de México, cada uno de los cuales agrupa celdas climáticamente similares entre sí (Figura 2). A partir de dichos dominios fueron generadas las pseudo-presencias, tanto para las especies endémicas de la FVT como para el conjunto de 13 especies raras del área de estudio, tomando en cuenta el dominio climático donde se encontraban los registros de recolecta (presencias verdaderas). En el caso de las especies endémicas de la FVT, el número de pseudo-presencias estaba en función del número de presencias verdaderas; de esta manera, para *Baccharis erosoricola* Rzed., que contaba con 7 presencias verdaderas se generaron 7 pseudo-presencias; para *B. macrocephala* Sch. Bip. ex Greenm. 5 presencias verdaderas y 5 pseudo-presencias; para *Pseudognaphalium oxyphyllum* (DC.) Kirp. var. *nataliae* (F. J. Espinosa) Hinojosa & Villaseñor 6 presencias verdaderas y 6 pseudo-presencias; para *Senecio mulgediifolius* S.

Schauer 25 presencias verdaderas y 25 pseudo-presencias; para *S. procumbens* Kunth 29 presencias verdaderas y 29 pseudo-presencias y, finalmente, para *S. roseus* Sch. Bip. 27 presencias verdaderas y 27 pseudo-presencias (Cuadro 5).

**Figura 2.** Dominios climáticos (167) en los que fue regionalizado el Estado de México. Los círculos en negro son los registros de recolecta de las 13 especies raras de la zona de estudio.



En el caso de las especies raras, si bien el número de pseudo-presencias estaba en función del número de presencias verdaderas, el objetivo fue reunir 5 registros (número mínimo de registros requeridos por Maxent) para poder elaborar sus MNE. De esta manera, para *Ageratina moorei* B. L. Turner, *Astranthium reichei* Rzed., *Coreocarpus ixtapanus*, *Hymenothrix greenmanii*, *Perymenium ibarrarum* Rzed. & Calderón, *P. rogmavaghii*, *Psacalium hintonii* (Pippen) H. Rob & Brettell, *Sinclairia hintoniorum* y *Viguiera sultepecana* Paray, que contaban con un único registro de recolecta, se generaron 4 pseudo-presencias; para *Microspermum flaccidum* Paul G. Wilson que contaba con 2 presencias verdaderas se generaron 3 pseudo-presencias, para *Cosmos nitidus* y *Roldana hintonii* H.

Rob & Brettell que presentaban 3 presencias verdaderas se generaron 2 pseudo-presencias. Un caso especial de especie rara fue *Psacalium matudae*, pues con 5 registros de presencias verdaderas, se generaron 5 pseudo-presencias y que, al igual que para las especies endémicas de la FVT, se le elaboraron dos MNE (Cuadro 6).

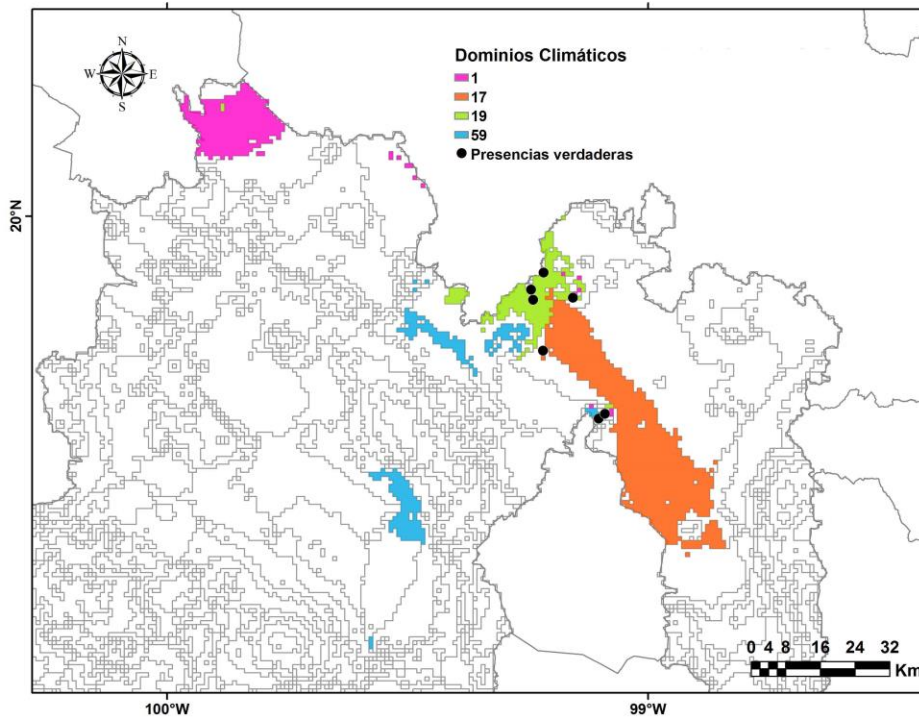
La delimitación del área de calibración de los MNE (M del diagrama BAM) se determinó a partir de los dominios climáticos donde se encontraban las presencias verdaderas para cada una de las especies, tanto para las endémicas de la FVT como para las 13 especies raras del Estado de México. De esta manera, el número de dominios y su extensión en los que se encontraban dichos registros de recolecta, sirvió como área total sobre la cual se elaboraría el modelo de nicho ecológico. Como ejemplo, la figura 3 muestra que las presencias verdaderas de *Baccharis erosoricola* se encuentran en 4 dominios climáticos (1, 17, 19 y 59), los cuales fueron tomados en conjunto como una sola unidad geográfica para calibrar su MNE.

El Cuadro 4 muestra las 27 variables ambientales que se emplearon para generar los modelos de nicho ecológico de todas las especies estudiadas. Su selección derivó de un PCA a partir de un conjunto de 58 variables; entre las variables seleccionadas se encuentran 3 de temperatura (bio02, bio05, bio07), 8 de precipitación (bio12, bio13, bio14, bio16, bio17, bio18, pphumedo, ppsecos), 7 de propiedades de suelo (mexca, mexce, mexk, mexmg, mexna, mexph, mexras), 2 índices normalizados de vegetación (hum\_modis, modisjun), 6 atributos topográficos (aspect, mexslope, convrgin, runoff, twi, dah), además de la evapotranspiración de los meses secos (evasecos). Detalles de las variables utilizadas son explicados en Cruz-Cárdenas *et al.*, 2012.

La evaluación de distintos parámetros de regularización para generar los MNE, con el fin de ajustar los modelos a los registros de presencias verdaderas y mejorar su desempeño en función de los valores de AUC, dio como resultado valores contrastantes. Por ejemplo, para *Baccharis erosoricola* el parámetro usado fue de 3.6, para *B. macrocephala* 3.2, para *Pseudognaphalium oxyphyllum* var. *nataliae* 3.4, para *Senecio mulgediifolius* 5.5, para *S. procumbens* 5.8 y para *S. roseus* 5.6 (Cuadro 5). Para las especies raras del Estado de México, el parámetro de regularización que mejor ajustó sus

modelos fue 3.2, debido a que siempre se emplearon un total de 5 registros para elaborarlos (Cuadro 6).

**Figura 3.** Dominios climáticos donde se encuentra *Baccharis erosoricola* que fueron empleados como el área de calibración de sus modelos de nicho ecológico (M del diagrama BAM).

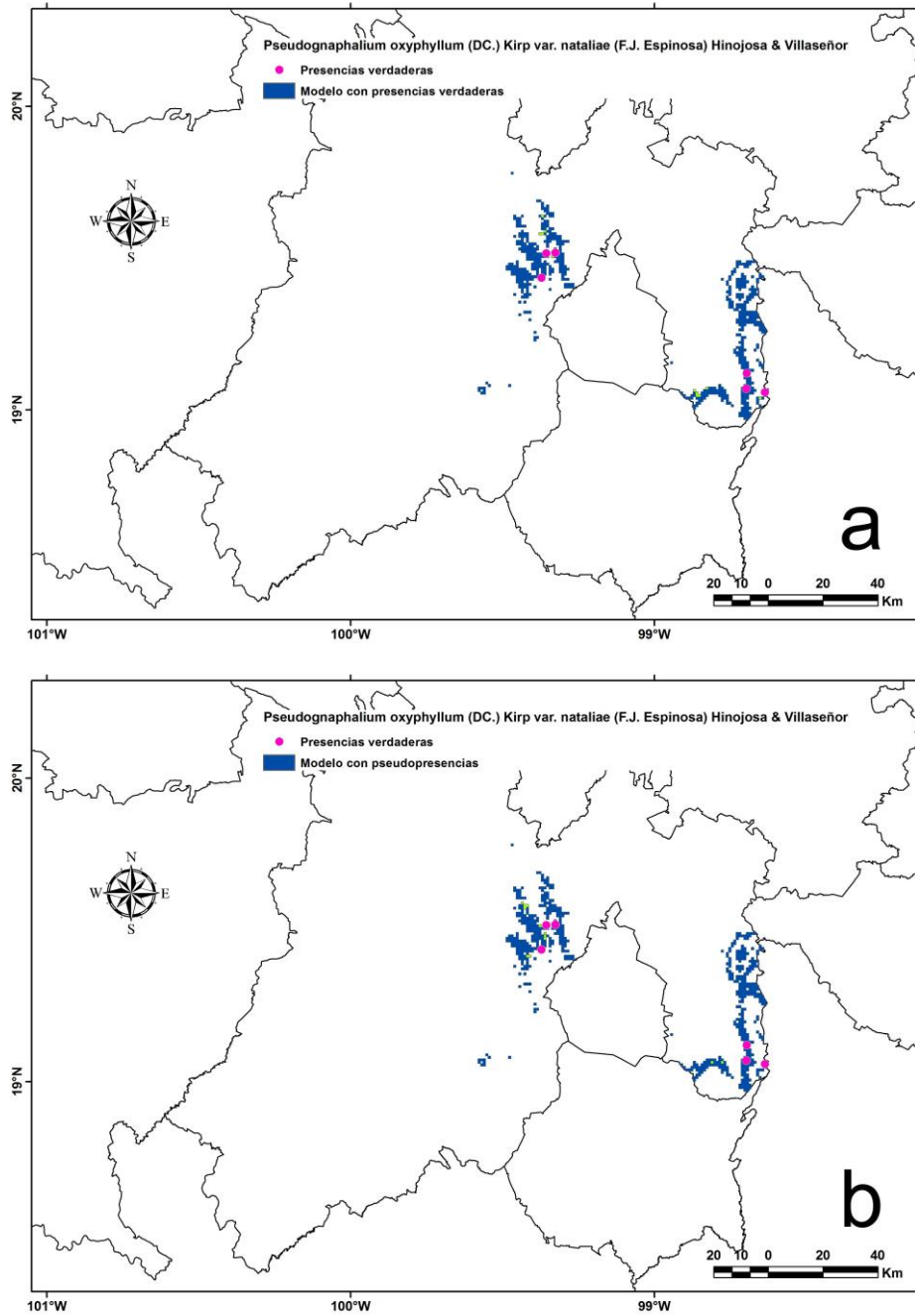


Se obtuvieron un total de 12 modelos de nicho ecológico para las seis especies endémicas de la FVT, ya que se generaron dos modelos por especie, uno con presencias verdaderas y otro con pseudo-presencias (Anexo 1). Para algunas especies, la extensión del MNE elaborado con pseudo-presencias fue muy similar a la del modelo elaborado a partir de presencias verdaderas, como es el caso de *Pseudognaphalium oxyphyllum* var. *nataliae*, (Figura 4). Para esta especie, el modelo generado a partir de presencias verdaderas cubre una extensión de 531.35 km<sup>2</sup> mientras que su modelo generado a partir de pseudo-presencias abarca 528.12 km<sup>2</sup>, una diferencia entre ambos poco mayor a 3 km<sup>2</sup> (Cuadro 5). Caso contrario ocurrió con los modelos de *Baccharis erosoricola* (Figura 5), en donde el

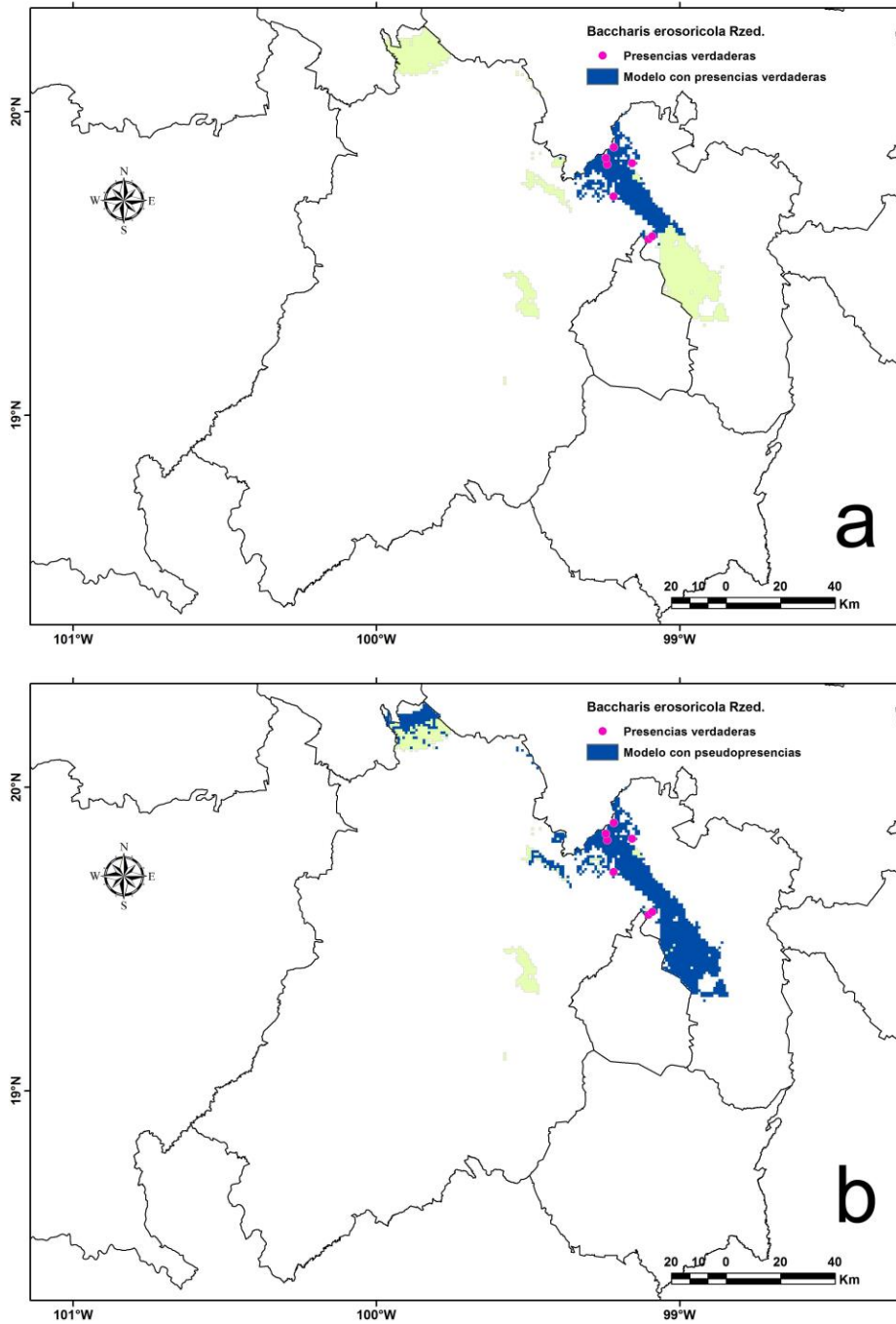
modelo con presencias verdaderas abarca únicamente 428.80 km<sup>2</sup>, mientras que su modelo con pseudo-presencias alcanza hasta 1019.91 km<sup>2</sup> (Cuadro 5).

Las pruebas realizadas en ENMTools mostraron que los modelos de nicho ecológico elaborados con presencias verdaderas y los elaborados con pseudo-presencias de las seis especies endémicas de la FVT, fueron equivalentes entre sí, presentando valores de *D* más altos que los valores percentiles al 5%, así como una sobreposición de moderada a muy alta (Cuadro 5). En cuanto a su similitud, los modelos fueron más similares entre sí que lo esperado al azar bajo un modelo nulo específico (Cuadro 5). Estas dos hipótesis de equivalencia y similitud fueron propuestas por Warren y colaboradores (2008) y en el presente trabajo se pusieron a prueba para una misma especie con modelos elaborados con conjuntos de datos distintos, pero que provenían de una misma región climática. Lo anterior dio como resultado que, al tomar registros potenciales que caractericen adecuadamente las condiciones climáticas de los puntos de presencia conocidos (pseudo-presencias), pueden generarse MNE que representan satisfactoriamente las condiciones ambientales para aquellas especies de las que poco se conoce sobre su distribución, como es el caso de las especies raras que cuentan con pocos registros. De esta manera fue posible establecer la metodología a emplear para elaborar los MNE del conjunto de 13 especies raras del Estado de México.

**Figura 4.** Modelos de nicho ecológico elaborados con presencias verdaderas (a) y con pseudo-presencias (b) para *Pseudognaphalium oxyphyllum* var. *nataliae*. El área verde es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para la especie.



**Figura 5.** Modelos de nicho ecológico elaborados con presencias verdaderas (a) y con pseudo-presencias (b) para *Baccharis erosoricola*. El área verde es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para la especie.

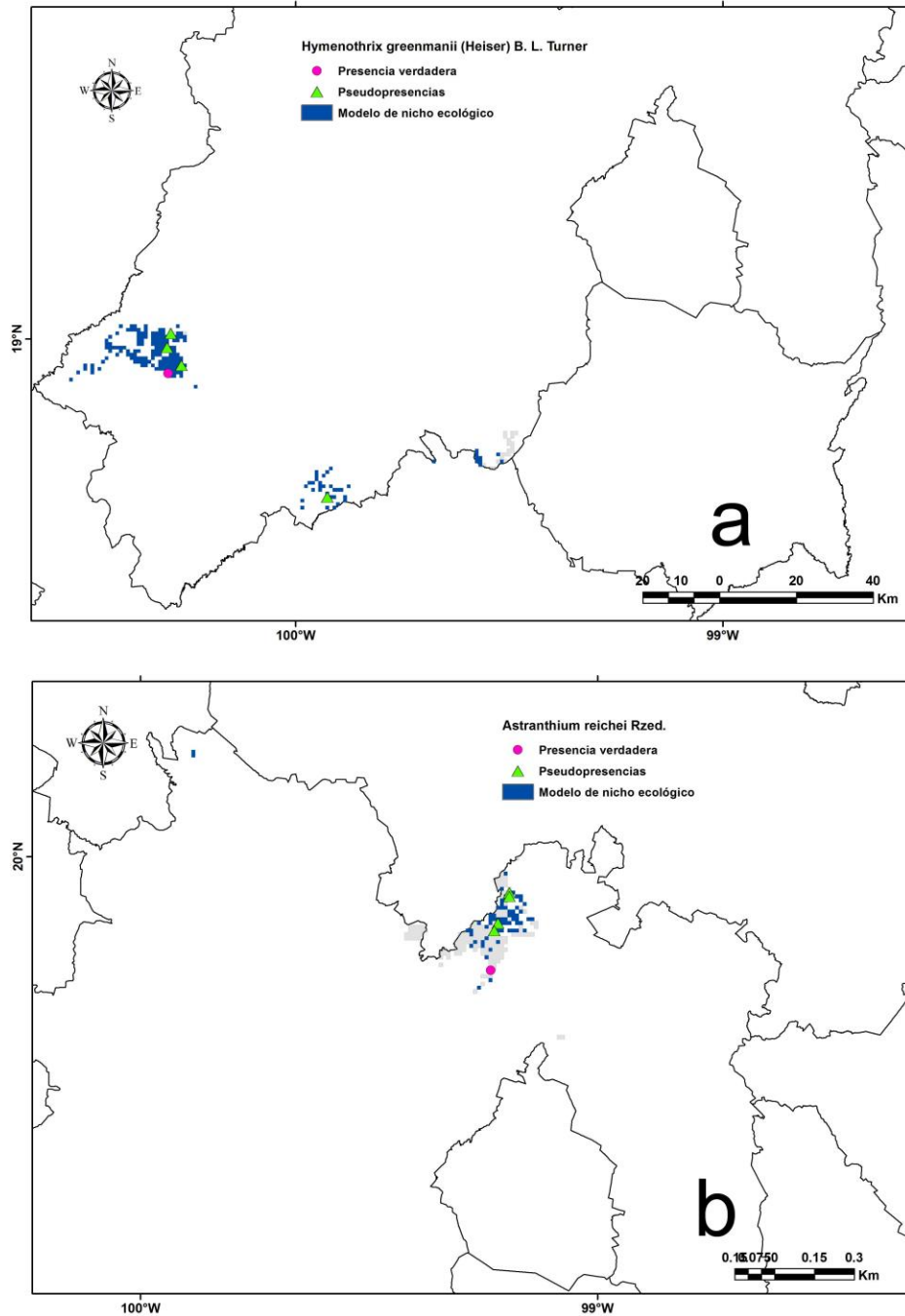


Una vez establecida la metodología a emplear con el uso de las pseudo-presencias, se elaboraron los modelos de nicho ecológico de las 13 especies raras del Estado de México (Anexo 2). De manera general, los MNE muestran que las condiciones ambientales favorables para la mayoría de las especies (12 especies) se encuentran en la parte suroeste del Estado de México, correspondiendo mayoritariamente a la provincia biótica Jalisco-Guerrero (Ferrusquía-Villafranca, 1990). Tal es, por ejemplo, el caso de *Hymenothrix greenmanii*, mientras que solo para *Astranthium reichei* las condiciones ambientales favorables se encuentran al noreste de la zona de estudio, restringidas a la provincia Neovolcanense (Figura 6). Asimismo, se observa que la extensión de los MNE de ocho de las especies raras (*Comos nitidus*, *H. greenmanii*, *Microspermum flaccidum*, *Perymenium ibarrarum*, *P. rogmacvaughii*, *Psacalium matudae*, *Sinclairia hintoniorum* y *Viguiera sultepecana*) abarcan más de la mitad de la superficie total del área de calibración del modelo (M) y únicamente los MNE de cinco especies raras (*Ageratina moorei*, *A. reichei*, *Coreocarpus ixtapanus*, *Psacalium hintonii* y *Roldana hintonii*) cubren menos de la mitad de la superficie total de la M (Cuadro 6).

Una manera de evaluar la precisión de los modelos de nicho ecológico es calcular el Área Bajo la Curva (AUC por sus siglas en inglés) y Maxent reporta dichos valores para cada uno de los modelos que realiza. Baldwin (2009) señala que valores de AUC por debajo de 0.7 se consideran malos modelos, valores entre 0.7 y 0.9 son buenos modelos y valores por arriba de 0.9 son muy buenos modelos. El Cuadro 6 reporta los valores de AUC de los modelos de nicho ecológico de las especies raras del Estado de México, elaborados a partir de presencias verdaderas junto con datos de pseudo-presencias. En general, se observó que 54% de las especies (*Coreocarpus ixtapanus*, *Cosmos nitidus*, *Microspermum flaccidum*, *Perymenium ibarrarum*, *P. rogmacvaughii*, *Psacalium matudae* y *Viguiera sultepecana*) presentan valores por arriba de 0.9, considerándose muy buenos modelos, mientras que 46% de las especies restantes (*Ageratina moorei*, *Astranthium reichei*, *Hymenothrix greenmanii*, *Psacalium hintonii*, *Roldana hintonii* y *Sinclairia hintoniorum*) presentan valores entre 0.7 y 0.9, representando buenos modelos.

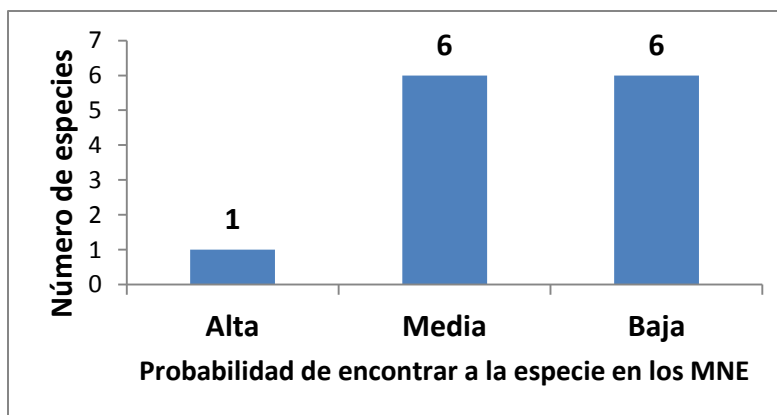


**Figura 6.** Modelos de nicho ecológico de *Hymenothrix greenmanii* (a) y de *Astranthium reichei* (b). El área gris es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para cada una de las especies.



Los centroides ambientales calculados para cada una de las especies raras fueron ubicados en sus modelos de nicho ecológico, reclasificados en mapas con probabilidad alta, medio o baja de encontrar áreas ambientalmente idóneas. Este ejercicio permitió observar que la mayoría de los centroides ambientales se ubican en pixeles con probabilidades medias (6 especies) y bajas (6 especies); únicamente para una especie su centroide se ubicó en un pixel de probabilidad alta (Figura 7).

**Figura 7.** Número de especies raras cuyo centroide ambiental se encuentra dentro de las zonas de probabilidad de presencia alta, media o baja de los modelos de nicho ecológico (MNE).



Finalmente, se realizaron dos salidas de campo a las zonas donde los MNE predecían las condiciones ambientales óptimas para encontrar a las especies, con el fin de evaluar su valor predictivo. Con base en los datos proporcionados por los modelos, se trazó una ruta de exploración que minimizara los tiempos de búsqueda, tomando en cuenta aquellas zonas donde el modelo indicaba que se reunían las condiciones ambientales favorables para encontrar a las especies. En la primera salida de exploración, se buscaron poblaciones de 4 especies (*Cosmos nitidus*, *Hymenothrix greenmanii*, *Perymenium rogmacvaughii* y *Sinclairia hintoniorum*) pero solamente se encontró una nueva localidad de *P. rogmacvaughii*, aproximadamente a 10 km del sitio de la única recolecta conocida y donde el MNE predecía condiciones ambientales óptimas. Cabe señalar que en otras localidades, donde se buscaron las plantas, no se encontraron las especies pese a que se

presentaban las condiciones ambientales favorables para su presencia. Para la segunda salida de exploración, además de los MNE, se tomaron en cuenta los centroides ambientales, con el fin de ubicarlos en la zona de estudio. En esta ocasión se buscaron poblaciones de dos especies (*Coreocarpus ixtapanus* y *Psacalium matudae*); en la búsqueda de *C. ixtapanus* se visitó la mayor cantidad de sitios que el modelo indicaba como favorables, incluyendo el pixel donde se ubicaba su centroide ambiental y donde suponíamos una mayor abundancia de individuos de la especie, pero no se tuvo éxito en encontrarla. En el caso de *P. matudae* no fue posible visitar el pixel del centroide ambiental por cuestiones de seguridad, de manera que solamente se buscó en las cercanías de uno de los puntos de recolecta ya registrados anteriormente y dónde su modelo de nicho ecológico indicaba alta probabilidad de que las condiciones ambientales fueran propicias para su ocurrencia. En esta ocasión, se obtuvieron dos nuevos registros para la especie, cada uno de ellos aproximadamente a 5 km del sitio de recolecta original, en localidades con vegetación un poco más conservada.

## **Discusión**

Los 167 dominios climáticos en los que fue dividido el Estado de México muestran la gran heterogeneidad climática que existe en la zona, ya que cada uno de los dominios representa un conjunto de unidades geográficas con características climáticas similares, es decir, en el área de estudio se encuentran 167 combinaciones climáticamente distintas entre sí. Más de la mitad de la superficie del Estado de México se encuentra inmerso en la Faja Volcánica Transmexicana, por tal razón los resultados muestran coincidencia con los encontrados por Suárez-Mota y colaboradores (2014), quienes regionalizaron a la FVT en dominios climáticos, reportando también una gran variabilidad climática.

Los dominios climáticos permitieron caracterizar las condiciones climáticas donde se encontraban los registros de recolecta conocidos de las especies endémicas de la FVT y de las especies raras; de esta manera se obtuvo para cada una de las presencias verdaderas un valor específico de cada variable climática empleada en la construcción de dichos dominios. A partir de esta caracterización, se pueden emplear los dominios climáticos como subrogados de información de las condiciones climáticas idóneas de una especie, ya que al conocer las condiciones predominantes en el único sitio conocido de la especie, se puede

extrapolar dicha información al resto de las unidades geográficas con las mismas características. Esto puede ser de utilidad cuando no se tienen datos suficientes de las especies, como es el caso de las especies raras o de muchos otros organismos que cuentan con pocos registros de recolecta. Una estrategia parecida fue utilizada por Téllez y colaboradores (2010), quienes al regionalizar la Reserva de la Biósfera del Valle de Tehuacán-Cuicatlán en dominios climáticos, observaron variaciones climáticas importantes a lo largo de la reserva, relacionadas con la diversidad de organismos; de esta manera consideraron los dominios climáticos como un subrogado de la biodiversidad.

Las pseudo-presencias, al ser seleccionadas a partir de los dominios climáticos, resultaron útiles para la elaboración de los modelos de nicho ecológico. Ellas representan sitios con condiciones climáticas semejantes al único registro de presencia conocido de una especie particular, que se espera representen presencias verdaderas potenciales. Esta idea afirma la hipótesis inicial sobre las pseudo-presencias de que, el registro conocido que ubica a la especie en un dominio climático determinado, permite suponer su presencia en todo el dominio climático.

Delimitar el área de calibración (M), a partir del dominio climático donde se encontraban las presencias verdaderas de las especies, fue importante en el desempeño de los modelos. Teóricamente ésta área representa la región geográfica a la que la especie ha tenido acceso dentro de un lapso de tiempo determinado y, al constituir una menor área (comparada con el área total del Estado de México), ajustada a los registros de presencias verdaderas, sobre la cual Maxent obtuvo los puntos de *background* para generar el modelo de nicho ecológico, ayudó a reducir la sobreestimación del modelo y a obtener mejores valores de AUC (Phillips *et al.*, 2006; Baldwin, 2009; Peterson *et al.*, 2011). Proosdij y colaboradores (2015) hacen referencia a este efecto en el desempeño de los modelos, al emplear el término de *prevalencia de la especie*, donde la definen como la fracción del área de estudio ocupada por una especie. Estos autores mencionan que el desempeño de un modelo para especies de rangos ecológica y geográficamente reducidos (baja prevalencia), es significativamente mejor que el de especies con rango más amplio, siempre que el área seleccionada sea proporcional al área de presencia y a la capacidad de dispersión de la especie.

Para elaborar los modelos de nicho ecológico de las especies estudiadas se tomaron en cuenta variables climáticas, algunos atributos topográficos, propiedades del suelo, así como índices normalizados de vegetación. Se esperaba con ello caracterizar lo mejor posible el ambiente en el cual las especies se desarrollan en el área de estudio. El total de 58 variables ambientales consideradas fue reducido con base en los resultados de un PCA, tratando de evitar una sobrestimación del modelo al emplear muy pocas variables o un sobreajuste del mismo, al utilizar un número excesivo de variables (Peterson *et al.*, 2011). De esta manera, únicamente se tomaron en cuenta 27 variables que mejor representaran los requerimientos ambientales de las especies analizadas.

La selección de distintos parámetros de regularización en la elaboración de los MNE provee información útil acerca de qué valor de regularización es el más apropiado para mejorar las predicciones de los MNE de las especies, según lo recomendado por la literatura (Elith *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudik, 2008; Radosavljevic y Anderson, 2014). Al modificar el valor que Maxent tiene por defecto, se observó que al emplear valores de regularización que toman en cuenta el número de registros de recolecta de la especie, se producen modelos con un mejor desempeño. Por lo tanto, modificar parámetros que Maxent tiene predeterminados (como el de regularización), mejora las predicciones de los modelos siempre y cuando dichos cambios se realicen en función de los datos y características de la especie.

Los modelos de nicho ecológico de las especies endémicas de la FVT elaborados con pseudo-presencias, coincidieron en gran medida con el área predicha por los modelos construidos con las presencias verdaderas. En algunas ocasiones, un modelo abarcó la mayor parte de la extensión del modelo con presencias verdaderas, o bien, predijo nuevas áreas. En este caso, las pseudo-presencias mostraron ser útiles para producir MNE que predijeron áreas donde se encontraban los registros de presencia verdadera. Se puede argumentar que la información ambiental que caracteriza a las pseudo-presencias, es tan relevante como los datos verdaderos acerca de la distribución de una especie cuando se evalúan a partir de los dominios climáticos.

Al comparar los dos modelos de nicho ecológico (presencias verdaderas vs. pseudo-presencias) de cada una de las seis especies endémicas de la FVT, utilizando los algoritmos

de ENMTools, se observó que las seis especies presentaron equivalencia de nicho entre sus modelos, es decir, no presentaron diferencias estadísticamente significativas entre ellos. Este procedimiento permitió apoyar nuestra hipótesis de que las pseudo-presencias, seleccionadas a partir de los dominios climáticos, permiten generar modelos de nicho ecológico para especies raras que cuentan con pocos registros de recolecta. Además, permitió establecer una metodología a emplear con las especies raras del Estado de México, que cuentan con menos de 5 registros de recolecta.

La comparación entre la superficie abarcada por los modelos de nicho ecológico de las especies raras y la superficie total del área de calibración (M), muestra que los modelos de las especies raras abarcan más de la mitad de superficie de la M y solamente unos cuantos comprenden una pequeña porción de la superficie total de la M. La gran extensión podría ser resultado de una sobreestimación de sus modelos; sin embargo, no dejan de ser modelos informativos, ya que pueden tomarse como base para llevar a cabo trabajo de campo en sitios donde el modelo predice áreas ambientalmente idóneas para encontrar a la especie y conseguir nuevos registros. Tal fue el caso de *Perymenium rogmavaghii* y *Psacalium matudae*, cuyos modelos abarcan más de la mitad de la superficie de su área de calibración correspondiente, pero al realizar trabajo de campo se obtuvieron nuevos registros para las dos especies. Resultados similares fueron obtenidos por Jackson y Robertson (2011), quienes a partir de tres registros de recolecta de una especie de mamífero, elaboraron un modelo que les permitió identificar zonas potencialmente adecuadas para encontrar a la especie, ubicando con ello otra nueva población de la especie aproximadamente a 10 km de los sitios de recolecta conocidos.

La evaluación del desempeño de los MNE de las especies raras, considerando los valores de AUC, resultó que para la mayoría de las especies se obtuvieron de muy buenos a buenos modelos, según los valores de AUC que Baldwin (2009) propuso para evaluar el desempeño de un MNE. Tales resultados apoyan la idea de que el uso de las pseudo-presencias en la elaboración de modelos de nicho, permite generar modelos estadísticamente robustos. En consecuencia, la metodología propuesta parece ser una alternativa de uso ante la carencia de registros de presencia para muchas especies de plantas en México. Los MNE así obtenidos, servirán para orientar el futuro trabajo de campo e

incrementar el número de nuevos registros de recolecta, así como un mejor conocimiento de la distribución geográfica y ambiental de las especies.

La sobreposición de los centroides ambientales con sus respectivos MNE de las especies raras, reclasificados en probabilidades altas, medias y bajas, mostraron que en la mayoría de los casos, no existe una correspondencia entre las condiciones ambientales más favorables que el modelo predice (alta probabilidad) y sus centroides ambientales. Se esperaba encontrar tal correspondencia, pues de acuerdo con la “hipótesis centro-abundante”, se esperaba encontrar una mayor abundancia de los individuos de la especie en su centroide, donde se combinan altas condiciones bióticas y abióticas favorables para la sobrevivencia y reproducción de la especie (Brown, 1995). Nuestros resultados apoyan más bien las ideas de VanDerWal y colaboradores (2009), quienes señalan que este patrón no siempre ocurre; a veces el centroide se ubica en zonas marginales no necesariamente donde se combinan las condiciones óptimas. Estos últimos autores mencionan que, cuando la idoneidad ambiental es alta, una especie puede ser abundante pero no es necesariamente así, ya que otros factores abióticos (por ejemplo el microclima), interacciones bióticas o limitaciones en la dispersión, limitan de alguna manera la abundancia en aquellas áreas óptimas, las cuales no necesariamente fueron consideradas al momento de elaborar el modelo de nicho ecológico de una especie. En el caso de las especies raras, es difícil conocer qué variables determinan su presencia o su abundancia, o si la colecta se realizó en las poblaciones marginales u óptimas, ya que poco se conoce de ellas y mucho menos se tienen datos precisos de su abundancia.

La naturaleza misma de la especies, es decir, que sean muy raras, con rangos geográficos muy restringidos y abundancias bajas (Gaston, 1994), dificulta su detección en los trabajos de campo. Aún con estas consideraciones, estimar el nicho ecológico a partir del uso de pseudo-presencias, así como calcular el centroide ambiental de una especie rara, puede ser de gran ayuda para ampliar el conocimiento sobre los ambientes donde pudiera encontrarse y facilitar en gran medida, un posterior trabajo de campo para encontrar nuevos registros verdaderos.

Las dos salidas de campo exploratorias, realizadas para evaluar el valor predictivo de los MNE, permitieron incorporar, tres nuevos registros para dos de las 6 especies raras

que se buscaron. Cabe señalar que en muchas de las localidades donde se buscaron poblaciones, pese a que se reunían las condiciones ambientales favorables para que varias de ellas estuvieran presentes, no se encontraron. Entre las posibles explicaciones de su ausencia se puede señalar la gran transformación del hábitat, ya que en diversas ocasiones el escenario ambiental era el óptimo para que la especie en cuestión creciera y se desarrollara, pero a los alrededores de la zona se encontraban asentamientos humanos, cultivos o criaderos de aves de corral, entre otros; además, en varias ocasiones los pobladores reportaron el uso de herbicidas en la zona. Dicha situación se confirmó al observar en una modificación del mapa de vegetación y uso de suelo de la Serie IV de INEGI, que gran parte de la superficie del Estado de México (81%) se encuentra con vegetación transformada, mientras que únicamente una pequeña porción de su superficie (19%) cuenta con vegetación primaria (Figura 8). Bajo esta situación, se puede deducir que las especies raras toleran muy poco el grado de perturbación de su entorno, lo cual disminuye de manera considerable la probabilidad de encontrarlas en las condiciones ambientales favorables que el modelo predice, aunque tampoco se puede asegurar hasta el momento, que dichas especies se hayan extinguido.

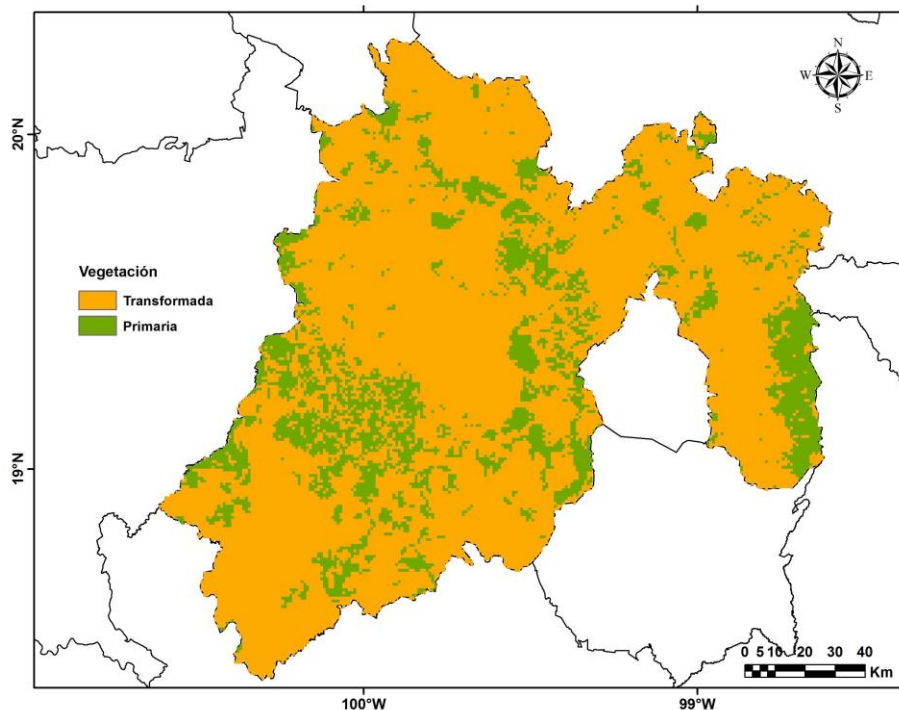
Podría considerarse de nueva cuenta que la característica de rareza de las especies analizadas en este estudio, influye en no haberlas encontrado en el trabajo de campo, ya que como Gaston (1994) señaló, dichas especies presentan rangos geográficos restringidos, por lo que el cambio de uso de suelo o la transformación de la vegetación original, constriñen aún más su distribución. Esta explicación solo podrá confirmarse con un trabajo de muestreo más exhaustivo, buscando en zonas adicionales con vegetación más conservada, donde el modelo de nicho ecológico prediga su presencia.

En general, la ausencia de información sobre la distribución geográfica de muchas especies de organismos en México y el mundo, sobre todo de aquellas especies raras y/o amenazadas, ha sido una gran inquietud para los científicos a lo largo de los años. Por ello, han tratado de resolver de alguna manera esta problemática mediante diversas metodologías que se aproximen a un mejor entendimiento de la biología de dichas especies. Así, se han desarrollado numerosas estrategias implementadas de alguna forma en modelos de nicho ecológico y de distribución potencial (Guisan *et al.*, 2006; Pearson *et al.*, 2007; Ferreira de



Siqueira *et al.*, 2009; Lomba *et al.*, 2010; Jackson y Robertson, 2011), en el cálculo de distancias de similitud a los registros de recolecta conocidos (Boetsch *et al.*, 2003; De Siqueira *et al.*, 2009), así como análisis bioclimáticos que permitan aproximarse al conocimiento de los límites de la distribución de especies con pocos registros (Pearce y Lindenmayer, 1998).

**Figura 8.** Distribución de la vegetación primaria y transformada en el Estado de México, modificado del mapa de vegetación y uso de suelo de INEGI (Serie IV).



La metodología propuesta en el presente estudio, junto con las aportaciones realizadas hasta el momento, pretenden ampliar el conocimiento sobre aquellas especies que cuentan con pocos registros y de las especies raras, con lo cual puedan implementarse mejores estrategias de muestreo en campo para incrementar el número de nuevos registros, así como implementar estrategias para su conservación y manejo.

## Conclusiones

Los dominios climáticos del Estado de México a partir de los cuales se obtuvieron las pseudo-presencias, con las cuales se elaboraron los modelos de nicho ecológico de seis especies endémicas de la Faja Volcánica Transmexicana, permitieron poner a prueba el uso de dichas pseudo-presencias y con ello definir una metodología para implementarla con las especies raras, con cinco o menos registros de recolecta. Una vez elaborados los MNE de las especies endémicas de la FVT, fueron comparados con las métricas adecuadas y se observó que, tanto los modelos generados con registros de presencia verdadera como los elaborados con pseudo-presencias, eran equivalentes y similares entre sí, lo cual permitió comprobar la utilidad de las pseudo-presencias en la construcción de MNE para especies raras con pocos registros. Por lo tanto, la metodología aquí propuesta es una alternativa ante la carencia de información sobre la distribución de muchas especies, la cual puede ser de gran valor si se emplea como base para orientar el trabajo de campo y así, incrementar el número de nuevos registros de recolecta para diversas especies de México.

Los centroides ambientales y la validación predictiva de los modelos de nicho ecológico con trabajo de campo, fue importante para complementar lo ya obtenido con la construcción de los MNE. De esta manera se pudo ampliar el conocimiento acerca de las especies raras, de las cuales se conoce muy poco hasta el momento. Queda mucho por estudiar, ya que este trabajo es tan solo una pequeña contribución al conocimiento del campo de la modelación de nicho ecológico; cada nueva estrategia, cada nueva aportación a las inquietudes que surgen día con día en esta área, la van enriqueciendo y sobre todo, van mejorando el conocimiento que puede tenerse hasta la fecha. Es necesario seguir explorando de manera interdisciplinaria aquellas oportunidades que la ausencia de información genera y, con ello, comprender mejor la naturaleza de nuestro entorno y los seres vivos que lo conforman.

## Literatura citada

- de Araújo, C. B., L. O. Marcondes-Machado y G. C. Costa. 2014. The importance of biotic interactions in species distribution models: a test of the Eltonian noise hypothesis using parrots. *Journal of Biogeography* 41: 513-523.
- Austin, M. P. y T. M. Smith. 1989. A new model for the continuum concept. *Vegetatio* 83: 35-47.
- Baldwin, R. A. 2009. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. *Entropy* 11: 854-866.
- Belbin, L. 2004. PATN Versión 3.03. Blatant fabrications PTY Ltd. Australia.
- Boetsch, J. R., F. K. Van Manen y J. D. Clark. 2003. Predicting rare plant occurrence in Great Smoky Mountains National Park, USA. *Natural Areas Journal* 23: 229-237.
- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255-279.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press. Estados Unidos de América. 269 p.
- Burnham, K. P. y D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach*. Springer. New York. 488 p.
- Carmel, Y. y L. Stoller-Cavari. 2006. Comparing environmental and biological surrogates for biodiversity at a local scale. *Israel Journal of Ecology and Evolution* 52: 11-27.
- Cruz-Cárdenas, G., J. L. Villaseñor, L. López-Mata y E. Ortiz. 2012. Potential distribution of humid mountain forest in Mexico. *Botanical Sciences* 90: 331-340.
- Dewdney, A. K. 1998. A general theory of the sampling processes with applications to the “veil line”. *Theoretical Population Biology* 54: 294-302.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, 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. McC. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz y N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.

Fernández-Eguiarte, A., J. Zavala-Hidalgo, R. Romero-Centeno y R. Lobato-Sánchez. 2011. Parámetros bioclimáticos (1902-2011). UNIATMOS, Centro de Ciencias de la Atmósfera, UNAM. Gerencia de Meteorología, SMN, CONAGUA.

Ferrera de Siqueira, M., G. Durigan, P. de M. Júnior y A. T. Peterson. 2009. Something from nothing: Using landscape similarity and ecological niche modeling to find rare plant species. *Journal for Nature Conservation* 17: 25-32.

Ferrusquía-Villafranca, I. 1990. Provincias Bióticas (con énfasis en criterios morfotectónicos). Escala 1:4 000 000. En: *Regionalización Biogeográfica*, IV.8.10. Atlas Nacional de México. Vol. II. Instituto de Geografía, UNAM. México.

Franklin, J. y J. A. Miller. 2009. *Mapping species distributions. Spatial inference and prediction*. Cambridge University Press. Nueva York, Estados Unidos de América. 320 p.

Franklin, J., F. W. Davis, M. Ikegami, A. D. Syphard, L. E. Flint, A. L. Flint y L. Hannah. 2013. Modeling plant species distributions under future climates: how fine scale do climate projections need to be? *Global Change Biology* 19: 473-483.

Franklin, J., K. E. Wejnert, S. A. Hathaway, C. J. Rochester y R. N. Fisher. 2009. Effect of species rarity on the accuracy of species distribution models for reptiles and amphibians in southern California. *Diversity and Distributions* 15: 167-177.

Gaston, K. J. 1994. *Rarity*. Chapman & Hall. Londres. 205 p.

Giannini, T. C., D. S. Chapman, A. M. Saraiva, I. Alves-dos-Santos y J. C. Biesmeijer. 2013. Improving species distribution models using biotic interactions: a case study of parasites, pollinators and plants. *Ecography* 36: 649-656.

Giulietti, A. M. y J. R. Pirani. 1988. Patterns of geographic distribution of some plant

species from the Espinhaço range, Minas Gerais and Bahia, Brasil. En Proceedings of a workshop of neotropical distribution patterns. Academia Brasileira de Ciências. Rio de Janeiro. 39-69 p.

Guisan, A., O. Broennimann, R. Engler, M. Vust y N. G. Yoccoz. 2006. Using niche-based models to improve the sampling of rare species. *Conservation Biology* 20: 501–511.

Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia. Quantitative Biology* 22: 415–427.

Jackson, C. R. y M. P. Robertson. 2011. Predicting the potential distribution of an endangered cryptic subterranean mammal from few occurrence records. *Journal for Nature Conservation* 19: 87-94.

Kunin, W. E. y K. J. Gaston. 1997. *The biology of rarity*. Chapman & Hall. London. 280 p.

Leathwick, J. R., J. McC. Overton y M. Mcleod. 2003. An environmental domain classification of New Zealand and its use as a tool for biodiversity management. *Conservation Biology* 17: 1612-1623.

Llorente-Bousquets, J. y S. Ocegueda. 2008. Estado del conocimiento de la biota. En *Capital Natural de México. Conocimiento actual de la biodiversidad. Vol. I. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F.* 283-322 p.

Lomba, A., L. Pellissier, C. Randin, J. Vicente, F. Moreira, J. Honrado y A. Guisan. 2010. Overcoming the rare species modelling paradox: A novel hierarchical framework applied to an Iberian endemic plant. *Biological Conservation* 143: 2647-2657.

Lomolino, M. V., B. R. Riddle y J. H. Brown. 2006. *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. United States of America. 845 p.

López-Mata, L., J. L. Villaseñor, G. Cruz-Cárdenas, E. Ortiz y C. Ortiz-Solorio. 2012. Predictores ambientales de la riqueza de especies de plantas del bosque húmedo de montaña de México. *Botanical Sciences* 90: 27-36.

Mateo, R. G., A. M. Felicísimo y J. Muñoz. 2011. Modelos de distribución de especies:

Una revisión sintética. Revista Chilena de Historia Natural 84: 217-240.

Morgan, F. 2007. Environmental domains of Antarctica. Version 2. Final report. Antarctica New Zealand. Department of Conservation. New Zealand. 89 p.

Myers, A. A. y P. S. Giller. 1988. Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions. Capítulo 5: Endemism: a botanical perspective. Chapman & Hall. Londres. 578 p.

Newbold, T. 2010. Applications and limitations of museum data for conservation and ecology, with particular attention to species distribution models. Progress in Physical Geography 34: 3-22.

Pearce, J. y D. Lindenmayer. 1998. Bioclimatic analysis to enhance reintroduction biology of the endangered helmeted honeyeater (*Lichenostomus melanops cassidix*) in Southeastern Australia. Restoration Ecology 6: 238-243.

Pearson, R. G., C. J. Raxworthy, M. Nakamura y 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.

Peterson, A. T. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. Biodiversity Informatics 3: 59-72.

Peterson, A. T. y J. Soberón. 2012. Species distribution modeling and ecological niche modeling: Getting the concepts right. Natureza & Conservação 10: 1-6.

Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, R. P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura y M. Bastos. 2011. Ecological niches and geographic distributions. Princeton University Press. Reino Unido. 314 p.

Phillips, S., R. Anderson y R. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling 190: 231-259.

Phillips, S. y M. Dudik. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. Ecography 31: 169-175.

- Proosdij, A. S. J., M. S. M. Sosef, J. J. Wieringa y N. Raes. 2015. Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography* 38: 1-11.
- Radosavljevic, A. y R. P. Anderson. 2014. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography* 41: 629-643.
- Raxworthy, C. J., E. Martínez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G. E. Schneider, M. A. Ortega-Huerta y A. T. Peterson. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* 426: 837-841.
- Rödger, D y J. O. Engler. 2011. Quantitative metrics of overlaps in Grinnellian niches: advances and possible drawbacks. *Global Ecology and Biogeography* 20: 915-927.
- Rotenberry, J. T., K. L. Preston y S. T. Knick. 2006. GIS-based niche modeling for mapping species habitat. *Ecology* 87: 1458-1464.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21.
- Sarukhán, J., P. Koleff, J. Carabias, J. Soberón, R. Dirzo, J. Llorente-Bousquets, G. Halffter, R. González, I. March, A. Mohar, S. Anta y J. de la Maza. 2009. Capital natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. 100 p.
- Soberón, J. M. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10: 1115-1123.
- Soberón, J. M., J. B. Llorente y L. Oñate. 2000. The use of specimen-label databases for conservation purposes: an example using Mexican Papilionid and Pierid butterflies. *Biodiversity and Conservation* 9: 1441-1466.
- Soberón, J. y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.

Soberón, J. y M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 19644-19650.

Suárez-Mota, M. E., O. Téllez-Valdés y E. Martínez-Meyer. 2014. Dominios climáticos de las áreas naturales protegidas del Eje Volcánico Transversal de México. *Geofocus. Revista Internacional de Ciencia y Tecnología de la Información Geográfica* 14: 120-143.

Téllez, O., V. Farías, P. Dávila, J. Louis, R. Lira y F. J. Botello. 2010. Mammalian diversity in climatic domains for the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 863-874.

Toledo, V. M. 1993. La riqueza florística de México: un análisis para conservacionistas. En S. Guevara, P. Moreno-Casasola y J. Rzedowski (eds.). *Logros y perspectivas del conocimiento de los recursos vegetales de México en vísperas del siglo XXI*. Instituto de Ecología, A. C., Sociedad Botánica de México. Xalapa, Veracruz. México. 109-123 p.

VanDerWal, J., L. P. Shoo, C. N. Johnson y S. E. Williams. 2009. Abundance and the environmental niche: Environmental suitability estimated from niche models predicts the upper limit of local abundance. *The American Naturalist* 174: 282-291.

Villaseñor, J. L., G. Ibarra y D. Ocaña. 1998. Strategies for the conservation of Asteraceae in Mexico. *Conservation Biology* 12: 1066-1075.

Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28: 160-167.

Villaseñor, J. L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75: 105-135.

Villaseñor, J. L. y E. Ortiz. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 134-142.

Warren, D. L., R. E. Glor y M. Turelli. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62: 2868-2883.

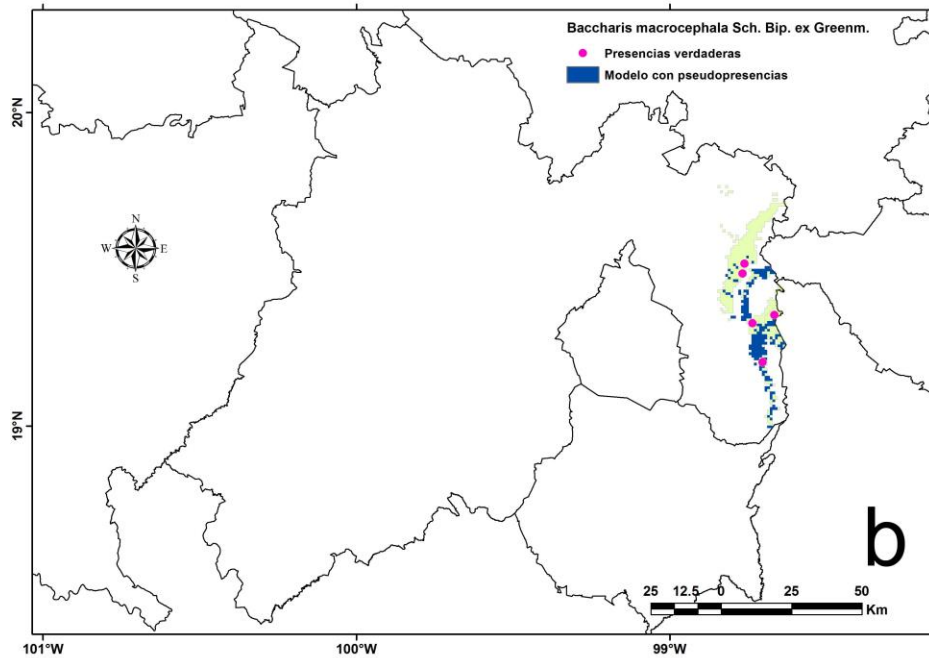
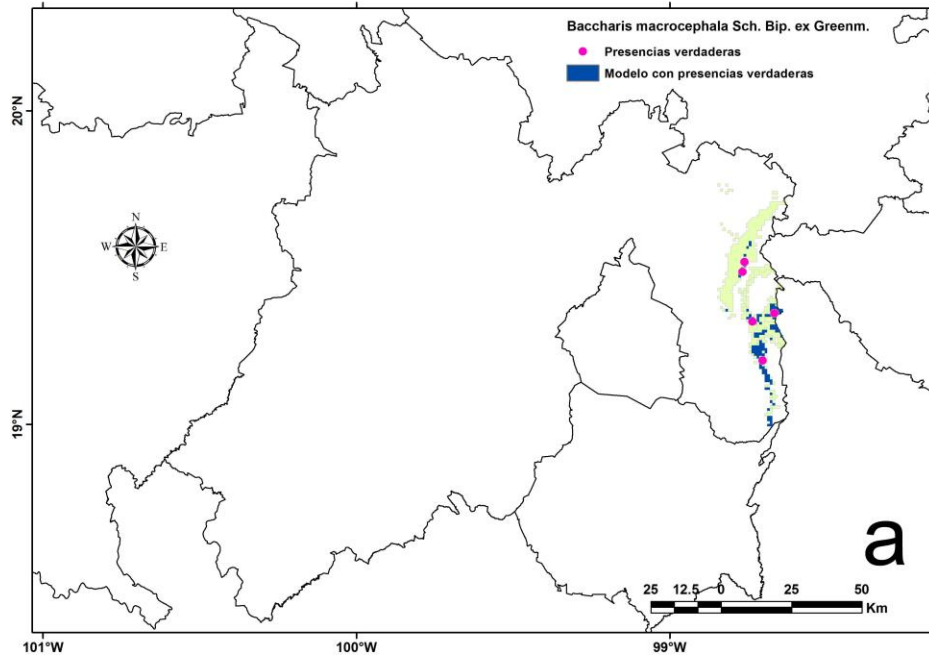


Warren, D. L., R. E. Glor y M. Turelli. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33:607-611.

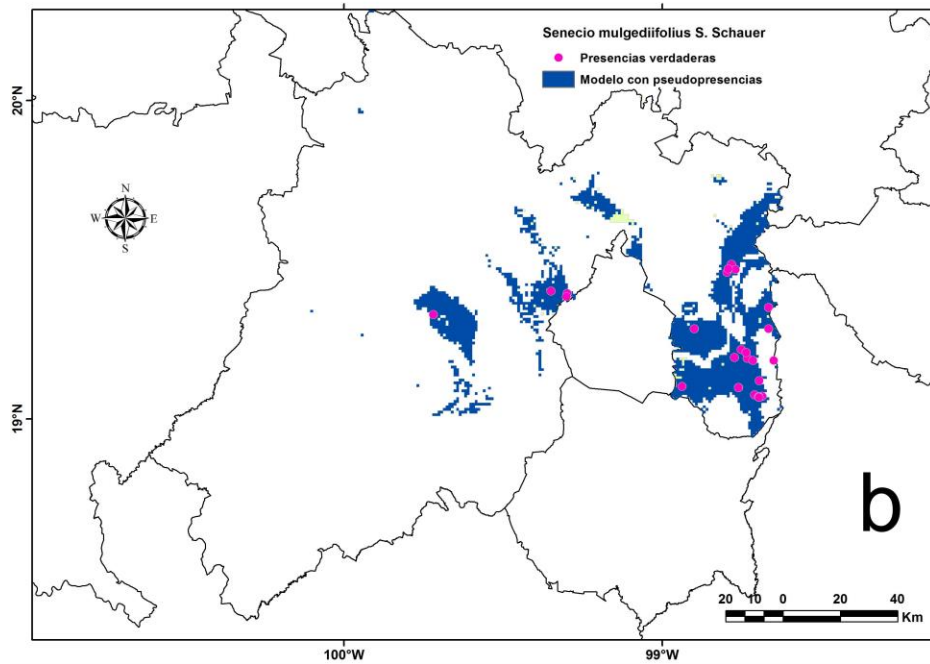
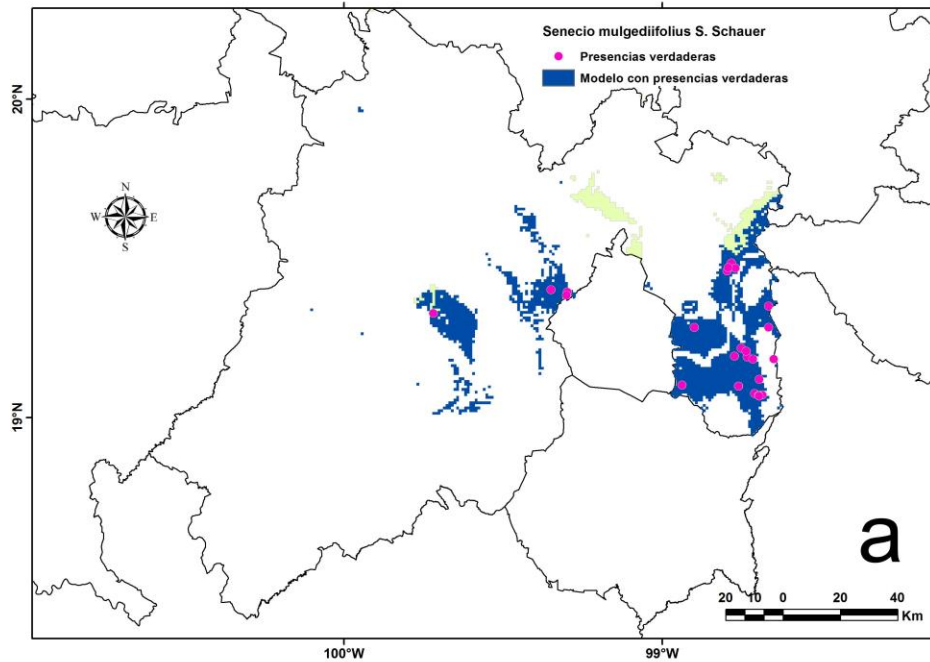
Warren, D. L. y S. N. Seifert. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological applications* 21: 335-342.

Yañez-Arenas, C., E. Martínez-Meyer, S. Mandujano y O. Rojas-Soto. 2012. Modelling geographic patterns of population density of the White-tailed deer in central Mexico by implementing ecological niche theory. *Oikos* 121: 2081-2089.

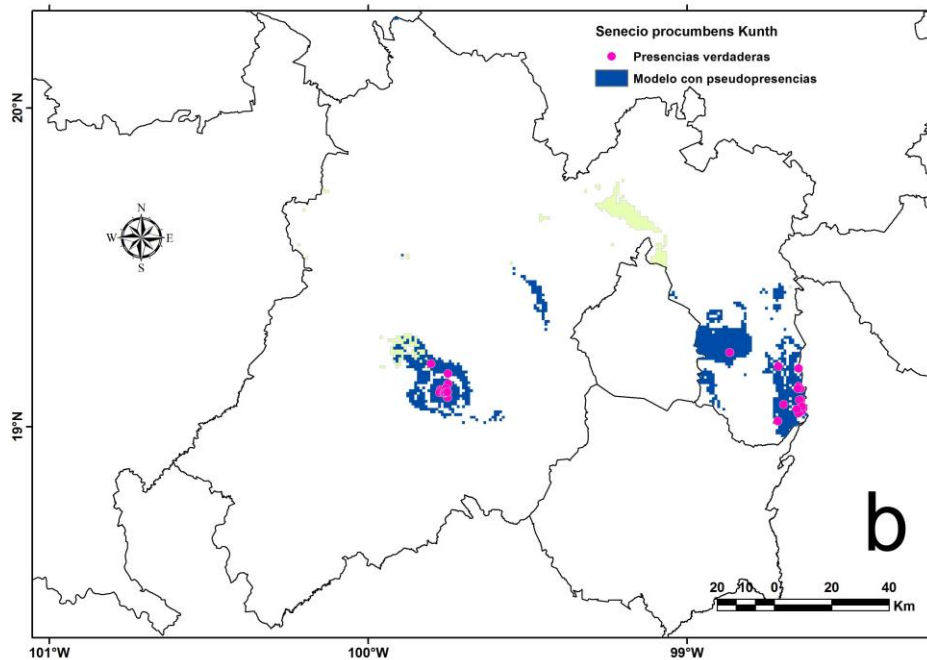
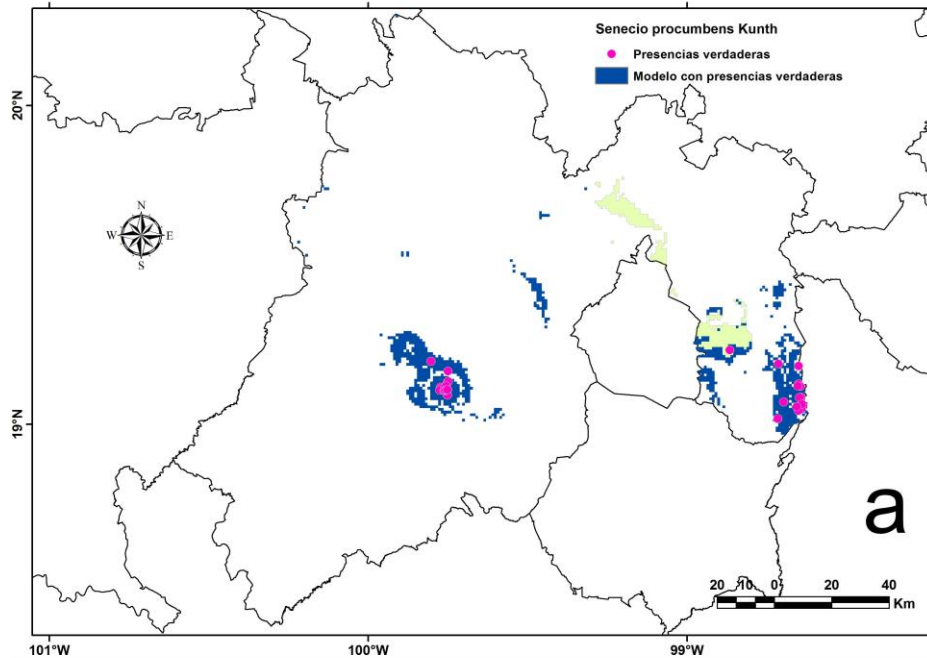
**Anexo 1.** Modelos de nicho ecológico elaborados con presencias verdaderas (a) y con pseudo-presencias (b) de las especies endémicas de la Faja Volcánica Transmexicana. El área verde es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para la especie.



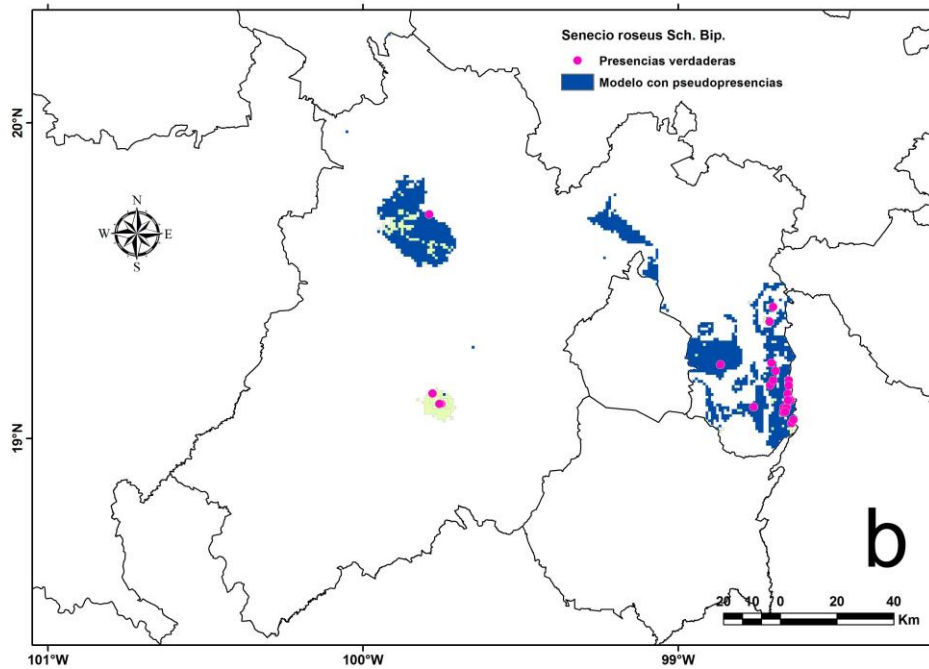
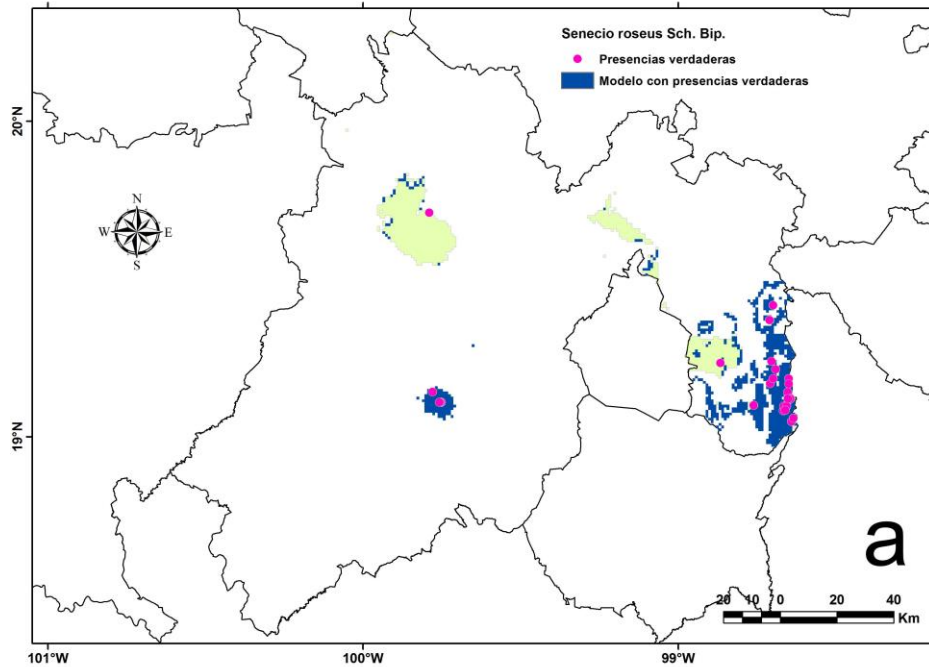
**Anexo 1 (continuación).** Modelos de nicho ecológico elaborados con presencias verdaderas (a) y con pseudo-presencias (b) de las especies endémicas de la Faja Volcánica Transmexicana. El área verde es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para la especie.



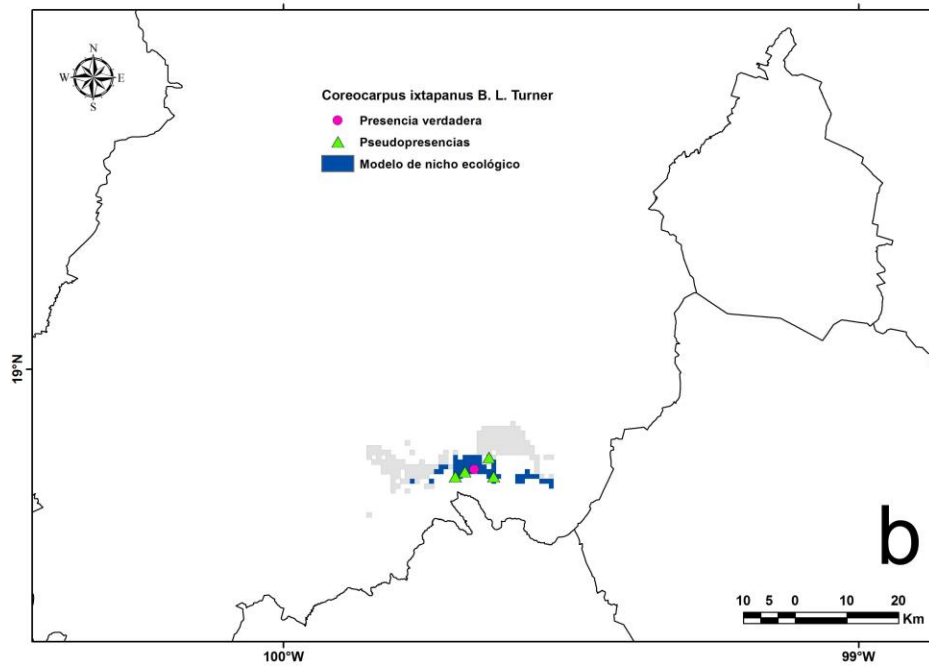
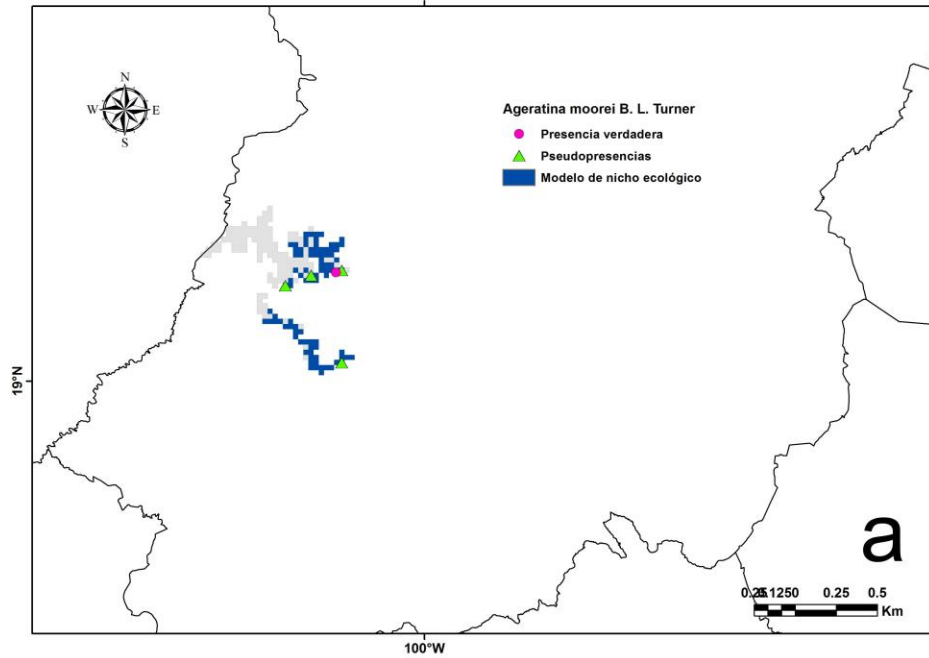
**Anexo 1 (continuación).** Modelos de nicho ecológico elaborados con presencias verdaderas (a) y con pseudo-presencias (b) de las especies endémicas de la Faja Volcánica Transmexicana. El área verde es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para la especie.



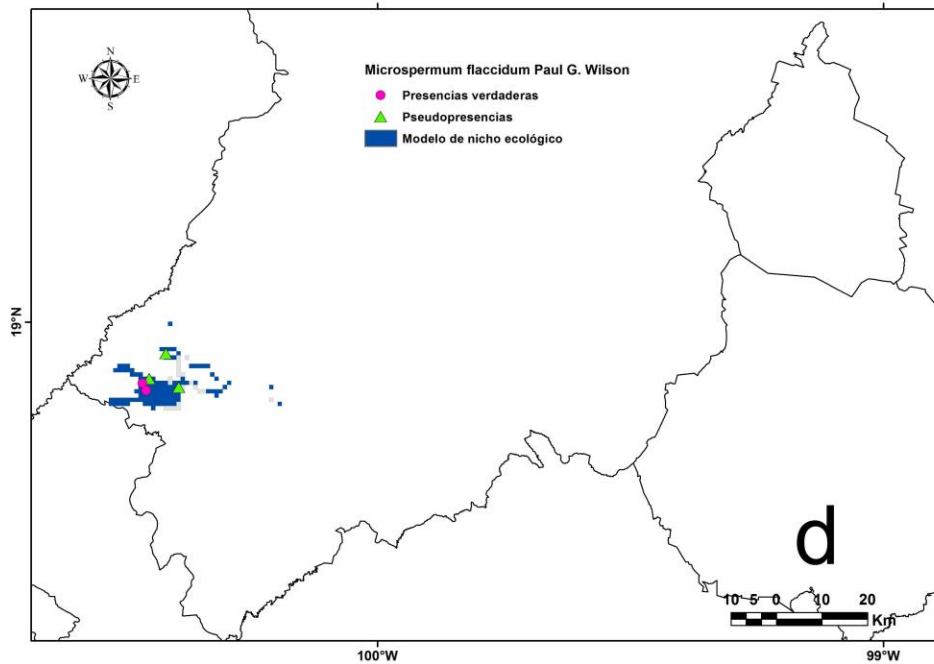
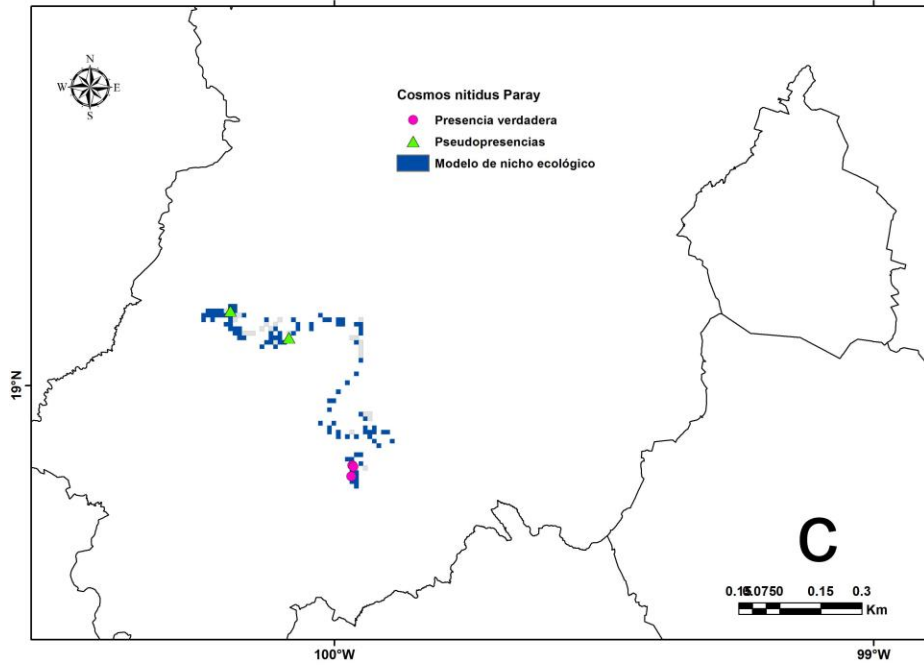
**Anexo 1 (continuación).** Modelos de nicho ecológico elaborados con presencias verdaderas (a) y con pseudo-presencias (b) de las especies endémicas de la Faja Volcánica Transmexicana. El área verde es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para la especie.



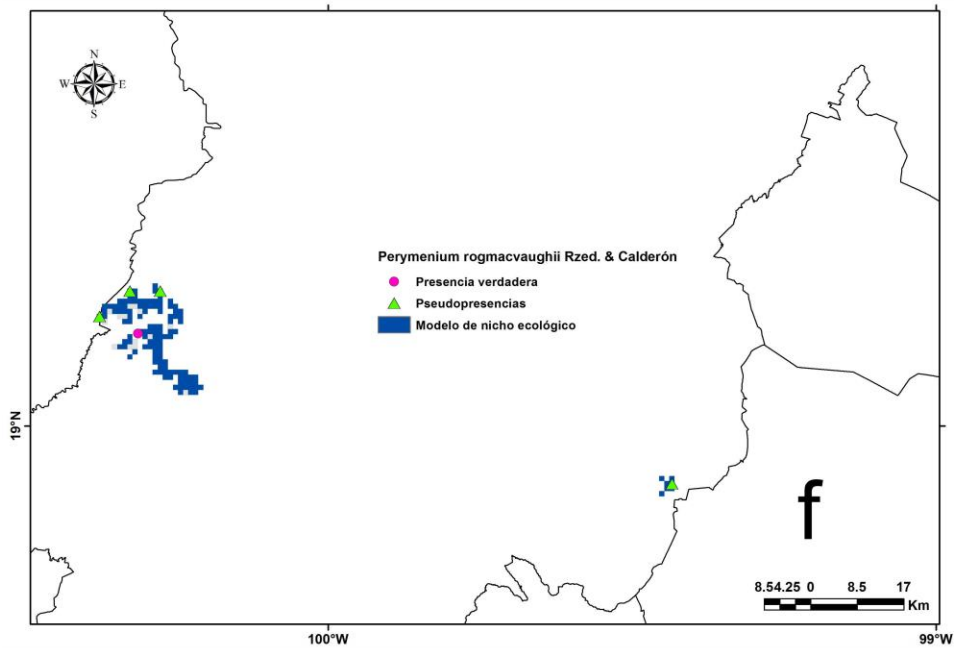
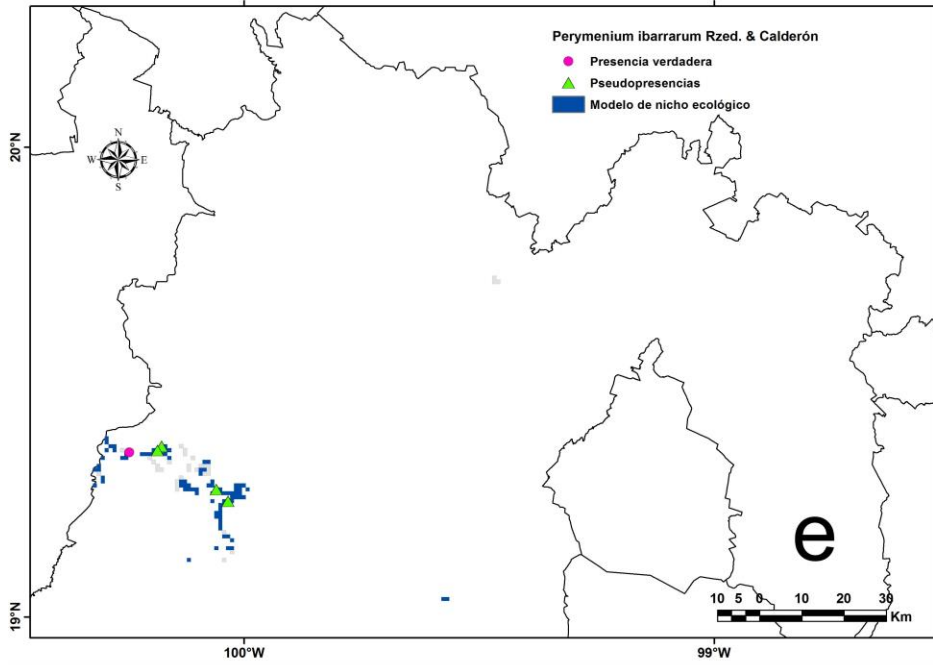
**Anexo 2.** Modelos de nicho ecológico de las especies raras del Estado de México. El área gris es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para cada una de las especies. *Ageratina moorei* (a) y *Coreocarpus ixtapanus* (b).



**Anexo 2 (continuación).** Modelos de nicho ecológico de las especies raras del Estado de México. El área gris es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para cada una de las especies. *Cosmos nitidus* (c) y *Microspermum flaccidum* (d).

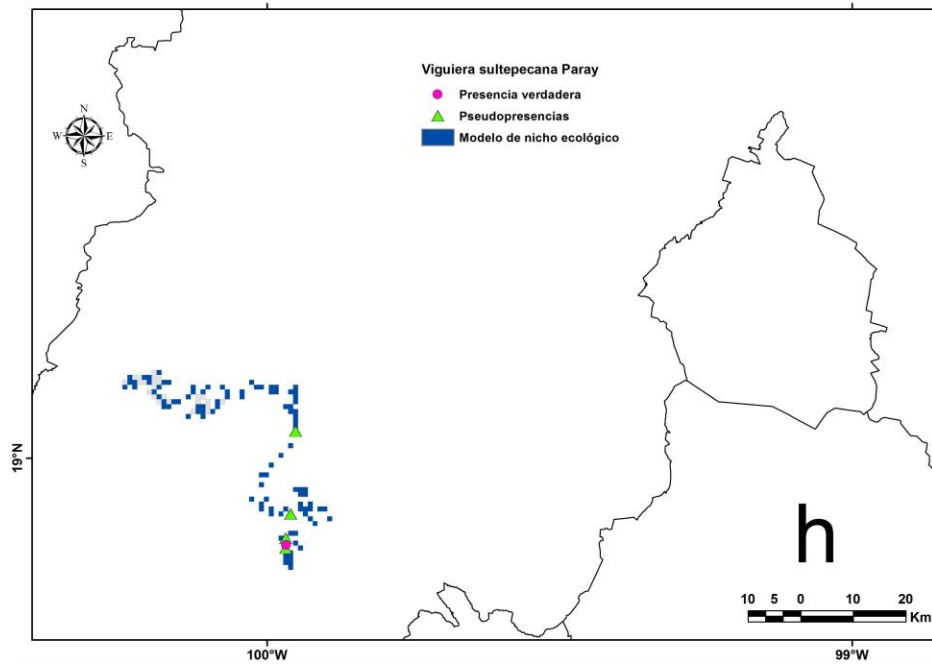
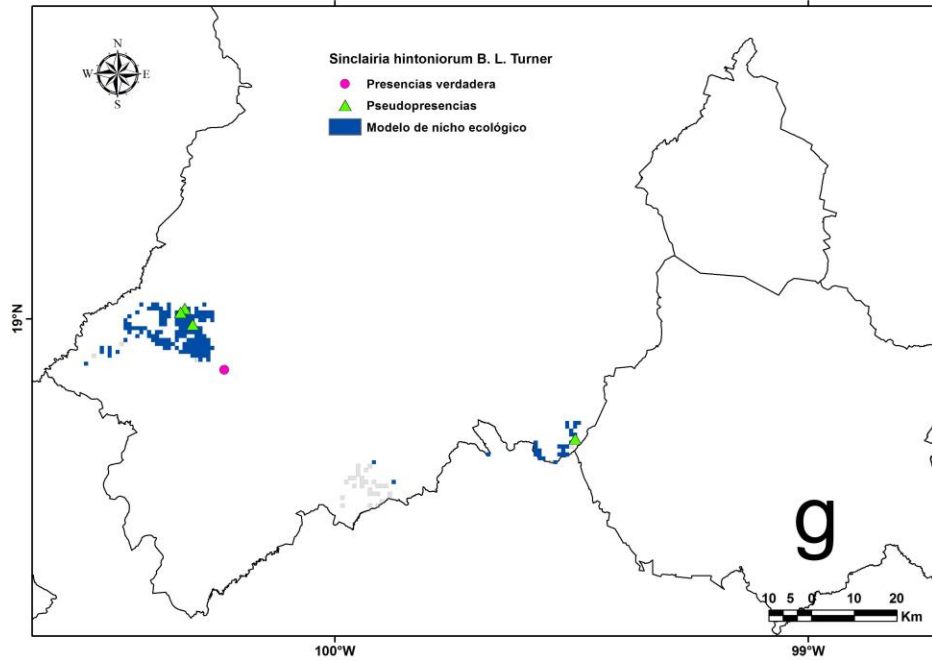


**Anexo 2 (continuación).** Modelos de nicho ecológico de las especies raras del Estado de México. El área gris es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para cada una de las especies. *Perymenium ibarrarum* (e) y *P. rogmavaghii* (f).

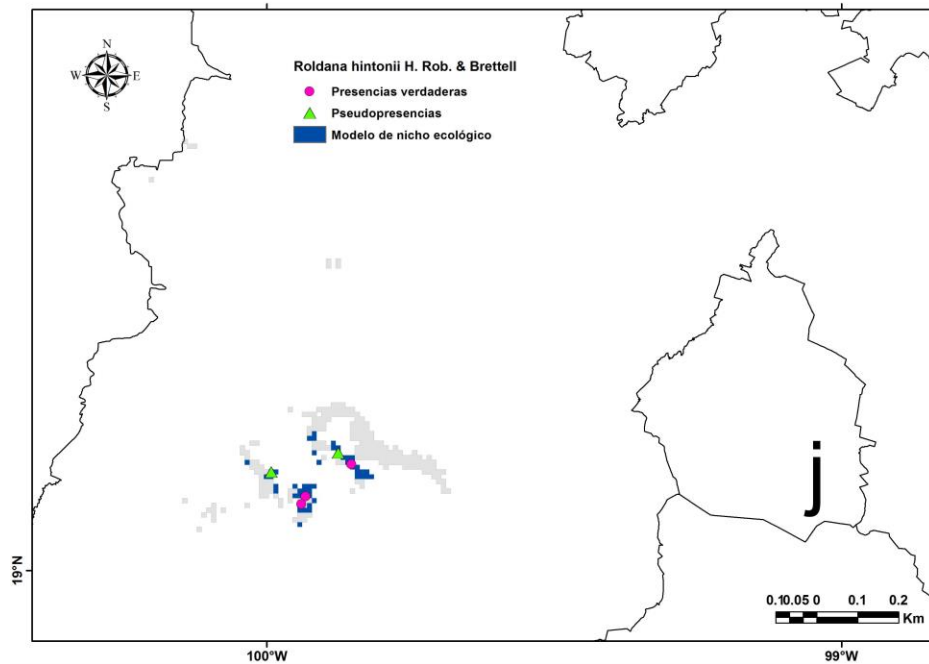
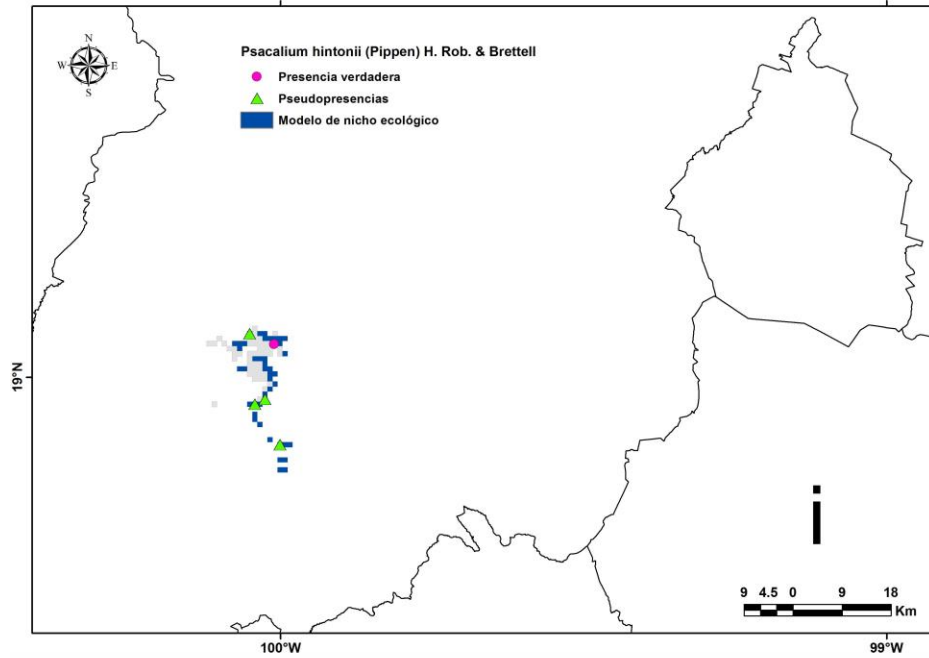




**Anexo 2 (continuación).** Modelos de nicho ecológico de las especies raras del Estado de México. El área gris es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para cada una de las especies. *Sinclairia hintoniorum* (g) y *Viguiera sultepecana* (h).



**Anexo 2 (continuación).** Modelos de nicho ecológico de las especies raras del Estado de México. El área gris es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para cada una de las especies. *Psacalium hintonii* (i) y *Roldana hintonii* (j).



**Anexo 2 (continuación).** Modelos de nicho ecológico de las especies raras del Estado de México. El área gris es la M del diagrama BAM, sobre la cual se elaboraron los modelos de nicho ecológico para cada una de las especies. *Psacalium matudae* (k).

