



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA**

**Impacto del cambio climático en la distribución
ecológica de libélulas del género *Enallagma*
(Coenagrionidae: Zygoptera: Odonata)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

Presenta:

Gustavo Velázquez Martínez

Directora: M.C. Angela Nava Bolaños



Los Reyes Iztacala. Edo. de México, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Índice

RESUMEN..... 4

INTRODUCCIÓN..... 5

- Cambio Climático
- Cambio Climático y Biodiversidad
- Nicho Ecológico
- Modelo de Nicho Ecológico
- Modelaje de Nicho Ecológico en Insectos
- El Orden Odonata
 - Ciclo de Vida
 - Odonata como modelo de estudio
- Efectos del Cambio Climático
- El género *Enallagma*

OBJETIVOS..... 20

MATERIALES Y MÉTODOS.....

- Área de Estudio
- Las libélulas del género *Enallagma*
- Registro de presencias de especies
- Calibración de los modelos
- Selección del entorno ambiental
- Selección de variables ambientales
- Construcción de los modelos finales

RESULTADOS.....

- Distribución potencial y proyectada
- Evaluación del modelo

- Variables ambientales relacionadas con la presencia de especies

DISCUSIÓN.....

- Variables ambientales
- Distribución potencial actual
- Proyección de los modelos de nicho ecológico hacia el futuro

CONCLUSIONES.....

LITERATURA CITADA.....

Nuestra lealtad es para las especies y el planeta. Nuestra obligación de sobrevivir no solo es para nosotros mismos, sino también para ese cosmos antiguo y vasto, del cual derivamos.

Carl Sagan.

Agradecimientos

La realización de esta tesis, ha sido uno de los proyectos más desafiantes y complicados, o al menos lo fue para mí. No estoy seguro si cumplí realmente con los objetivos de este proyecto, si fui llevando adecuadamente los puntos importantes en cada apartado, y si pude hacerlo a un nivel de entendimiento para cualquiera que lea este trabajo. Si es que llegué a cumplir con todo lo anterior, entonces se habrá consumado mi objetivo principal de haber transmitido un conocimiento. Todo ello fue en gran parte a un número de personas que me ayudaron al desarrollo de este proyecto. En primer lugar quiero agradecer a mis padres, quienes me han apoyado durante toda mi vida y me han dado las herramientas necesarias para ser mejor persona cada día. Sin ellos, no habría podido llegar hasta donde estoy. Este logro lo dedico especialmente a ellos. A mis hermanos, que gracias a esas pláticas y discusiones relacionadas a las ciencias, hicieron que cada día me interesara más por ellas.

Quiero agradecer de manera muy especial a la M. en C. Angela Nava Bolaños. Una gran persona a quien agradezco todo su apoyo, dedicación, tiempo y sobre todo paciencia durante el desarrollo de este trabajo. Por compartir su conocimiento y mostrarme cuan fascinante es la ecología, las libélulas, y la importancia que hay al estudiar todo aquello relacionado con el cambio climático. Es algo con lo que me gustaría seguir trabajando. Además, quiero agradecer al Dr. Alejandro Córdoba Aguilar por abrirme las puertas a su laboratorio y darme la oportunidad de ser parte de su equipo de trabajo. A Raúl Iván por el apoyo técnico y a su Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT). UNAM-PAPIIT IN203115 y IN206618.

También quiero dar las gracias al Dr. Roberto Munguía Steyer, quien es parte de mi comité tutorial, por haber sido tan accesible y haberle dado interés a mi proyecto de investigación. Gracias a él, también debo manifestar mi atracción por la conducta animal, todo su conocimiento impartido en clase fue extraordinario.

Otros miembros de mi comité a quien debo retribuirles son a la Dra. Patricia Dávila Aranda, al Dr. Oswaldo Téllez Valdés, y a la Dra. Leticia Adriana Espinosa Ávila, que gracias a sus aportaciones, ayudaron a mejorar la elaboración de esta tesis.

En particular, debo un agradecimiento a la UNAM y a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, un lugar hermoso que puedo considerar mi hogar y donde pude forjarme como científico y profesionista.

Finalmente, quiero agradecer inmensamente a todos mis amigos y a la gente que estuvo a lo largo de esta hermosa etapa conmigo. Me llevaré momentos muy importantes y agradables desde el primer día, hasta el último que estuve en la FES. Me es imposible mencionarlos a todos, ya que cada uno influyó en mí de alguna manera. Espero, cuando lean esta tesis, sepan que nada de esto habría sido igual sin ustedes.

RESUMEN

El cambio climático ha suscitado un gran interés y preocupación en el mundo académico, debido a la relación entre las alteraciones atmosféricas antropogénicas actuales y la variabilidad climática natural. Ante este panorama, existen dos tipos de respuesta en la distribución de las especies a los efectos del cambio climático: a) desplazamiento y b) adaptación. Además, dentro de estos efectos en la distribución de las especies, se han descrito cinco categorías diferentes: 1) Distribución potencial Desplazada 2) Expansiva, 3) Sin cambios, 4) Reducida y 5) Extinta. En las últimas décadas, se han utilizado escenarios de cambio climático basados en los modelos de nicho ecológico, en el que se considera que la distribución conocida de las especies, provee información para caracterizar sus requerimientos ecológicos, y para evaluar su impacto potencial en los patrones de distribución. En el presente estudio se evaluó el impacto del cambio climático en la distribución potencial actual y futura de 10 especies de libélulas del género *Enallagma* en la región de Norteamérica, utilizando dos escenarios de cambio climático (R.C.P. de 4.5 y 8.5) y para los años 2050 y 2070. Los modelos fueron generados con ayuda del lenguaje de programación "R", utilizando el paquete BIOMOD, y evaluados a partir de los valores obtenidos con la prueba TSS. Los resultados muestran que la tendencia general de la distribución de las 10 especies del género *Enallagma* es hacia el incremento en su área de distribución potencial derivado de las alteraciones climáticas, donde los modelos de nicho ecológico construidos, muestran que siete especies del género *Enallagma* presentarán una distribución expansiva, mientras que las tres restantes presentarán una distribución desplazada. Los modelos de nicho ecológico proyectados con escenarios de cambio climático moderados muestran que para los años 2050 y 2070, habrá un incremento del 2 al 154% en el área de distribución de las 10 especies estudiadas del género *Enallagma*. Por otro lado, para los mismos años y con escenarios de cambio climático críticos, el aumento del área de distribución de las especies modeladas será del 9 al 217%, con respecto a su distribución actual. El género *Enallagma* muestra un patrón de distribución amplio en diferentes hábitats, lo cual está relacionado posiblemente a cambios evolutivos en rasgos morfológicos, fisiológicos y de comportamiento. Es por eso que se necesitarán estudios en donde se modele la distribución de especies del género *Enallagma* considerando los rasgos intraespecíficos, lo que ayudará a tener un mejor panorama de los efectos y manejo de la biodiversidad ante el cambio climático.

Introducción

El cambio climático ha suscitado mucho interés y preocupación en el mundo académico, lo que ha reflejado un número creciente de artículos publicados sobre el tema en los últimos años. Estudios recientes han investigado los efectos del cambio climático en impactos económicos, vulnerabilidad socio ambiental, y en biodiversidad (Vaz *et al.*, 2016). Estos estudios han desarrollado una premisa en biogeografía que ha mostrado que el clima, muestra una profunda influencia en la expansión y contracción en la distribución de las especies (Pearson *et al.*, 2003). Por ejemplo, se han estudiado muchos casos de alteraciones en la distribución entre insectos en respuesta a los cambios en el clima (R. A. Sánchez-Guillén, *et al.*, 2013) En las siguientes secciones se desarrollará el efecto del cambio climático, la manera de estudiarlo utilizando herramientas de nicho ecológico, así como las respuestas de insectos y odonatos al cambio climático, particularmente de las especies del género *Enallagma*.

Cambio Climático

El clima depende de un gran número de factores que interactúan de manera compleja. Se considera que el clima es un proceso cambiante (Martínez y Fernández, 2004) por sus interacciones con la latitud, altitud, longitud, movimientos terrestres, humedad, precipitación, temperatura, factores geográficos como las corrientes oceánicas, el hielo de los polos, la superficie de bosques, desiertos, entre otros (Pérez, 2007). A lo largo de la historia de la tierra, el clima ha tenido grandes fluctuaciones, las cuales han estado relacionadas con diversos factores que obedecen a ciclos dinámicos naturales (Cadena y Rojas, 2002). Por ejemplo, cuando un parámetro meteorológico como la precipitación o la temperatura sale de su valor medio de muchos años, se habla de una anomalía climática ocasionada por forzamientos internos (inestabilidades atmosféricas, y/o el océano) o por forzamientos externos (cambios en la intensidad de la radiación solar) (Martínez y Fernández, 2004). Sin embargo, en las últimas décadas se han registrado alteraciones atmosféricas que no parecen relacionarse con la variabilidad climática natural (Romo y Sanabria, 2012).

El cambio climático actual se está desarrollando de manera incuestionable, y se encuentra asociado a las acciones humanas, principalmente al aumento en la emisión de gases de efecto invernadero (Conde, 2010). Este fenómeno se presenta cuando la radiación solar que llega a la atmósfera de la Tierra penetra a la superficie, mientras el

resto es reflejado por la atmósfera misma y retornado al espacio, o es absorbida por gases y partículas de polvo. La energía solar que alcanza la superficie de la Tierra calienta el suelo y los océanos, que a su vez, liberan calor en forma de radiación infrarroja (Rodríguez Becerra y Mance, 2009). El cambio climático tiene implicaciones en los procesos de absorción de la radiación solar, pues cualquier proceso que altere tal balance, ya sea por cambios en la radiación recibida o re-emitida, se reflejará como cambios en el clima (Palacios Reséndiz, 2010). Desde mediados del siglo XIX los científicos han sabido que el dióxido de carbono (CO_2), es uno de los principales gases de efecto invernadero de importancia para el equilibrio energético de la Tierra. Las mediciones del CO_2 en la atmósfera, muestran que este compuesto ha aumentado alrededor del 40% desde el año 1800 al 2012. Además existen otros gases de efecto invernadero (como metano- CH_4 y óxido nitroso- N_2O) que también están aumentando como consecuencia de las actividades humanas (Wolff *et al.*, 2014).

Durante el siglo XX, la temperatura media mundial ha aumentado en aproximadamente 0.6°C (Figura 1). Además de las actividades humanas, hubo por supuesto, influencias naturales en el clima durante ese tiempo. Por ejemplo, se registró un aumento en la actividad volcánica entre 1960 y 1991, además de un ligero aumento en la actividad solar en la primera mitad de ese siglo, el cual pudo haber representado alrededor de una sexta parte del aumento observado en la temperatura. En respuesta, las temperaturas promedio en la superficie de la Tierra se están intensificando y se espera que lo sigan haciendo. (Environmental Protection Agency (EPA)., 2016). Estas estimaciones han sido realizadas por un gran número de modelos climáticos globales, y una gama de escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero, basadas principalmente en cambios demográficos, económicos, políticos y tecnológicos (Patz *et al.*, 2003).

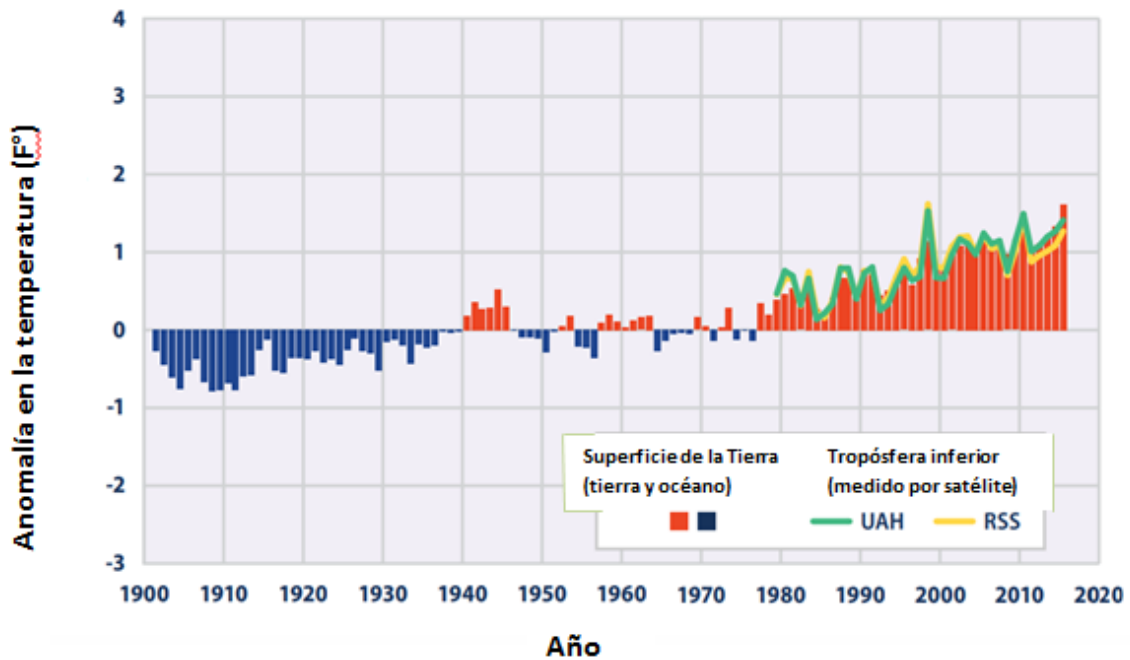


Figura 1. Esquematación de la evolución de la temperatura media mundial. Esta figura muestra el cambio de la temperatura media mundial desde 1900. Los datos provienen de un conjunto combinado de estaciones meteorológicas terrestres y mediciones de la temperatura en la superficie del mar. Las mediciones satelitales cubren la tropósfera inferior, que es el nivel más bajo de la atmósfera. UAH y RSS representan dos métodos diferentes para analizar las mediciones satelitales originales (Environmental Protection Agency (EPA), 2016)

Cambio Climático y Biodiversidad

El cambio climático afectará a todos los niveles de la biodiversidad (Figura.2; Bellard *et al.*, 2012), es decir, al número y abundancia relativa de diferentes genes (diversidad genética), especies y ecosistemas (comunidades) de un área particular. El cambio climático además, es capaz de disminuir la diversidad genética de las poblaciones, aunque la mayoría de los estudios se han centrado en los impactos a nivel de especies y ecosistemas (Bellard *et al.*, 2012). Se considera que los cambios en el clima repercuten en los ecosistemas tanto en su función como en su composición, generando pérdida del hábitat, daños a los componentes del ecosistema y cambios en las interacciones intra e interespecíficas de las comunidades. Además, se ha descrito que las alteraciones climáticas también influyen directa e indirectamente en los individuos, poblaciones y especies (Cadena y Rojas, 2002), afectando principalmente su fisiología, fenología y

distribución (Hughes, 2000). La distribución geográfica de las especies es el resultado de complejas interacciones entre una serie de factores.

Dichos factores incluyen la relación con su ambiente (condiciones climáticas y de hábitat) y las interacciones interespecíficas (Ortíz *et al.*, 2014), tales como la disponibilidad de un hábitat adecuado, la capacidad de dispersión, la presencia de competidores y enemigos naturales. Por tanto, la distribución de especies que varía en función de las fluctuaciones temporales en dichos factores (Watts *et al.*, 2010).

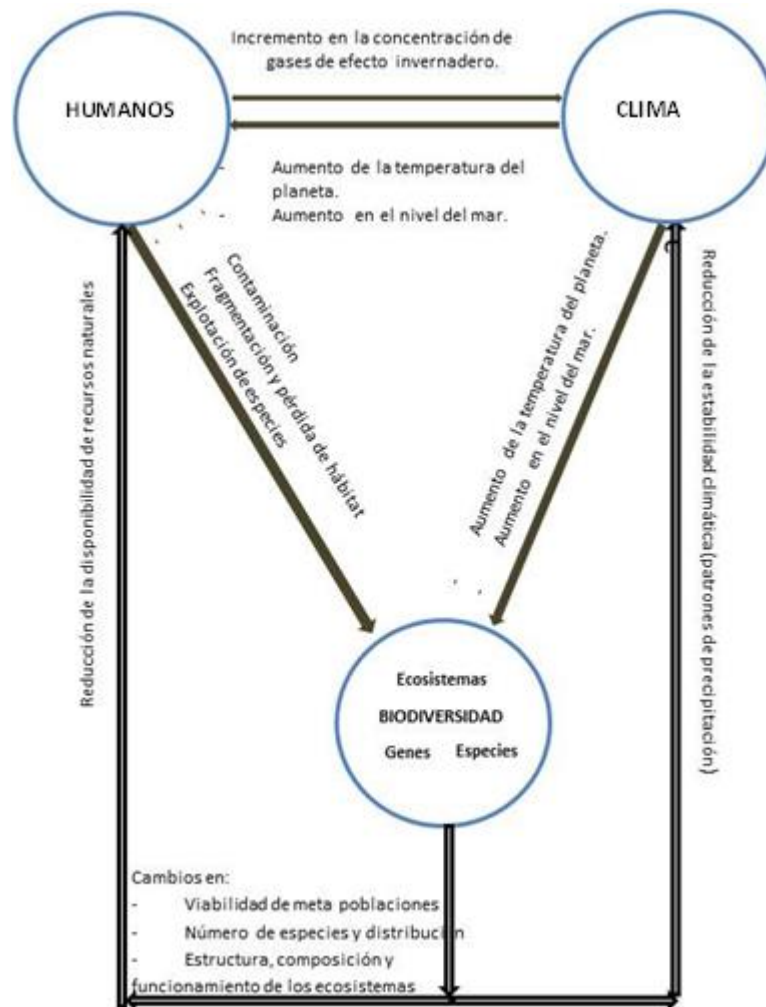


Figura 2. Diagrama esquemático que ilustra las supuestas fuerzas humanas y climáticas que conducen a la pérdida de la biodiversidad (Kappelle *et al.*, 1999).

La distribución de las especies a los efectos del cambio climático responde de dos maneras: 1) desplazamiento y 2) adaptación (ya sea en términos de cambio evolutivo o de aclimatación fisiológica) (Enríquez, 2013). El intervalo de distribución de las especies, estará determinado por sus necesidades ambientales. En el caso de que los requerimientos ambientales de las especies se conserven, entonces la distribución de los organismos estará definida por la disponibilidad de ambientes adecuados. De manera que, si el cambio climático afecta al ambiente, también habrá repercusiones en la distribución de los organismos, por lo que las especies se distribuirán en nichos ecológicos similares a los previos. Por el contrario, si las especies son capaces de tener un rápido cambio evolutivo, o tienen una amplia tolerancia fisiológica, la adaptación a las condiciones cambiantes puede ser posible. Cuando los organismos no respondan a sus nichos similares o adaptándose a las nuevas condiciones ambientales inducidas por el cambio climático, la extinción local es el resultado probable (A. T. Peterson *et al.*, 2001).

En las últimas décadas varios estudios han tratado de proyectar la distribución de especies al futuro mediante una serie de escenarios de cambio climático. Estos modelos basados en nichos ecológicos (Palacios Reséndiz, 2010), han sido ampliamente utilizados en estudios en los cuales se considera que la distribución conocida de las especies provee información suficiente para caracterizar sus requerimientos ecológicos, identificando así las condiciones favorables para su desempeño biológico (Escobedo-Galván y González-Salazar, 2011).

Nicho Ecológico

Los modelos de nicho ecológico dependen conceptualmente de la teoría de nicho, desarrollada a principios del siglo XX (Martinez-Meyer, 2005). El concepto de nicho es la base central para delimitar la distribución geográfica de las especies, al describir la

manera en que los organismos en diferentes niveles de organización interactúan con su medio ambiente a distintas escalas espacio-temporales (Palacios Reséndiz, 2010). De acuerdo con Grinnell (1917), el nicho ecológico representa el cúmulo de condiciones ecológicas que permiten a una especie mantener a sus poblaciones, enfatizando la combinación de adaptaciones fisiológicas y de comportamiento (José Martín de los Santos Crespo, 2014). Por otro lado, Elton (1927), consideró al nicho como el papel funcional de las especies en una comunidad (Peterson *et al.*, 2011), centrándose en las interacciones bióticas y en la dinámica de los recursos y los consumidores (Soberón, 2007). Finalmente, de acuerdo con Hutchinson (1957), el nicho ecológico refiere a un hipervolumen de n-dimensiones donde se encuentran las condiciones ambientales en las cuales la especie puede sobrevivir (Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011). Hutchinson denominó a este hipervolumen el *nicho fundamental*, que es el volumen en el espacio ambiental donde una especie puede mantener una población viable y persistir a lo largo del tiempo; y de acuerdo con su teoría, la porción del nicho fundamental que es realmente

ocupada por las especies es llamada *nicho realizado*. Por lo tanto, los nichos realizados son subconjuntos del nicho fundamental (Martinez-Meyer, 2005). Soberón y Peterson (2005) esbozaron el concepto de nicho propuesto por Hutchinson (1957), el cual se puede observar en la figura 3. De acuerdo a estos autores el área roja (**A**), representa la región geográfica con el conjunto apropiado de factores abióticos para las especies; puede ser considerada como la expresión geográfica del Nicho Fundamental. El área verde (**B**), es la región donde se produce la combinación correcta de las especies que interactúan, y que puede o no superponerse con la región **A**. Las regiones $A \cap B$ representan la extensión geográfica del Nicho Realizado. El carácter **M** (azul), corresponde a aquellas partes del mundo “accesible” para la especie, sin obstáculos al desplazamiento y colonización. Mientras que $A \cap B \cap M = P$ es la región conformada por el conjunto de factores bióticos y abióticos que son importantes para la especie, y que es equivalente a la distribución geográfica de estas.

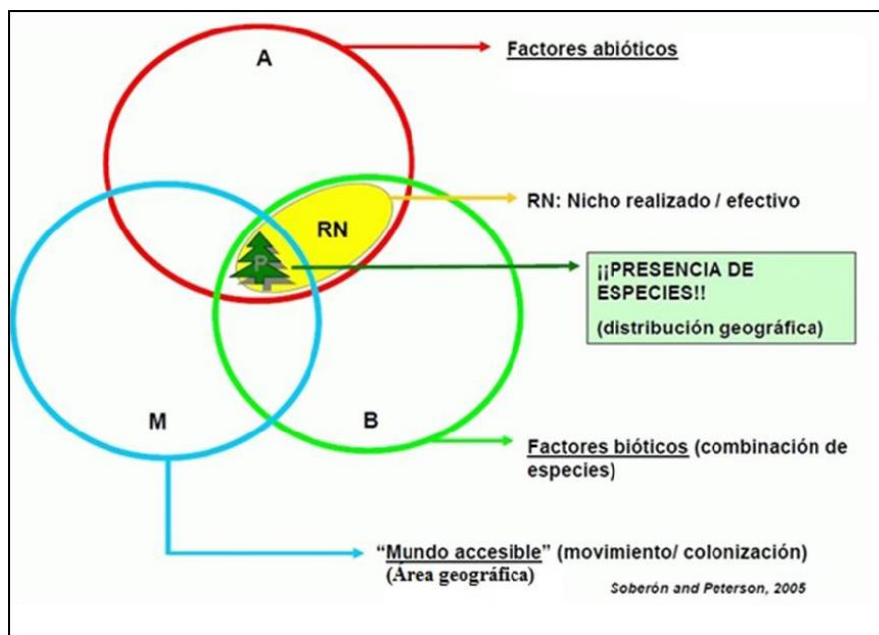


Figura 3. Esquematación del concepto de nicho ecológico. (Soberón y Peterson, 2005).

Modelo de Nicho Ecológico

Los modelos de nicho ecológico han sido el centro de investigaciones fundamentales en estudios biogeográficos (Araújo y Guisan, 2006). Además de que permiten evaluar el potencial de propagación de especies invasoras, identificar y gestionar especies amenazadas, priorizar lugares para la conservación de la biodiversidad, y evaluar el impacto potencial del cambio climático en los patrones de distribución de especies (Tiffin y Ross-Ibarra, 2014).

Estos modelos de nicho ecológico son herramientas generalmente creados por algoritmos que permiten la modelación del nicho de las especies analizando las condiciones ambientales de sus localidades conocidas.

El objetivo de estos métodos de modelado es predecir la idoneidad del ambiente para las especies, en función de su nicho ecológico (José Martín de los Santos Crespo, 2014). Los modelos son divididos generalmente en dos categorías (Castro-Rodríguez, 2014):

1) Modelos mecanicistas (explicativos):

Son predicciones que están basadas en relación causa-efecto entre las variables y la distribución de la especie (N. Sillero. F. Martínez-Freiría, R. Real, 2010). Evalúan los aspectos fisiológicos de las especies para poder determinar las condiciones ambientales ideales para su persistencia. Son específicos para cada especie, y la distribución está definida por un conjunto de funciones que describen el desempeño o valor adaptativo de la especie, en relación a variables ambientales (Enríquez, 2013)

2) Modelos estadísticos/correlativos (predictivos):

Son correlaciones entre las variables y la distribución de las especies (Castro-Rodríguez, 2014). Estos modelos, únicamente requieren un conjunto de datos conocidos, asociados a un grupo de variables predictoras como las topográficas, climáticas, edáficas, biogeográficas y de percepción remota (Phillips y Dudi, 2008). Entre los métodos de correlación, se pueden distinguir tres grupos principales: 1) Presencia/Ausencia, 2) Solo Presencia, 3) Detección de ocupación (Guillera-Arroita *et al.*, 2015). Los primeros relacionan una variable dependiente dicotómica o binaria (sólo dos valores posibles, 1 y 0) con variables independientes, las cuales pueden ser cuantitativas (temperatura, o elevación) o nominales (litología o uso de suelo) (Mateo *et al.*, 2011). Por otro lado, los métodos de detección por ocupación se estiman a partir de la probabilidad de que una especie se encuentre presente en un área o probabilidad de ocupación. Así mismo, como su probabilidad de detección, obtenidos a partir de historiales de detección/no detección conseguidos por el muestreo repetitivo en sitios de muestreo (Isasi-Catalá *et al.*, 2016). En contraste, la modelación de sólo presencia se lleva a cabo comparando las condiciones ambientales en las zonas de presencia observada, con las condiciones disponibles en el área de estudio conocidas como background o entorno ambiental. Es decir, estos modelos generan mapas de distribución potencial de especies usando datos de las características climáticas de los sitios donde las especies han sido registradas. El propósito, es identificar el nicho climático de las especies para identificar áreas

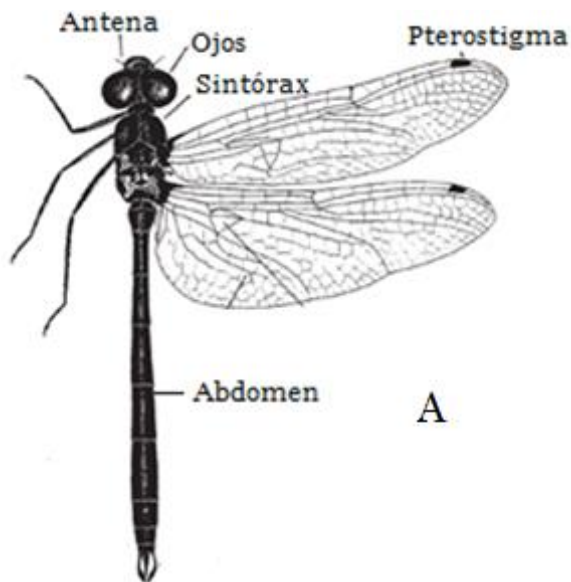
potenciales de su distribución (Palacios Reséndiz, 2010). Existen muchos métodos para modelar distribuciones de especies basadas en datos de solo presencia, incluido el ampliamente usado Maxent (Guillera-Arroita *et al.*, 2015), el cual también se utilizó en este estudio. El programa Maxent es un método de aprendizaje automático que busca encontrar la distribución más cercana a la homogeneidad (todos los valores tienen la misma probabilidad de ocurrir) pero restringiendo ésta según la información biológica disponible y las condiciones ambientales del área de estudio (Palacios Reséndiz, 2010). Es decir, Maxent predice dónde se puede encontrar una especie en el espacio geográfico, derivados de sus registros de ocurrencia relativos a predictores ambientales (Leroux *et al.*, 2013). El resultado es un mapa en el que cada celda posee un valor de probabilidad que oscila entre 0 y 1. Además, estos resultados nos proporcionan datos de salida en formatos raw, acumulativos y de logística (Phillips *et al.*, 2006). El formato de logística es el recomendado actualmente, ya que proporciona estimaciones de la probabilidad de ocurrencia y así permitir una interpretación más fácil y potencialmente más precisa sobre otros métodos (Palacios Reséndiz, 2010).

Modelaje de Nicho Ecológico en Insectos

Los modelos de nicho ecológico han sido utilizados para evaluar el cambio en la distribución de una gran diversidad de organismos, desde vertebrados, plantas hasta invertebrados (Rojas *et al.*, 2011). Entre los invertebrados artrópodos, los insectos comprenden el 54% de todas las especies conocidas y que ocupan todos los hábitats terrestres (Menéndez, 2007), Ellos son particularmente sensibles a cambios ambientales particularmente porque las funciones fisiológicas básicas, tales como locomoción, crecimiento y reproducción están directamente influenciados por la temperatura. Por tanto, incluso un ligero cambio en los regímenes de temperatura anual pueden tener un efecto profundo en la biodiversidad de los insectos (R. a. Sánchez-Guillén *et al.*, 2015). Los insectos además, presentan un rápido ciclo generacional y altas tasas reproductivas, que en conjunto les permite amoldar el tamaño de sus poblaciones rápidamente en comparación con muchos vertebrados (Enríquez, 2013). Esto, aunado a la alta movilidad en algunos insectos, proporciona un mayor número de hábitats habitables, permitiéndoles colonizar nuevas áreas adecuadas para su supervivencia (Régnière, 2009). Por tanto, es fundamental investigar y entender la manera en que la variación en el clima está afectando los sistemas biológicos (Menéndez, 2007).

El Orden Odonata

El orden Odonata es considerado uno de los grupos de insectos que ha colonizado la mayoría de los cuerpos de agua dulce del mundo y se les encuentra prácticamente en todas las regiones del planeta, a excepción de los polos (Medina, 2009). Con más de 5,000 especies descritas en el mundo, este orden es el segundo más diverso, el cual tiene una fase acuática obligatoria en su historia de vida (Yule *et al.*, 2016). Los primeros representantes de este grupo, aparecieron por primera vez en el registro fósil en los sedimentos del Pérmico bajo (ca. de 250 millones de años), y desde entonces han cambiado poco en su apariencia y estructura (Salas, 2015). Los odonatos se han caracterizado por poseer una organización corporal que les ha dado una capacidad de vuelo única dentro de los insectos, siendo capaces de regular la velocidad, mantenerse fijos en un punto, volar hacia atrás o acelerar en muy pocos segundos, y presentar una estructura genital secundaria, lo que les obliga a realizar un apareamiento muy peculiar a la hora de la reproducción (García, 2009). Dentro del orden Odonata, se encuentran dos subórdenes morfológicamente fáciles de diferenciar (Ramírez, 2010): 1) Anisoptera, comúnmente conocido como libélulas; y 2) Zygoptera, comúnmente conocido como



cab
allito
s del
diabl
o
(Fig
ura
5)
(Byb
ee,
201
1).

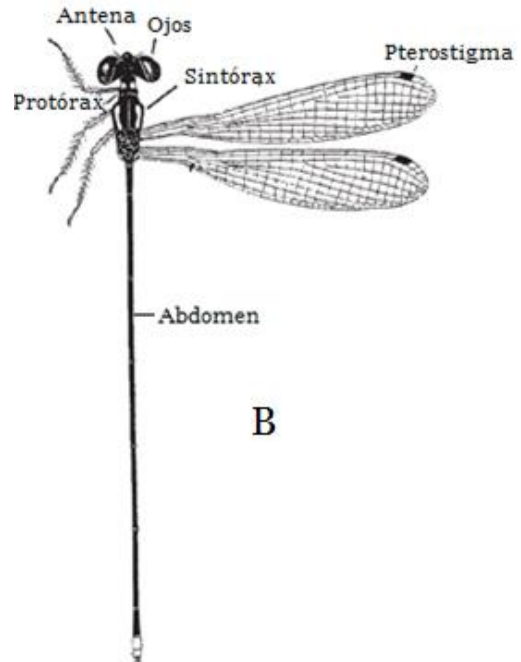


Figura 5. Vista dorsal y características generales de A – un adulto del suborden Anisoptera y B – un adulto del suborden Zygoptera (Yule et al., 2016).

El suborden Anisoptera está representado por odonatos típicamente grandes y robustos. Los ojos de los adultos son grandes y generalmente están juntos dorsalmente. También, presenta las alas posteriores notablemente más anchas en la base que las anteriores. Ambos pares de alas se mantienen plegados hacia los lados de manera horizontal, cuando están en reposo (Figura 5) (Peredo, 2011). Las especies del suborden Zygoptera, son generalmente pequeños y delgados, los ojos de los adultos se encuentran situados lateralmente y separados entre sí por un espacio mayor al diámetro dorsal de los mismos. Tienen además, las alas anteriores y posteriores pecioladas y son similares. Sus alas permanecen plegadas verticalmente sobre el abdomen, cuando están en reposo (Figura 5) (Peredo, 2011).

- **Ciclo de vida**

El orden Odonata, a diferencia de otros insectos, presenta un ciclo de vida en el cual sus larvas son acuáticas y tienen un aspecto diferente al de los adultos alados. Presentan una metamorfosis hemimetábola (García, 2009), es decir, poseen tres etapas en su ciclo de vida: huevo, ninfa y adulto (Ramírez, 2010).

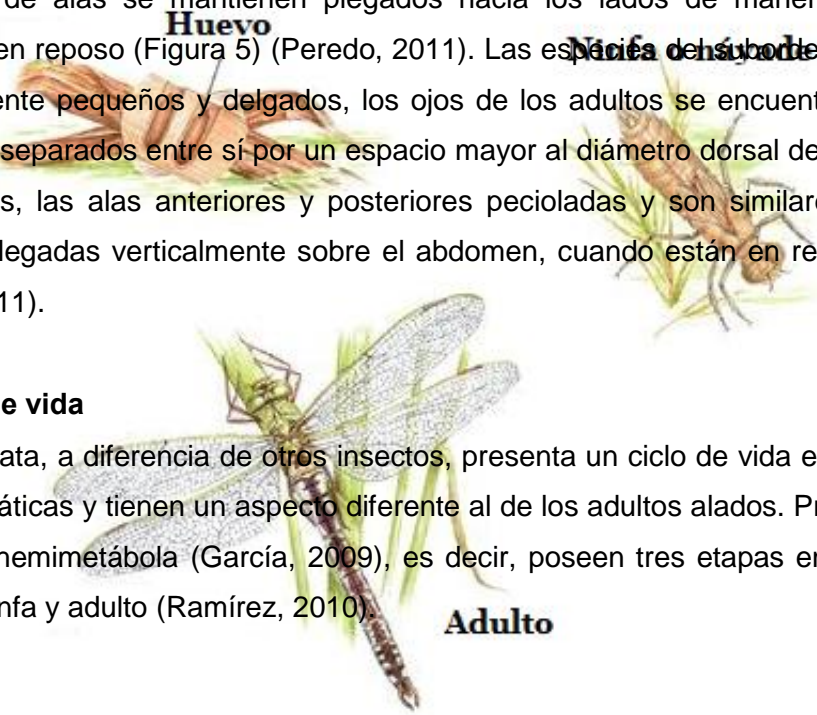




Figura 4. Ciclo de vida del orden Odonata.
Fuente: <https://www.emaze.com/@AOWZOTLF/Metamorphosis.pptx>

El apareamiento de las libélulas, por lo general, se lleva a cabo durante el vuelo en posición de Tandem. Posterior a la fecundación, los huevos son depositados dentro de los tejidos vegetales, encima o por debajo de la superficie del agua (Watson, 1981). Las ninfas eclosionan después de dos a cinco semanas aproximadamente. Finalmente, dentro de un intervalo que oscila entre cinco semanas a cinco años, las náyades sufren de 10 a 20 mudas, para después emerger como adultos (Feltmate, 1992).

Los adultos presentan las partes bucales de tipo masticador, las mandíbulas son gruesas y están fuertemente dentadas. Por su parte, las antenas son reducidas y filiformes. Ellos presentan dos ojos grandes compuestos y tres ocelos los cuales abarcan, por lo general, la mayor parte de la cabeza. El tórax está compuesto por un pequeño protórax móvil y un pterotórax. El abdomen es delgado y alargado, compuesto por 10 segmentos que presenta un conjunto de apéndices terminales y cercos no segmentados (Peredo, 2011).

Por otro lado las náyades o ninfas son mucho más resistentes que sus respectivos adultos, además de que carecen de alas. Ellas presentan ojos relativamente pequeños, que nunca llegan a tocarse. Las antenas por lo general tienen de 3-7 segmentos y muestran una variedad de formas. El tórax se compone de un protórax y mesotórax. El abdomen está compuesto por 10 segmentos y con frecuencia se presentan espinas situadas en la parte media dorsal y lateral (Yule *et al.*, 2016). Presentan patas cuya fuerza

y longitud es superior a la de los adultos. Las alas en desarrollo están provistas de tráqueas abundantes de las cuales se desarrolla posteriormente la venación principal (Peredo, 2011).

- **Odonata como modelo de estudio**

Los Odonatos han sido considerados como un buen modelo para la realización de estudios en ecología, biología evolutiva, biogeografía y biología de la conservación (Sánchez-Herrera y Ware, 2011). Esto se debe a que sus organismos proveen una gran cantidad de servicios de los ecosistemas a la población humana (Córdoba-Aguilar, 2012). Por ejemplo, son usados para obtener compuestos bioquímicos en la medicina tradicional, participan en el ciclo de nutrientes como depredadores importantes y en control de plagas, además tienen un gran valor cultural y estético en diversas regiones del planeta (Salas, 2015). Aunado a esto, han sido valorados como indicadores de la integridad de los ecosistemas debido a que exhiben: sensibilidad a la calidad del hábitat (cubierta forestal, química del agua, ríos y estructura de riberas) (Riservato *et al.*, 2009), presentan historias de vida complejas las cuales requieren un hábitat acuático como larvas, y de montaña como adultos. La relativa facilidad de su identificación, les permite ser utilizados en la evaluación en los cambios ambientales a largo plazo (biogeografía y climatología) y a corto plazo (conservación, contaminación hídrica, alteración estructural de aguas corrientes y estancadas) (White *et al.*, 2014).

Se ha registrado que el orden Odonata presenta una larga historia en el registro fósil desde el Pérmico inferior. Este hecho, junto con una serie de adaptaciones, es prueba de que han sobrevivido a los efectos del cambio climático. (Hassall y Thompson, 2008). Sin embargo, los cambios producidos por el hombre al planeta, sobre todo en los últimos 200 años, han llevado a muchas especies a una situación crítica (García, 2009). En este trabajo se reitera, que este grupo es un modelo ideal para la investigación relacionada con el impacto del cambio climático. Estos factores incluyen un origen evolutivo tropical que puede conducir a limitaciones de distribución por temperatura, altas abundancias locales, y una larga historia de investigación científica (Hassall y Thompson, 2008).

Efectos del Cambio Climático

Diversos estudios han dejado ver un fuerte impacto del cambio climático en la variación de la distribución de los organismos. Se ha registrado que las especies han alterado su distribución desplazándose latitudinal y altitudinalmente. La evidencia de esos cambios se

ha estudiado en una gran diversidad de organismos, desde plantas y aves hasta insectos como las mariposas y odonatos (Hickling *et al.*, 2006). En Europa (principalmente en el Reino Unido) se ha recopilado información sobre la distribución de las especies que proviene en gran parte de los registros de observaciones voluntarias y que se remontan a lo largo de varias décadas. Esto ha permitido el estudio de los cambios de distribución en una amplia gama de grupos taxonómicos (Pateman, 2003.). Por ejemplo, Hickling y colaboradores (2006), analizaron los cambios en la distribución de 16 grupos taxonómicos a lo largo de 25 años en Gran Bretaña. Los resultados muestran que de las 329 especies estudiadas, 275 cambiaron su intervalo de distribución latitudinal hacia el norte, 52 lo hicieron hacia el sur y 2 permanecieron estáticas (Figura 4). En todas las especies, el promedio del cambio en la distribución hacia el norte fue de 31-60 km, a una tasa de 13.7-24.8 km por década. En cuanto a la altitud, el rango de cambio fue de 25 m cuesta arriba a una tasa de 2.8-10.1 m por década. Entre estas especies, los insectos han sido un grupo de organismos que ha modificado en mayor proporción el límite de su intervalo de

distribución, además es destacado el cambio en la distribución de hasta por más de 100 km registrado en Odonatos (Hickling *et al.*, 2006).

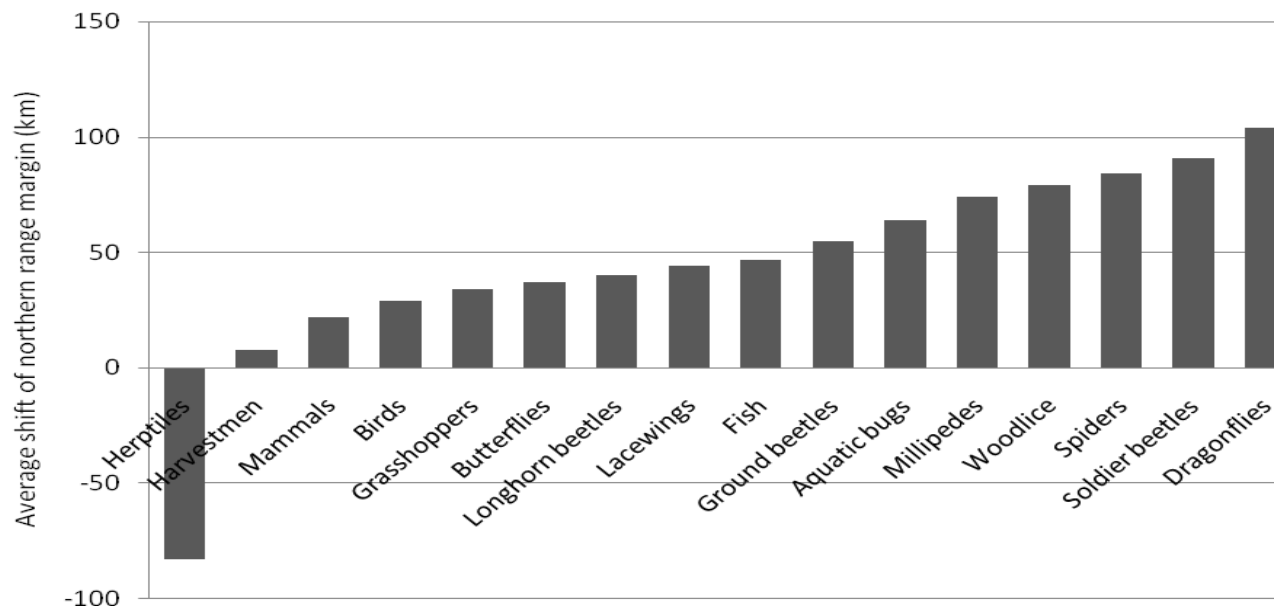


Figura 4. Desplazamiento latitudinal media en los márgenes de distribución septentrional de las especies pertenecientes a 16 grupos taxonómicos en el Reino Unido durante el cambio climático reciente. Tomado de (Hickling *et al.*, 2006)

Como este, existen otros estudios que han registrado el cambio de distribución en diferentes grupos taxonómicos. Por ejemplo, Parmesan y colaboradores (1996 y 1999) realizaron dos estudios en donde analizaron el desplazamiento y la expansión de especies de lepidópteros en Europa y Norte América. Específicamente en 1999 mostraron que 22 de 35 especies de mariposas (ej. *Arashinia levana*) de Europa habían expandido su intervalo de distribución de 35 a 240 km, en el último siglo. Más recientemente, Chen y colaboradores (2011), realizaron un meta-análisis de los estudios disponibles sobre cambios latitudinales y altitudinales para 18 grupos taxonómicos (ej. *Heliconius* spp.). Los resultados muestran que las especies se han desplazado a elevaciones más altas, con una velocidad media de 11.0 metros por década, y en latitudes más altas con una velocidad media de 19.6 km por década. Particularmente, los estudios que demuestran el fuerte cambio de distribución en libélulas es el realizado por Hickling y colaboradores (2005). Ellos evaluaron la distribución de 37 especies de libélulas británicas no migratorias, de las cuales cuatro presentaban un intervalo de distribución al norte, 24 especies hacia el sur y nueve en toda la Gran Bretaña. Los resultados mostraron que todas las especies de odonatos a excepción de dos, incrementaron su intervalo de distribución hacia el norte de 62 a 82 km a lo largo de 40 años (Ej. *Crocothemis erythraea*).

Existen otros estudios que documentan la manera en que algunas especies que se distribuían al sur de Europa, se han desplazado hacia el centro y al norte del continente. Tal es el caso de *Aeshna affinis*, *A. mixta*, *Anax parthenop* y *Erythroma viridilum* (Watts *et al.*, 2010).

Los trabajos de distribución de especies afectados por el cambio climático también se han elaborado en el continente americano. Un ejemplo de ello es el trabajo realizado por Williams y Liebhold (2002), quienes investigaron el cambio en la distribución latitudinal y altitudinal de dos especies de escarabajos (*Dendroctonus frontalis* y *Dendroctonus ponderosae*), por influencia del cambio climático. La primera especie expandirá su área de distribución hacia elevaciones más altas, mientras la segunda lo hará latitudinalmente hacia el norte. Rojas y colaboradores (2011), modelaron la distribución de dos especies de mariposas (*Pieriballia viardi* e *Itaballia demophile*) mesoamericanas para los años 2020 y 2050. Los resultados muestran que *Pieriballia viardi* tendrá una posible tendencia a expandir su distribución hacia el norte, mientras la segunda especie reducirá sus poblaciones locales, sin tener posibles sitios de expansión al norte.

En cuanto los estudios realizados en odonatos, Collins y colaboradores (2015) encontraron alrededor de 30 artículos en los que los autores han predicho la distribución espacial de libélulas. Entre ellos, se encuentra el de Enríquez (2003), quien llevó a cabo un estudio donde evaluó el efecto del cambio climático en ocho especies de libélulas en Ecuador hacia los años 2020, 2050 y 2080. De las ocho especies estudiadas solo una presentará una distribución limitada, mientras que las demás ampliarán su distribución hacia la parte Neártica. Ball-Damerow y colaboradores (2015) realizaron un estudio evaluando los cambios latitudinales y altitudinales en especies de Odonatos de Norte América, mostrando que las especies han incrementado su intervalo de distribución hasta 78 km, sin embargo, la elevación mínima en estas especies se redujo en 108 m. También se han estudiado las consecuencias de estos cambios en la distribución de los odonatos. Por ejemplo, un estudio realizado por Sánchez-Guillén y colaboradores (2013), evaluaron las consecuencias que llega a tener el cambio de distribución en las especies por el impacto del cambio climático. Ellos estudiaron varias especies del género *Ishnura* en Europa y América, proyectando cambios en la distribución de las especies, que incluyen nuevas áreas que pueden conllevar la formación o aumento de simpatria entre especies afines. Estas proyecciones sugieren un aumento en el potencial de interacciones sexuales, la generación de organismos híbridos entre especies hermanas, lo cual podría llevar a la extinción local de especies (R. A. Sánchez-Guillén *et al.*, 2013).

El género *Enallagma*

Dentro del orden Odonata la familia Coenagrionidae (perteneciente al suborden Zygoptera) es indiscutiblemente la más diversa, en parte debido probablemente a su capacidad de colonización (Sánchez-Herrera y Ware, 2011). El género *Enallagma* es uno de los grupos más diversos. Cuenta con aproximadamente 70 especies conocidas actualmente (Brown *et al.*, 2000), se presenta en todos los continentes a excepción de Australia y la Antártica (Sánchez-Herrera y Ware, 2011). Su distribución muestra dos centros de diversificación: Norte América y África Sub-Sahariana; principalmente con especies dispersas al este de Norte América, mientras que en África Sub-Sahariana, se encuentran en las regiones orientales y paleárticas (May, 2002). Este género es considerado uno de los grupos más diversos en Norte América, con 38 especies conocidas (Sánchez-Herrera y Ware, 2011). Es un género que ha sufrido una radiación considerable en este continente, y que ha sido ampliamente estudiado, incluyendo sus relaciones filogenéticas están bien documentadas (Rundle *et al.*, 2007). Algunas de sus

especies además, llegan a formar poblaciones abundantes dentro de este género (Westfall y May, 2006). Muchas son identificadas por su predominante color azul, y van de pequeños a medianos tamaños (aproximadamente de 29-36mm el tamaño adulto) (García, 2009). Habitan generalmente en rocas, arroyos de corriente rápida, lagos de agua salada y estanques artificiales, aunque la vegetación es preferida por la mayoría de las especies (Westfall y May, 2006). Todo esto lo hace un buen modelo de estudio, idóneo e interesante para evaluar el efecto del cambio climático en su distribución.

Objetivo General

Evaluar el impacto del cambio climático en la distribución ecológica de las especies de libélulas del género *Enallagma* distribuidas en Norte América.

Objetivos Particulares

- Elaborar una base de datos con los registros de las especies del género *Enallagma* presentes en Norte América.
- Generar mapas de distribución potencial de las especies pertenecientes al género *Enallagma*.
- Realizar modelos de nicho ecológico bajo escenarios de cambio climático.
- Caracterizar los posibles efectos del cambio climático sobre la distribución de las especies del género *Enallagma*.

Área de Estudio

Nuestra área de estudio comprende la región Neártica del planeta. En esta región de América del Norte se encuentran los países de Canadá, Estados Unidos y México. Representa alrededor del 4.8% de la superficie total del planeta y un 16% de las tierras emergidas (Vázquez, 2014). Nuestra área de estudio comprende una extensión entre las latitudes 70 a 7N y entre las longitudes -160 y -49W. La vegetación y el clima en esta zona es muy variada: cuenta con la mayoría de los climas del mundo. Al norte limita con las tierras del Ártico, mientras que en sur pasa por una gran variedad de bosques, bosques tropicales, desiertos, llanuras, etc. (Commission for Environmental Cooperation, 1997).

Materiales y Métodos



Registro de presencia de especies

Para la elaboración de los modelos de nicho ecológico, en primer lugar se

construyó una base de datos recopilando información sobre los registros de presencia de las especies del género *Enallagma*, a partir de bases de datos de: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Global Biodiversity Information (GBIF) y Odonata Central (www.odonatacentral.org). Además se solicitó información a los especialistas en el grupo (J. Abott, D. Paulson y R. Garrison) de tipo biogeográfico, ya que así, disminuye el posible sesgo de georreferenciación e identificación principalmente.

Las especies utilizadas para la construcción de los modelos de nicho ecológico se describen a continuación:

Enallagma annexum (Hagen, 1861) (Paulson y Dunkle, 2012)

Fuente: <http://www.naturalista.mx/taxa/99889-Enallagma-annexum>

Descripción:

Especie de la familia Coenagrionidae. Mide 29-40 mm de longitud total, y 17-24 mm de envergadura. Los machos son de color azul, mientras que las hembras son polimórficas y pueden ser de color azul o café. Al igual que en la mayoría de las especies de este género , los machos se congregan en gran número y alrededor de los cuerpos de agua posándose en una variedad de plantas vasculares, manteniéndose alerta de las hembras que puedan volar alrededor.

Fuente: http://entomology.museums.ualberta.ca/searching_species_details.php?s=39476#

Enallagma basidens (Calvert, 1902) (Paulson y Dunkle, 2012)



Fuente: <http://www.naturalista.mx/taxa/99892-Enallagma-basidens>

Descripción:

Especie de la familia Coenagrionidae. Es considerada una de las más pequeñas del género *Enallagma* (Westfall y May, 2006). Mide 21-28 mm de longitud total y de 10-15 mm de envergadura. Los machos presentan una coloración azul en la parte frontal de su cabeza, con una franja ancha de color negro. Las hembras presentan tres colores diferentes, con colores pálidos, ya sea azul, verde o marrón. Habitan generalmente en estanques, lagos y embalses permanentes o semipermanentes, así como en arroyos y ríos.

Fuente: <http://www.odonatacentral.org/index.php/FieldGuideAction.get/id/42972>

Enallagma boreale (Selys, 1875) (Paulson y Dunkle, 2012)



Fuente: <http://www.naturalista.mx/taxa/99893-Enallagma-boreale>

Descripción:

Especie de la familia Coenagrionidae. Es considerada una de las especies más estudiadas en cuanto a su reproducción, desarrollo larval e historia de vida (Westfall y May, 2006). Su longitud que oscila entre 28-36 mm y una envergadura de 17-22 mm. Los machos presentan la cabeza de color azul, y la parte superior de la cabeza es de color negra, con dos manchas pálidas postoculares de forma ovalada. Las hembras presentan colores similares a los machos en la cabeza y el tórax, aunque con coloraciones más pálidas. Está ampliamente distribuida hacia el norte. Se encuentran en una amplia variedad de ambientes lénticos y corrientes lentas, por lo general carentes de peces.

Fuente: <http://www.odonatacentral.org/index.php/FieldGuideAction.get/id/42973>

Enallagma carunculatum (Morse, 1985) (Paulson y Dunkle, 2012)



Fuente: <http://www.naturalista.mx/taxa/99895-Enallagma-carunculatum>

Descripción:

Especie de la familia Coenagrionidae. Mide de 26-37 mm de longitud total y de 15-22 mm de envergadura. La cara de los machos es de color azul y la parte posterior de la cabeza presenta un color negro con manchas postoculares de colores pálidos. Las hembras son de colores azul pálido o marrón claro con la cabeza y tórax similares a los machos. Presenta una distribución transcontinental común en el norte de Estados Unidos y al sur de México y Canadá. Habita en pequeños ríos de corriente lenta, así como en lagos, estanques o lagunas temporales (Westfall y May, 2006).

Fuente: <http://www.odonatacentral.org/index.php/FieldGuideAction.get/id/42974>

Enallagma civile (Hagen, 1861) (Paulson y Dunkle, 2012)



Fuente:

http://www.odonatacentral.org/index.php/GalleryAction.viewImage/id/1026/taxon_id/42976

Descripción:

Especie de la familia Coenagrionidae. Tiene una longitud total de 29-39 mm, y una envergadura de 16-21mm. La parte frontal de la cabeza del macho tiene rayas de coloración azul con una amplia franja de color negro, mientras las hembras pueden ser de color azul o marrón. Es quizá la especie más extensa de Norte América, distribuyéndose del sur de Canadá hasta el norte de América del Sur. Sus hábitats preferidos son los estanques y ríos de corrientes lentas, además de ser especialmente hábil para colonizar hábitats acuáticos temporales (Westfall y May, 2006).

Fuente: <http://www.odonatacentral.org/index.php/FieldGuideAction.get/id/42976>

Enallagma durum (Hagen, 1861) (Paulson y Dunkle, 2012)



Fuente: <http://www.naturalista.mx/taxa/99908-Enallagma-durum>

Descripción:

Especie de la familia Coenagrionidae. Mide de 34-44 mm de longitud total y de 17-25 mm de envergadura. El rostro del macho es en gran parte de color azul con una franja oscura en la parte delantera. La parte superior de la cabeza es de un azul más pálido. Las hembras pueden ser azules o marrones. La franja es más oscura que la del macho. Habita a lo largo de las orillas de lagos y ríos, a menudo, en aguas salobres y vegetación emergente.

Fuente: <http://www.odonatacentral.org/index.php/FieldGuideAction.get/id/42987>

Enallagma exulans (Hagen, 1861) (Paulson y Dunkle, 2012)



Fuente: <http://www.naturalista.mx/taxa/99911-Enallagma-exsulans>

Descripción:

Especie de la familia Coenagrionidae. Mide 31-37 mm de longitud total y de 17-21 mm de envergadura. Los machos presentan una coloración oscura en su rostro. En la parte superior de la cabeza la coloración es principalmente negra y con una visible, pero débil, franja de color azul. Las hembras son de color verdosas y el patrón de coloración en su cabeza es similar a la de los machos. Habitan comúnmente a lo largo de las costas de los ríos en movimiento lento y en lagos de vez en cuando.

Fuente: <http://www.odonatacentral.org/index.php/FieldGuideAction.get/id/42990>

Enallagma novahispaniae (Calvert, 1907) (Paulson y Dunkle, 2012)



Fuente: <http://www.naturalista.mx/taxa/99917-Enallagma-novaehispaniae>

Descripción:

Especie de la familia Coenagrionidae. Miden 29-35 mm de longitud total y de 17-19 mm de envergadura. Esta especie presenta una cabeza oscura con grandes manchas azules de forma ovalada. Habita generalmente en arroyos cristalinos y ríos con una fuerte corriente. También pueden encontrarse en represas y bordos temporales (Gonzalez-Soriano *et al.*, 2009).

Fuente: <http://www.odonatacentral.org/index.php/FieldGuideAction.get/id/42999>

Enallagma praevarum (Hagen, 1861) (Paulson y Dunkle, 2012)



Fuente:

http://www.odonatacentral.org/index.php/GalleryAction.viewImage/id/1177/submission/0/taxon_id/43003/from/bySpecies

Descripción:

Especie de la familia Coenagrionidae Presenta una longitud total de 26-35 mm y una envergadura de 15-21mm. La cara del macho es azul, y la parte superior de la cabeza es negra. Las hembras son similares a los machos, pero con una tono de azul más pálido. Radica por lo general al oeste y suroeste de Norte América. Se caracteriza principalmente por habitar en estanques, aunque se encuentran también en arroyos y pequeños embalses (Westfall y May, 2006).

Fuente: <http://www.odonatacentral.org/index.php/FieldGuideAction.get/id/43003>

Enallagma signatum (Hagen, 1861) (Paulson y Dunkle, 2012)



Fuente:

http://www.odonatacentral.org/index.php/GalleryAction.viewImage/id/1181/taxon_id/43009

Descripción:

Especie de la familia Coenagrionidae. Es una de las más comunes por su coloración característica. Mide de 28-37 mm de longitud total y de 15-24 mm de envergadura. Los machos presentan una coloración naranja en su rostro, con una franja negra en la parte delantera. Las hembras tienen una coloración más pálida, entre amarillo y verde. La cabeza y el tórax son similares al macho pero con coloraciones más pálidas. Se le encuentra en gran parte del este de Estados Unidos, y uno de los más distintivos. Habita principalmente en ríos y lagos lénticos, aunque puede encontrarse en una gran variedad de hábitats (Westfall y May, 2006).

Fuente: <http://www.odonatacentral.org/index.php/FieldGuideAction.get/id/43009>

Calibración de los modelos

Para tener las mejores prácticas en el modelado de nicho ecológico, en primer lugar realizamos una depuración de datos de presencia. Es decir, la información obtenida a partir de las bases de datos, fue sometida a un proceso de depuración para disminuir los posibles sesgos y tener mayor confiabilidad en la información. Se eliminaron puntos incongruentes tales como los datos donde las coordenadas eran inconsistentes con la localidad de registro de la especie, la información duplicada y las mostraban especies que se ubicaban principalmente en el mar (Enríquez, 2013). La base de datos final que fue utilizada en la realización de los modelos de nicho ecológico contó con 12,427 registros únicos de las 10 especies del género *Enallagma* (Tabla 1).

Tabla 1. Registros únicos por especie.

Especie	Registros
<i>Enallagma annexum</i>	1331
<i>Enallagma basidens</i>	210
<i>Enallagma boreale</i>	1513
<i>Enallagma carunculatum</i>	1775
<i>Enallagma civile</i>	3694
<i>Enallagma durum</i>	240
<i>Enallagma exulans</i>	1958
<i>Enallagma novaehispaniae</i>	181
<i>Enallagma praevarum</i>	387
<i>Enallagma signatum</i>	1138

Selección del entorno ambiental

Cuando se trabaja con registros de presencia de las especies, se dispone de un conjunto de puntos elegidos al azar dentro del área total de estudio. Para algunos autores, estos puntos se han tratado como “seudo-ausencias”, otra perspectiva para este conjunto de puntos provenientes de toda el área de estudio se le conoce como “background” (entorno ambiental). El entorno ambiental está compuesto por una muestra de celdas donde se conocen las condiciones medioambientales, las cuales, se comparan con otras donde hay

presencia de especies (Hernández, 2014). Ya que la información recopilada de las 10 especies del género *Enallagma* cuenta solamente con registros de presencias de especies, se construyeron tres criterios con base en el entorno ambiental (background). Esto, se hizo con el fin de caracterizar las condiciones ambientales presentes en toda la región de estudio. Es decir, se creó una muestra de fondo (background) que potencialmente incluye todos los sitios donde se ha observado la presencia de especies (Peterson *et al.*, 2011). Además, se evaluó el rendimiento de los tres criterios para elegir el mejor de ellos en la realización de los modelos finales de nicho ecológico. Los tres criterios de entorno ambiental elaborados fueron: Background-10,000 puntos al azar, background-target group y ajuste de background de acuerdo al área de extensión por especie (M).

El entorno ambiental (background) de 10,000 puntos al azar de la zona de estudio se generó, ya que por lo general se necesita un número suficientemente grande de puntos para proporcionar una representación razonable de la variación ambiental que presenta el área geográfica de interés (Buedi, 2010). En segundo lugar se elaboró un entorno ambiental con el Grupo Objetivo (background-Target Group), en los cuales los Target group (grupo objetivo), son localidades donde se han recolectado otras especies relacionadas al grupo de interés, pero no las especies particulares que se han modelado. Este enfoque ha sido escasamente utilizado en estudios de modelación ecológica (Mateo, Croat, Felicísimo, y Muñoz, 2010). Por último, se ajustó un entorno ambiental (background) utilizando un área M, para los cual se utilizaron las ecorregiones terrestres del mundo (WWF), las cuales coinciden con la ubicación de las poblaciones de cada especie (Rodríguez y Toledo, 2013), y las provincias biogeográficas de México (CONABIO), que son áreas de identidad ecológica e histórica sustentadas por la amplia superposición de las distribuciones de varias especies (D. Espinosa, 2008).

Para evaluar la eficiencia de estos criterios de entorno ambiental, se construyeron modelos de nicho ecológico utilizando las 19 variables ambientales obtenidas de la base de datos de WorldClim (www.worldclim.org), a una resolución de 2.5 min. ($0.0417^\circ \approx 5$ km) (De Almeida *et al.*, 2010). Esta base de datos contiene estimaciones de la temperatura promedio anual, extremos de temporada y el grado de estacionalidad en temperatura y precipitación (Wellenreuther *et al.*, 2012). Asimismo, los modelos se calibraron con el programa Maxent, “Método de Máxima Entropía”, el cual ha demostrado ser uno de los mejores métodos de modelaje. Además, maxent hace predicciones usando

solo datos de presencia de las especies (Phillips *et al.*, 2006) arrojando información de la idoneidad del hábitat en el área de estudio (Palacios Reséndiz, 2010). Como formato de salida de los resultados, se eligió el formato logístico y los parámetros que se consideraron por defecto (máximo número de iteraciones=500, límite de convergencia=0.00001, valor de regularización= β), siguiendo a Phillips *et al.* (2008). Se realizaron 10 réplicas por modelo y el modelo se obtuvo de ellas para la visualización de los resultados. En todos los casos, un 30% de los registros se usó para evaluar el modelo, y el 70% restante para la elaboración del mismo (Romo y Sanabria, 2012).

Para evaluar la robustez de los modelos, se utilizó el valor del Área bajo la curva (*AUC Area Under a Receiver Operating (ROC) Curve*). Este valor indica la capacidad de discriminación del modelo (Pearce y Ferrier, 2000). El estadístico AUC toma valores de 0.5 a 1. Un valor de 0.5 indicaría que el modelo obtenido no es mejor que uno realizado al azar. Por otro lado, un AUC de 0.5 a 7 corresponde a un modelo de baja precisión. En cuanto a un AUC mayor a 0.7 correspondería a un modelo de elevada precisión o alta discriminación (Romo y Sanabria, 2012). Los valores del área bajo la curva (AUC) de las 10 especies del género *Enallagma* que se obtuvieron a partir de los tres criterios construidos, fueron comparados para elegir los modelos que presentaron mejor rendimiento, siendo el fondo (background) de 10,000 puntos el que arrojó los mejores resultados (Tabla 2). Por lo cual, construimos los modelos finales utilizando este criterio de entorno ambiental.

Tabla 2. Rendimiento de los modelos con los tres criterios de entorno ambiental. Se presentan los valores de AUC de las 10 especies del género *Enallagma*. Se muestran en negritas los valores de AUC que tuvieron mejor rendimiento.

AUC	<i>E. anexum</i>	<i>E. basidens</i>	<i>E. boreale</i>	<i>E. carunculatum</i>	<i>E. civile</i>	<i>E. durum</i>	<i>E. exulans</i>	<i>E. novahispaniae</i>	<i>E. praevarum</i>	<i>E. signatum</i>
10000 puntos al azar	0.8429	0.9689	0.8278	0.8765	0.821	0.9789	0.8912	0.9788	0.9424	0.8832
Target group	0.8078	0.9039	0.8421	0.7657	0.663	0.9449	0.7687	0.9801	0.9189	0.7493
Ajuste de área de extensión	0.8313	0.8865	0.7798	0.8008	0.771	0.8966	0.8252	0.8673	0.8655	0.8121

Selección de variables ambientales

La utilización de 19 variables ambientales para modelar el nicho ecológico puede aumentar la redundancia de los datos, por lo que se llevó a cabo una selección previa de estas para los modelos finales. Para establecer un conjunto de variables climáticas no correlacionadas, se intersectaron aquellas con 10,000 puntos generados al azar en el área de estudio. Posteriormente se realizó una prueba de correlación de Pearson a los valores ambientales extraídos. Siguiendo el criterio de Romo (2012), cuando las variables compartían un coeficiente de correlación de Pearson mayor a 0.8, se eliminó una ellas, con el objetivo de disminuir la sobre parametrización de los modelos. Entre las variables que tuvieron un alto valor de correlación, se seleccionaron además, las variables que biológicamente consideramos más importantes para las 10 especies del género *Enallagma*. Es decir, aquellas variables que se ajustan a las características biológicas del grupo, por ejemplo, la asociación de las variables con la temporalidad de las especies, voltinismo, etc. Además, mediante la prueba de Jack-knife, se obtuvo la información de la manera en la cual las variables ambientales influyen en la presencia y distribución de las especies, pues proporciona información sobre el desempeño de cada variable en el modelo (Palacios Reséndiz, 2010). Por lo tanto, se seleccionaron las siguientes variables:

- 1 Rango de temperatura media mensual (Bio 2).
- 2 Rango de temperatura anual (Bio 7).
- 3 Temperatura del cuarto más cálido (Bio 10).
- 4 Estacionalidad en la precipitación (Bio 15).
- 5 Precipitación del cuarto más húmedo (Bio 16).
- 6 Precipitación del cuarto más seco (Bio 17).

Con estas seis variables ambientales, junto con el criterio de caracterización de entorno ambiental de 10,000 puntos al azar, se construyeron los modelos de nicho ecológico finales. Con la ayuda del paquete BIOMOD se realizaron las proyecciones de la distribución potencial de las especies de *Enallagma* en el presente, y en el futuro.

Construcción de los Modelos Finales

Los modelos de nicho ecológico finales se construyeron con el paquete BIOMOD (Biodiversity Modelling) que opera en lenguaje de programación “R” (Foundation for Statistical Computing). Este paquete es una plataforma para la predicción de la distribución de las especies, el cual permite modelar la distribución de las mismas utilizando diversas técnicas, modelos de prueba, proyecciones hacia el futuro, entre otras (Thuiller *et al.*, 2010). En la realización de los modelos se utilizaron además del algoritmo de Máxima entropía (Maxent), otros tres algoritmos para modelar: RF (por sus siglas en inglés Random Forest), GBM (por sus siglas en inglés Generalized Boosting Methods) y MARS (por sus siglas en inglés Multivariate Adaptive Regression Splines). Random Forest se considera un método de clasificación, a partir del cual se asigna una clase para cada combinación de variables predictivas que genera el modelo de distribución. Además ha sido identificado como uno de los modelos que arroja buenos resultados al momento de discriminar la importancia de las variables para la definición del modelo final (Plissock y Fuentes-Castillo, 2011). GBM se ajusta a un gran número de modelos simples, y combina la predicción para generar una estimación de respuesta robusta (Reiss *et al.*, 2011). En este tipo de modelos se ajustan iterativamente a los árboles de regresión profunda una parte elegida al azar de los datos de entrenamiento, que además se utiliza para la función de ajuste, dejando otra parte para estimar el número óptimo de árboles durante la predicción del modelo (Broennimann *et al.*, 2012). Finalmente, MARS es un método de regresión no lineal, el cual es computacionalmente más rápido que algunos métodos de modelaje, y por tanto, permite trabajar con grandes bases de datos que tengan muchas observaciones y un gran número de variables predictoras (Hernández, 2014). Posteriormente, a partir de estos modelos individuales, obtenidos con los diferentes algoritmos, se generó un “Modelo Consenso”, el cual indica el grado de coincidencias entre varios modelos (Mateo *et al.*, 2010), con el fin de disminuir los sesgos y limitaciones propias del uso en forma individual de los métodos utilizados (Plissock y Fuentes-Castillo, 2011).

Los modelos de nicho ecológico de las 10 especies del género *Enallagma* se proyectaron hacia el futuro, en dos diferentes épocas: 2050 y 2070, por medio de la utilización de escenarios de Forzamiento Radiativo “RCP” (*Representative Concentration Pathways*). Los RCP son vías independientes del tiempo y el espacio, de las concentraciones de gases de efecto invernadero, y de los contaminantes resultantes de las actividades humanas, incluyendo los cambios de uso de suelo. Estos escenarios proporcionan una descripción cuantitativa de las concentraciones de los contaminantes en la atmósfera a lo

largo del tiempo, así como su forzamiento radiativo hacia el año 2100. El forzamiento radiativo es una medida de energía adicional absorbida por el sistema terrestre debido al aumento de la contaminación por el cambio climático. El propósito de usar escenarios no es predecir el futuro, sino explorar tanto las implicaciones científicas como las reales de diferentes futuros plausibles (Bjørnæs, 2013). Los escenarios RCP se presentan en cuatro vías: RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6, y RCP 8.5 (Wayne, 2013) los cuales, están construidos con base en la información potencial del cambio climático antropogénico, tales como el crecimiento demográfico, el desarrollo económico y el desarrollo de nuevas tecnologías (Bjørnæs, 2013). En este trabajo se utilizaron escenarios RCP moderados (4.5), los cuales se caracterizan por ser escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero mundiales a largo plazo, de especies de vida corta, y de cambios en la cubierta y uso de la tierra, que estabilizan el forzamiento radiativo a aproximadamente 650 ppm de CO₂ (Thomson *et al.*, 2011). Se utilizaron además escenarios RCP críticos (8.5), que corresponden a una vía de emisiones de gases de efecto invernadero que aumentan considerablemente a lo largo del tiempo, en comparación con los demás escenarios. Además, se asume que en este escenario no se incluye ningún objetivo específico de mitigación contra el cambio climático (Riahi *et al.*, 2011).

La validación final de los modelos se realizó con la prueba TSS (*True Skill Statistics*), con la cual, se obtuvo el promedio de la tasa neta del éxito en la predicción para los sitios de presencia y ausencia (Liu *et al.*, 2009), que varía entre -1 a 1, donde el aumento de los valores positivos indica un alto grado de precisión de los modelos (Good, 2008).

Resultados

Distribución potencial y proyectada

Con ayuda del paquete BIOMOD (Biodiversity Modelling), se construyeron los modelos de nicho ecológico finales para cada una de las especies del género *Enallagma*. Cabe destacar que estos modelos, únicamente involucran la asociación de los registros de los sitios a un espacio multidimensional definido por un grupo de variables climáticas, con el objetivo de identificar áreas climáticas potencialmente idóneas para las especies. Los modelos se basan exclusivamente en factores ambientales, sin considerar factores bióticos e históricos (Palacios Reséndiz, 2010). Para cada especie se construyeron cinco modelos de nicho ecológico, obteniendo así, 50 mapas de distribución los cuales se dividen en:

1. Modelo de distribución potencial actual.
2. Modelo de distribución potencial, proyectado al año 2050 con RCP de 4.5
3. Modelo de distribución potencial, proyectado al año 2050 con RCP de 8.5
4. Modelo de distribución potencial, proyectado al año 2070 con RCP de 4.5
5. Modelo de distribución potencial, proyectado al año 2070 con RCP de 8.5

Los modelos de nicho ecológico muestran que las 10 especies del género *Enallagma* presentan una distribución potencial bastante amplia a lo largo del territorio norteamericano. Cuatro de las 10 especies (*Enallagma annexum*, *E. boreale*, *E. carunculatum* y *E. civile*) presentan una distribución potencial que empieza en los territorios del noroeste del continente, donde predominan los bosques mixtos, templados y boreales. Asimismo, la distribución de estas especies toma una dirección hacia las regiones de Alberta y la Columbia Británica en Canadá, pasa por los estados de Washington, Nevada, y Arizona en Estados Unidos, hasta llegar al norte de Chihuahua y Sonora, y algunos estados en el sur y centro de México. Además, la distribución de dichas especies, también toma rumbo hacia la parte oeste del continente norteamericano. Atraviesa los estados de Manitoba, Ontario y Quebec en Canadá. En Estados Unidos, atraviesan los estados de Montana, Nebraska, Illinois, Kansas, Oklahoma, Texas, hasta la parte norte de California y una parte del noreste del territorio mexicano. Por otro lado, las especies *Enallagma basidens*, *E. durum*, *E. exulans* y *E. signatum*, presentan una distribución potencial más restringida hacia la parte este del continente. Empieza en la región noreste del continente, en los estados de Illinois, Indiana, Ohio, Pensilvania, y dirigiéndose al sur hasta Florida; llegando también al estado de Tamaulipas en México. Por su parte, las especies *Enallagma novaehispaniae* y *E. praevarum*, muestran una distribución potencial que va de latitudes medias a latitudes bajas hacia el sur del territorio norteamericano, abarcando regiones desde selvas tropicales y subtropicales, desiertos y bosques templados. En la tabla 3 se presenta el área de distribución potencial estimada en km² para cada especie del género *Enallagma*. La especie que presentó un área de distribución potencial más extendida fue *Enallagma boreale* con 6,000,671 km², mientras que *Enallagma durum* fue la que presentó una distribución potencial más restringida, con 510,669 km² (Tabla 3).

Tabla 3. Área de distribución potencial de 10 especies del género *Enallagma*.

Especie	Distribución Potencial actual (Km2)
<i>E. boreale</i>	6,000,671
<i>E. civile</i>	4,696,398
<i>E. carunculatum</i>	3,948,290
<i>E. annexum</i>	2,789,971
<i>E. exulans</i>	2,710,949
<i>E. signatum</i>	2,579,420
<i>E. praevarum</i>	1,946,652
<i>E. basidens</i>	1,290,726
<i>E. novahispaniae</i>	820,705
<i>E. durum</i>	510,669

Los modelos de nicho ecológico proyectados hacia el futuro con escenarios de cambio climático, prevén un aumento en la distribución de las 10 especies del género *Enallagma* por efecto del cambio climático. Bajo un escenario de Forzamiento Radiativo moderado (R.C.P. 4.5) para el año 2050, *Enallagma durum* será la especie que ampliará más su intervalo de distribución en un 131%, con respecto a la actualidad. *Enallagma novahispaniae* y *E. civile* incrementarán de 42-46% su área de distribución. Por otro lado, las especies *Enallagma signatum* y *E. exulans* lo harán de 30-31%. *Enallagma boreale*, *E. praevarum*, *E. basidens* y *E. carunculatum* expandirán su área de distribución de 16-26%. Por su parte, la especie que posiblemente mantendrá su distribución potencial, es *Enallagma annexum*, la cual solo proyecta un pequeño aumento de 2% (Tabla 4). Por otra parte, para el año 2070 y bajo el escenario de Forzamiento Radiativo

moderado, la distribución del género *Enallagma* variará entre especies. *Enallagma durum*, será la especie quien incrementará mayormente su área de distribución potencial en un 23% en relación con el año 2050. Otra de las especies que también aumentará considerablemente su área de distribución será *Enallagma civile*, con un 10%.

En lo que respecta a las especies *Enallagma basidens*, *E. boreale*, *E. exulans*, y *E. signatum* incrementarán solamente un 8% en su área de distribución potencial. *Enallagma annexum* y *E. praevarum* se mantendrán estables, mientras que *Enallagma carunculatum* y *E. novahiespaniae* reducirán su área de distribución potencial en un 7% con relación al año 2050 (Tabla 4; Fig. 5-24).

Los modelos proyectados bajo un escenario de Forzamiento Radiativo crítico (R.C.P. 8.5), muestran que la distribución del género *Enallagma* difiere notablemente en relación al escenario de Forzamiento Radiativo moderado. Para el año 2050, *Enallagma durum* incrementará su área de distribución potencial en un 171% con respecto a la actual. Por su parte, *Enallagma civile*, *E. novahiespaniae* y *E. exulans*, aumentarán en un 41-57%.su área de distribución potencial. Por otro lado, las especies *Enallagma basidens*, *E. carunculatum* y *E. signatum* tendrán un incremento de 33-35%. *Enallagma praevarum* y *E. boreale* aumentarán en un 19-21%, mientras que *Enallagma annexum* expandirá su área de distribución potencial en un 9% con relación a la distribución actual (Tabla 4). Para el año 2070 y bajo un escenario de Forzamiento Radiativo similar, nueve de las 10 especies del género *Enallagma*, incrementarán su área de distribución potencial. *Enallagma durum* tendrá un incremento del 46% en comparación al año 2050. *Enallagma civile* y *E. boreale* aumentarán su área de distribución potencial de 28-36%. *Enallagma carunculatum*, *E. exulans*, *E. novahiespaniae*, *E. praevarum* y *E. signatum*, lo harán de 13-17%. Mientras que *Enallagma annexum* sufrirá una disminución del 5% en su área de distribución potencial en relación al año 2050 (Tabla 4; Fig. 5-25).

Especie	2050 (RCP 4.5)	2050 (RCP 8.5)	2070 (RCP 4.5)	2070 (RCP 8.5)
<i>E. annexum</i>	2	9	2	4
<i>E. basidens</i>	23	33	24	61
<i>E. boreale</i>	16	19	18	22
<i>E. carunculatum</i>	26	35	25	52
<i>E. civile</i>	42	57	52	93

<i>E. durum</i>	131	171	154	217
<i>E. exulans</i>	30	41	32	57
<i>E. novahispaniae</i>	46	42	40	56
<i>E. praevarum</i>	20	21	20	34
<i>E. signatum</i>	31	35	34	50

Evaluación del modelo

Los modelos generados por BIOMOD (Biodiversity Modelling) fueron evaluados con la prueba TSS (*True Skill Statistics*). Los valores TSS se presentan en la tabla 5, los cuales indican que los modelos obtenidos se pueden considerar fiables y más precisos que un modelo obtenido al azar. Por tanto, la predicción tiene un alto nivel en la precisión de la sensibilidad (proporción de presencias predichas con exactitud) y especificidad (proporción de ausencias predichas con exactitud) de los modelos.

Tabla 5. Valores TSS de los modelos de 10 especies del género *Enallagma*.

Especie	TSS
<i>E. annexum</i>	0.852
<i>E. basidens</i>	0.855
<i>E. boreale</i>	0.665
<i>E. carunculatum</i>	0.767
<i>E. civile</i>	0.751
<i>E. durum</i>	0.885
<i>E. exulans</i>	0.813
<i>E. novahispaniae</i>	0.877
<i>E. praevarum</i>	0.837
<i>E. signatum</i>	0.829

Variables ambientales relacionadas con la presencia de especies

La variable que contribuyó en mayor porcentaje en la calibración de los modelos de nicho ecológico de las 10 especies del género *Enallagma*, fue la correspondiente a la temperatura del trimestre más cálido (Bio 10), con un 49.12%. Le siguen el rango de temperatura anual (Bio 7) con un 16.36%, la precipitación del cuarto más seco (Bio 17),

con 12.74% y temperatura media mensual (Bio 2) con 8.61%. En contraste, las variables de precipitación del cuarto más húmedo y la estacionalidad de precipitación, contribuyeron en un 6.92 y 6.19% respectivamente (Tabla 6).

Tabla 6. Porcentaje de contribución de las variables en la elaboración de los modelos de nicho ecológico de las 10 especies del género *Enallagma*.

Especie	Bio 10	Bio 7	Bio 17	Bio 2	Bio 16	Bio 15
<i>E. annexum</i>	43.8	21	6.6	22.3	1.4	4.9
<i>E. basidens</i>	44.2	15	17.1	9.1	12	2.6
<i>E. boreale</i>	53.6	26.8	1.6	10.9	1.1	6.1
<i>E. carunculatum</i>	73.4	14.9	6.6	0.7	1.1	3.4
<i>E. civile</i>	79.2	6.9	1.2	1.2	8.8	2.7
<i>E. durum</i>	30.9	10.2	41.8	7.3	1.1	8.7
<i>E. exulans</i>	46	11	13.1	2	20.2	7.7
<i>E. novaehispaniae</i>	37.2	38.6	8.7	5.6	3.4	6.5
<i>E. praevarum</i>	32.3	11.5	14.6	26.5	3.6	11.6
<i>E. signatum</i>	51.5	7.7	16.1	0.5	16.5	7.7
Total % contribución	49.12	16.36	12.74	8.61	6.92	6.19

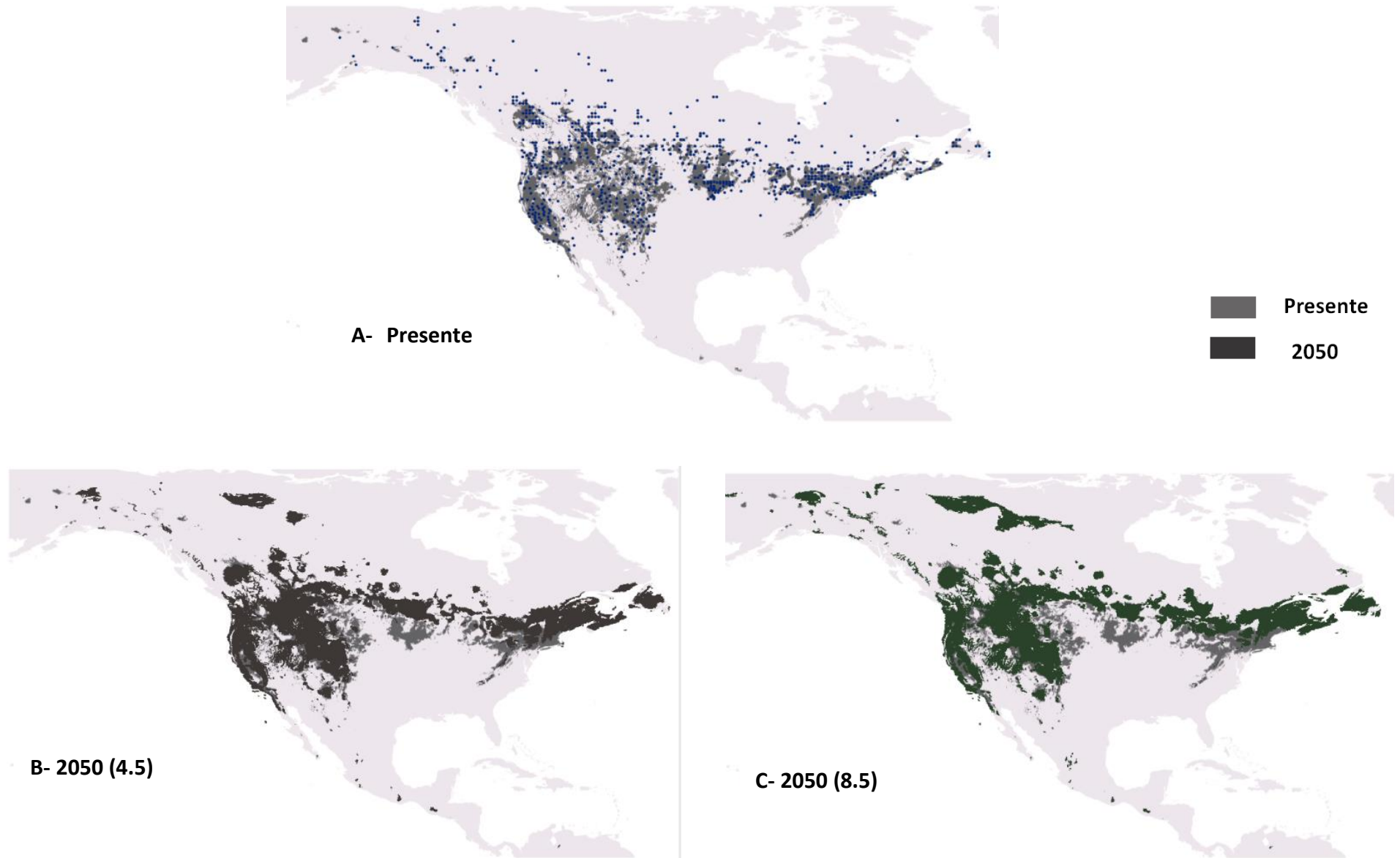


Figura. 5. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma annexum*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P. de 4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2050**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

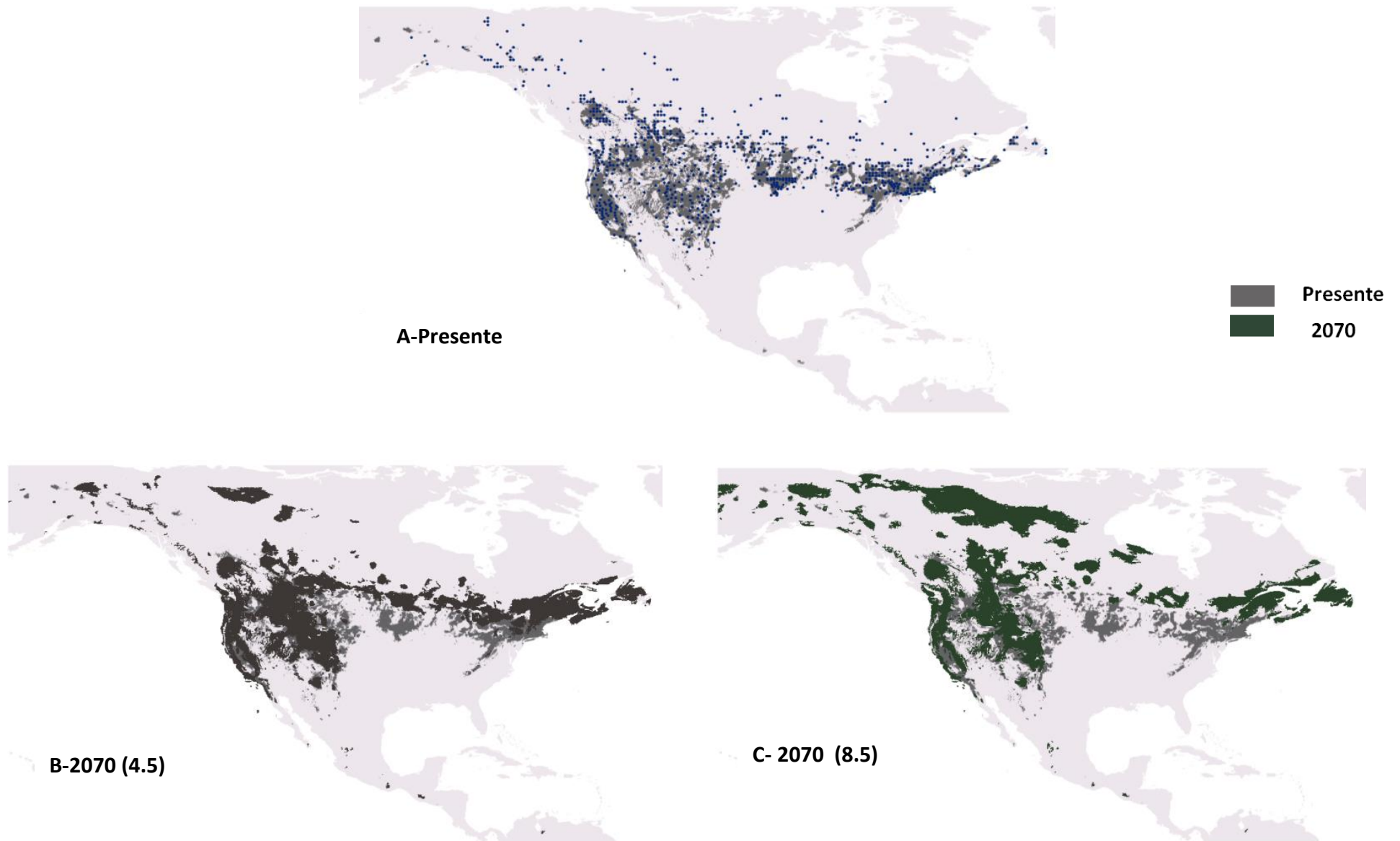


Figura. .6 Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma annexum*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2070**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

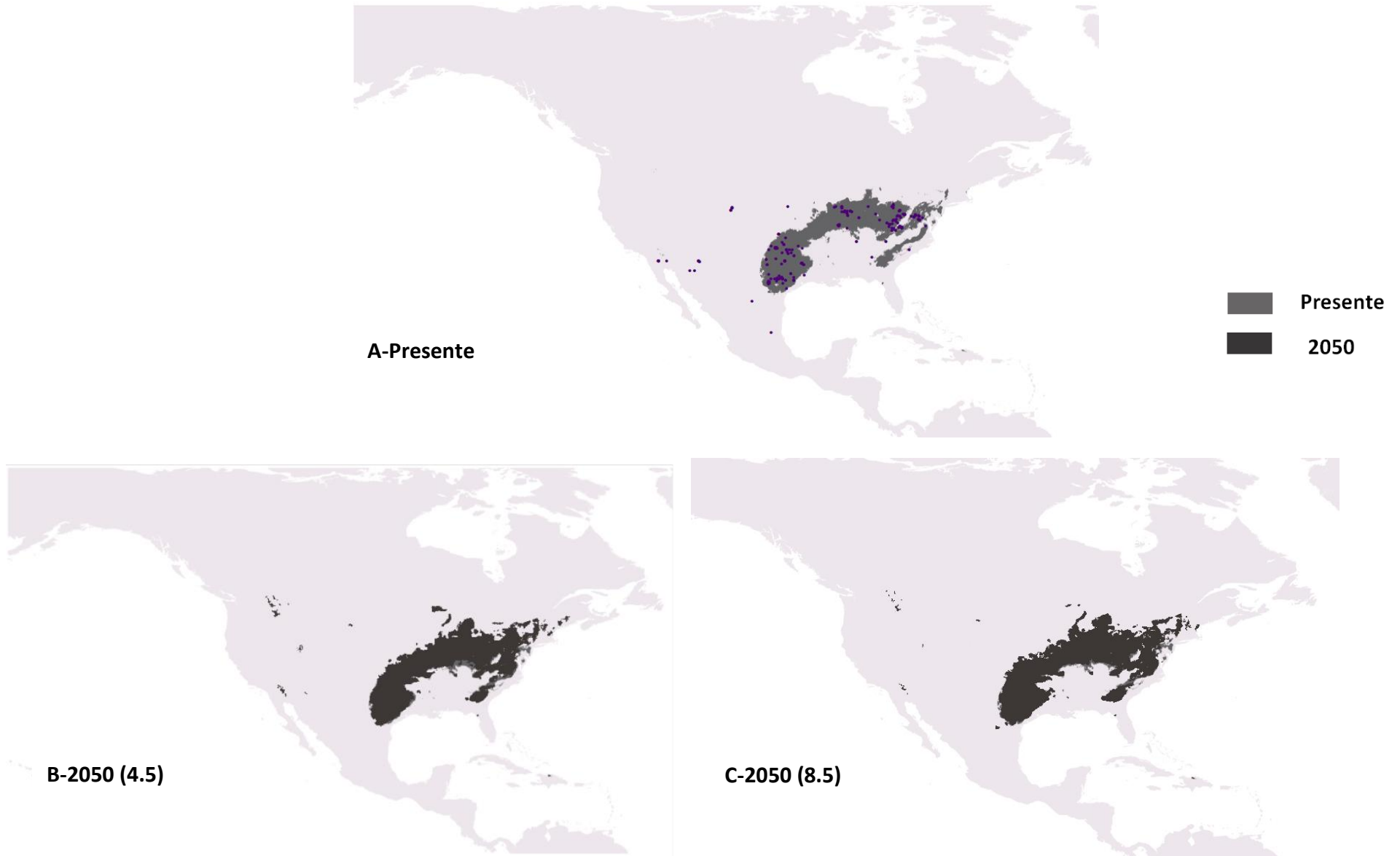


Figura. 7. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma basidens*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2050**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

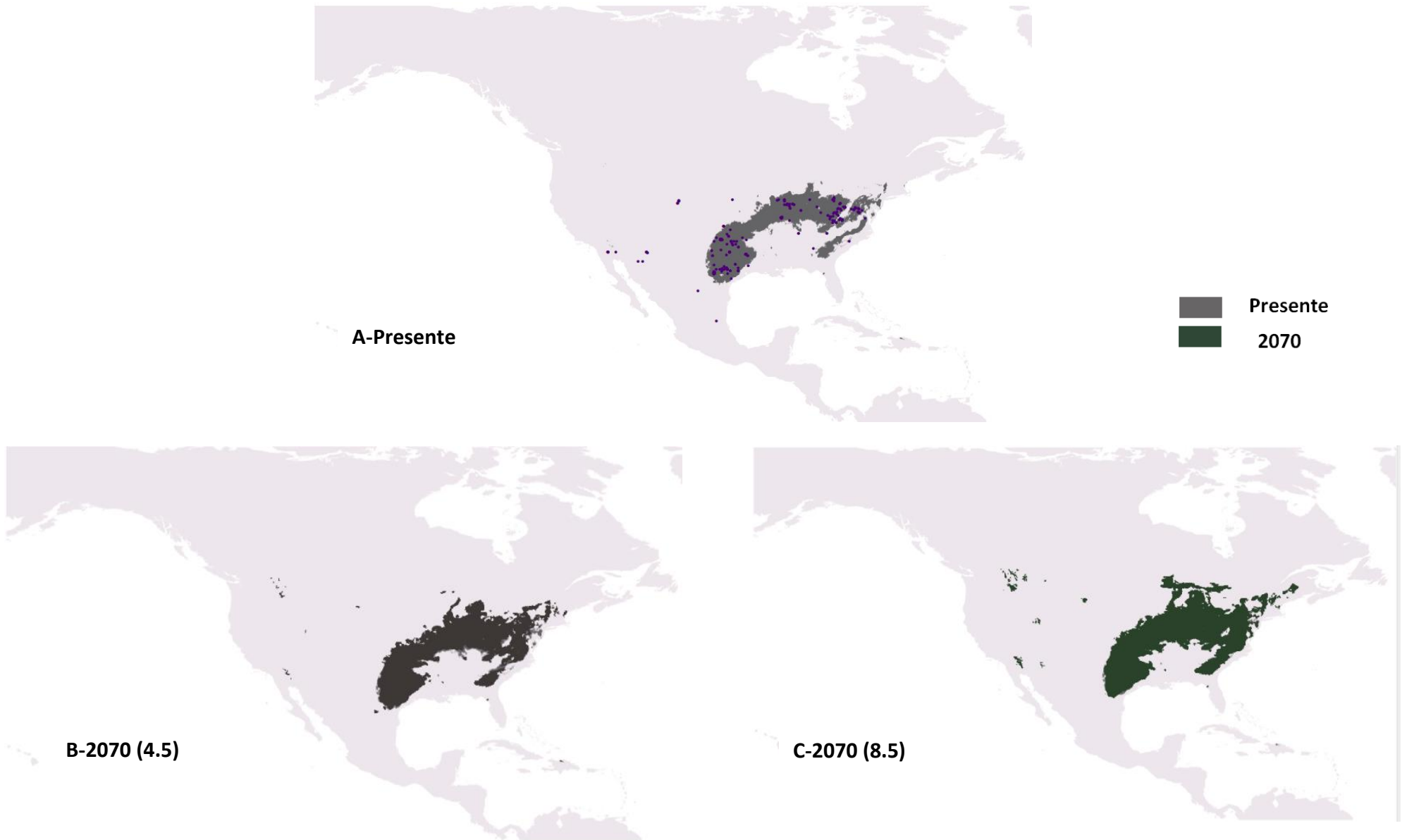
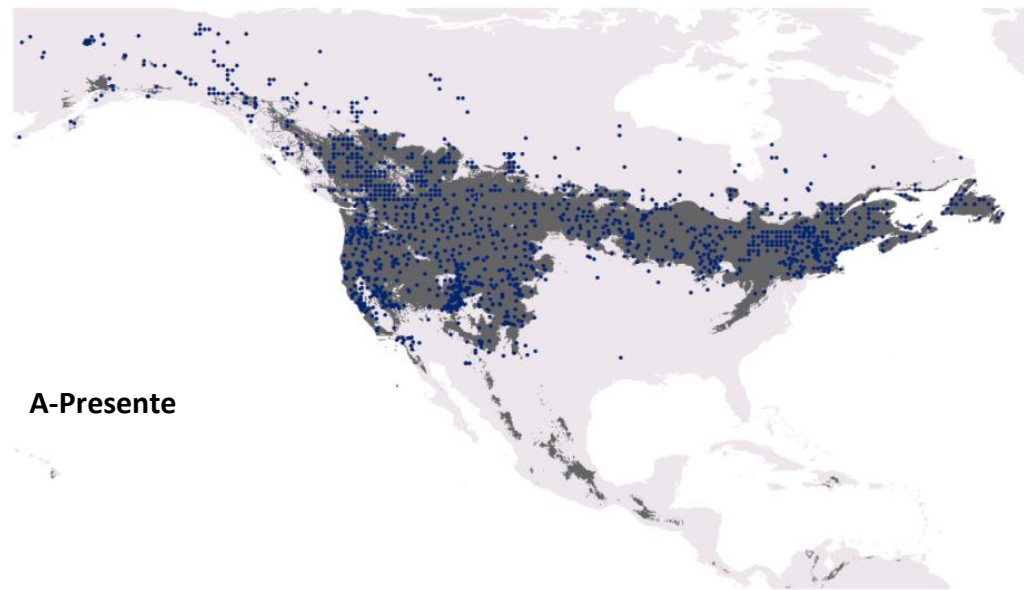
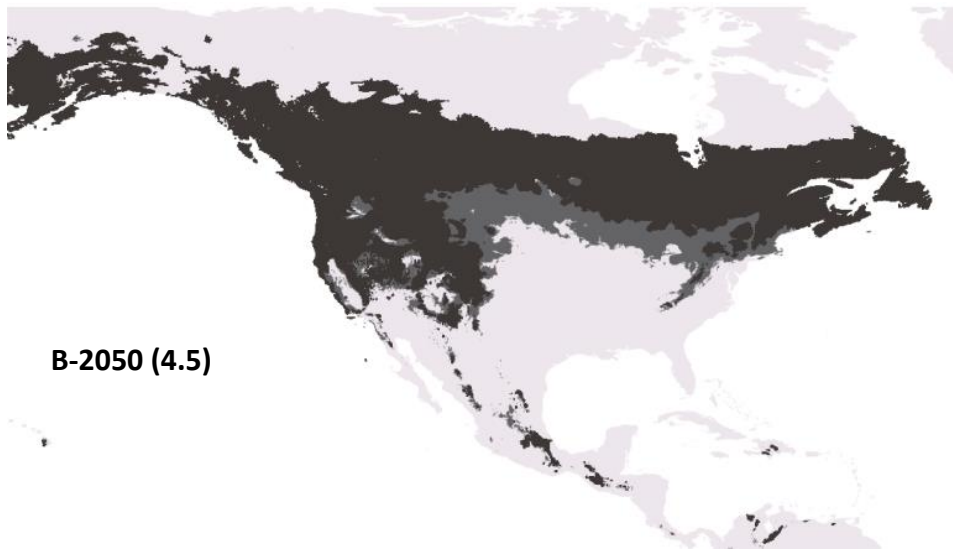


Figura. 8. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma basidens*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2070**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

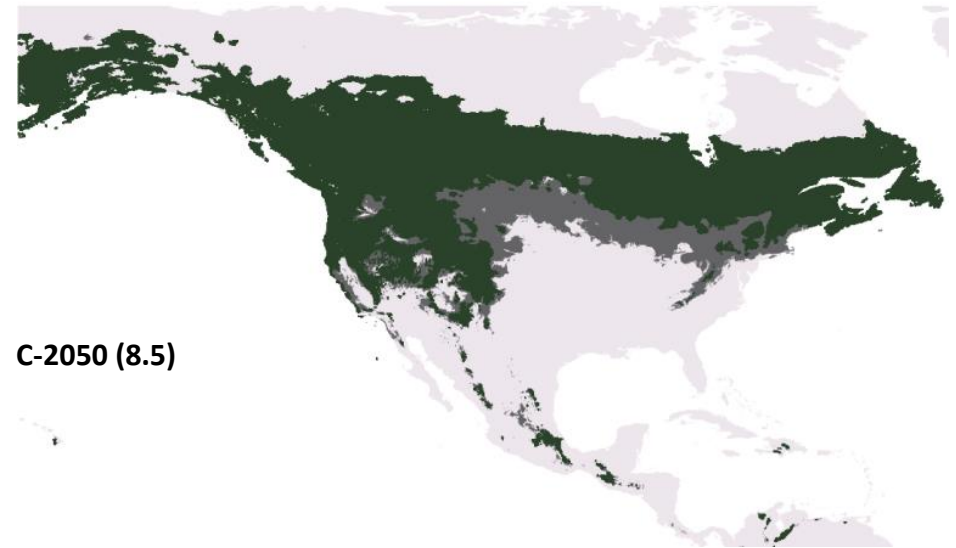


A-Presente

Presente
2050

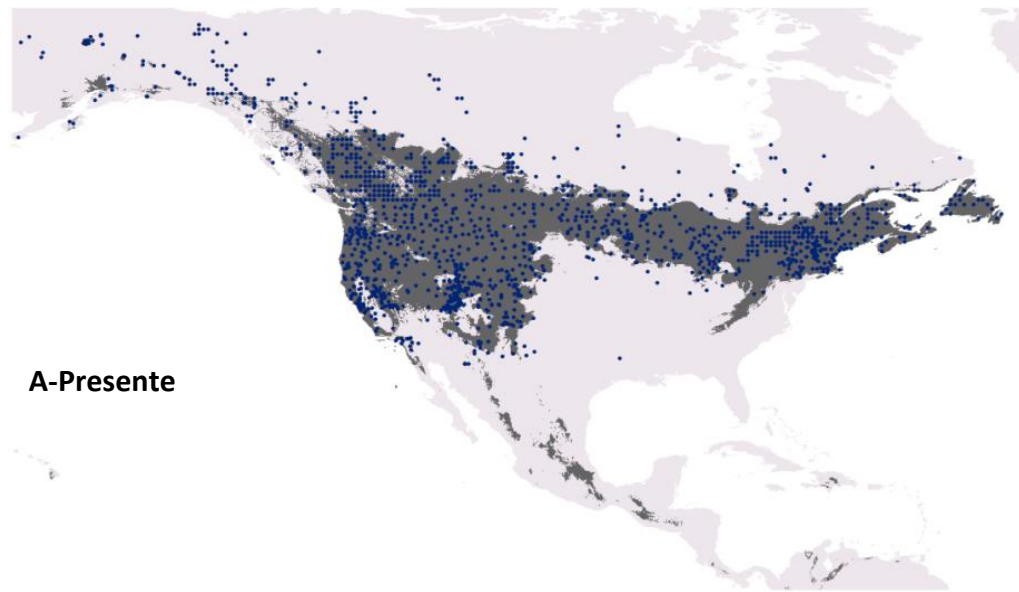


B-2050 (4.5)



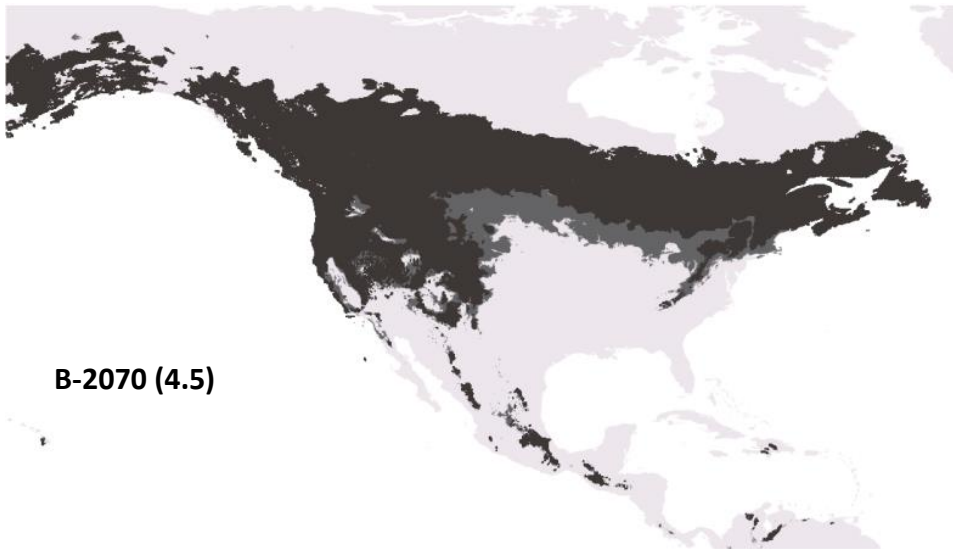
C-2050 (8.5)

Figura. 9. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma boreale*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2050**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

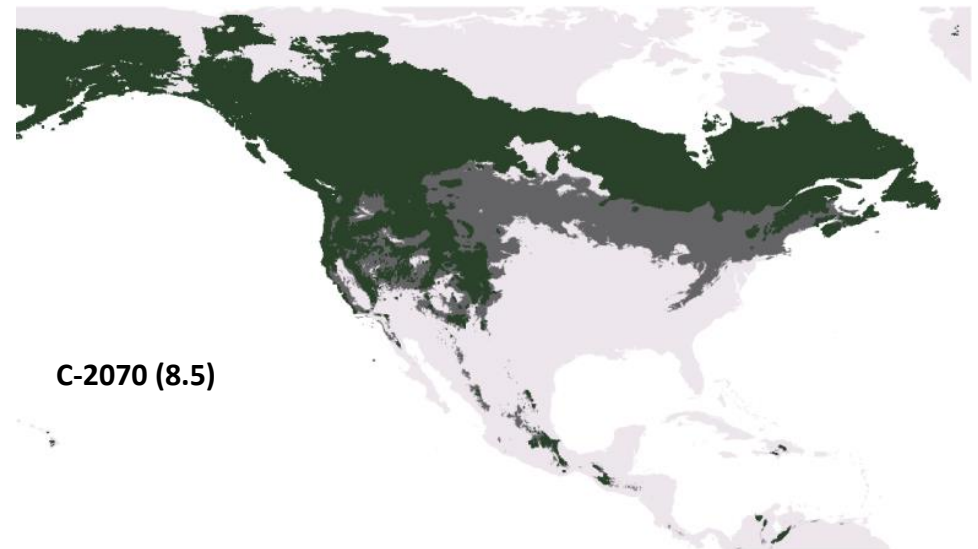


A-Presente

Presente
2070



B-2070 (4.5)



C-2070 (8.5)

Figura. 10. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma boreale*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2070**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

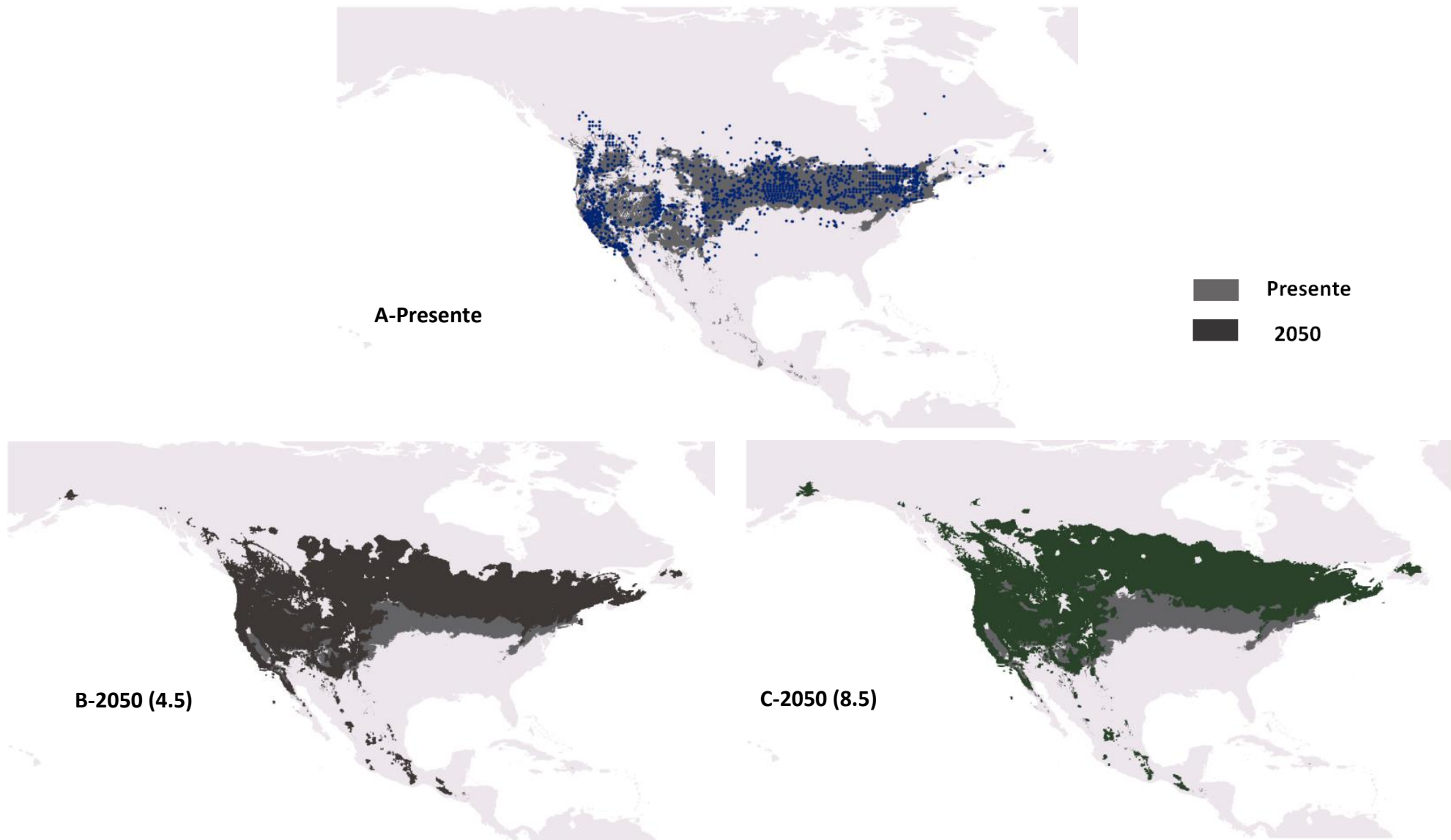
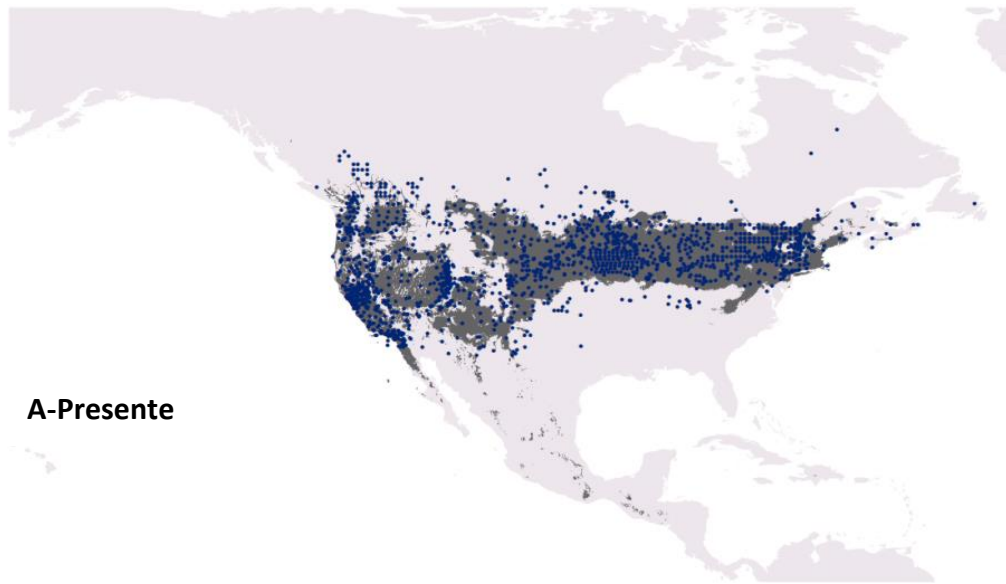
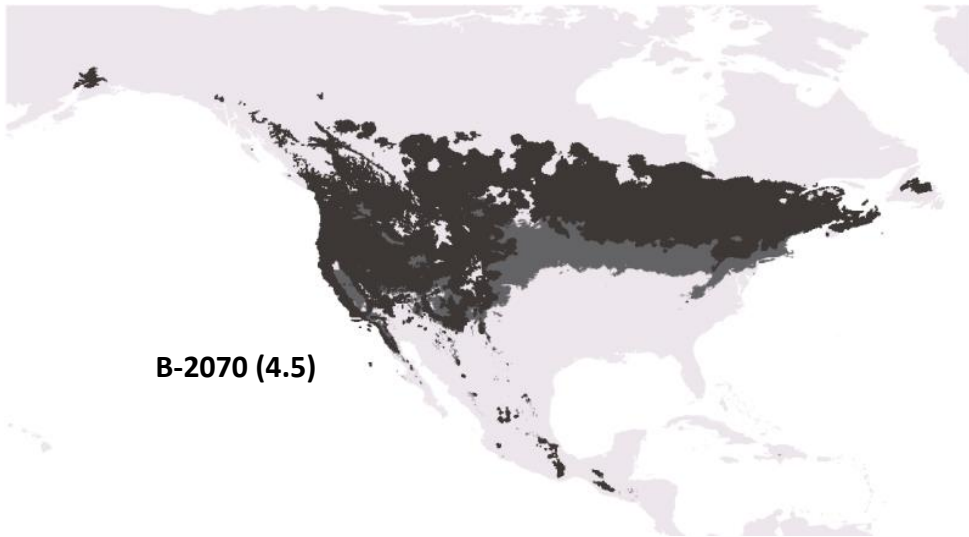


Figura. 11. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma carunculatum*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2050**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

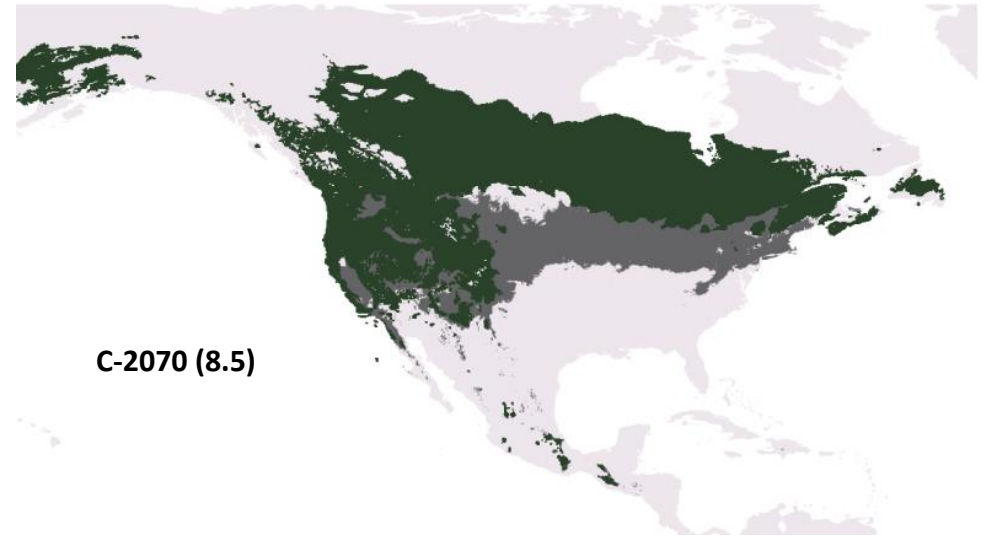


A-Presente

■ Presente
■ 2070



B-2070 (4.5)



C-2070 (8.5)

Figura. 12. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma carunculatum*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2070**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

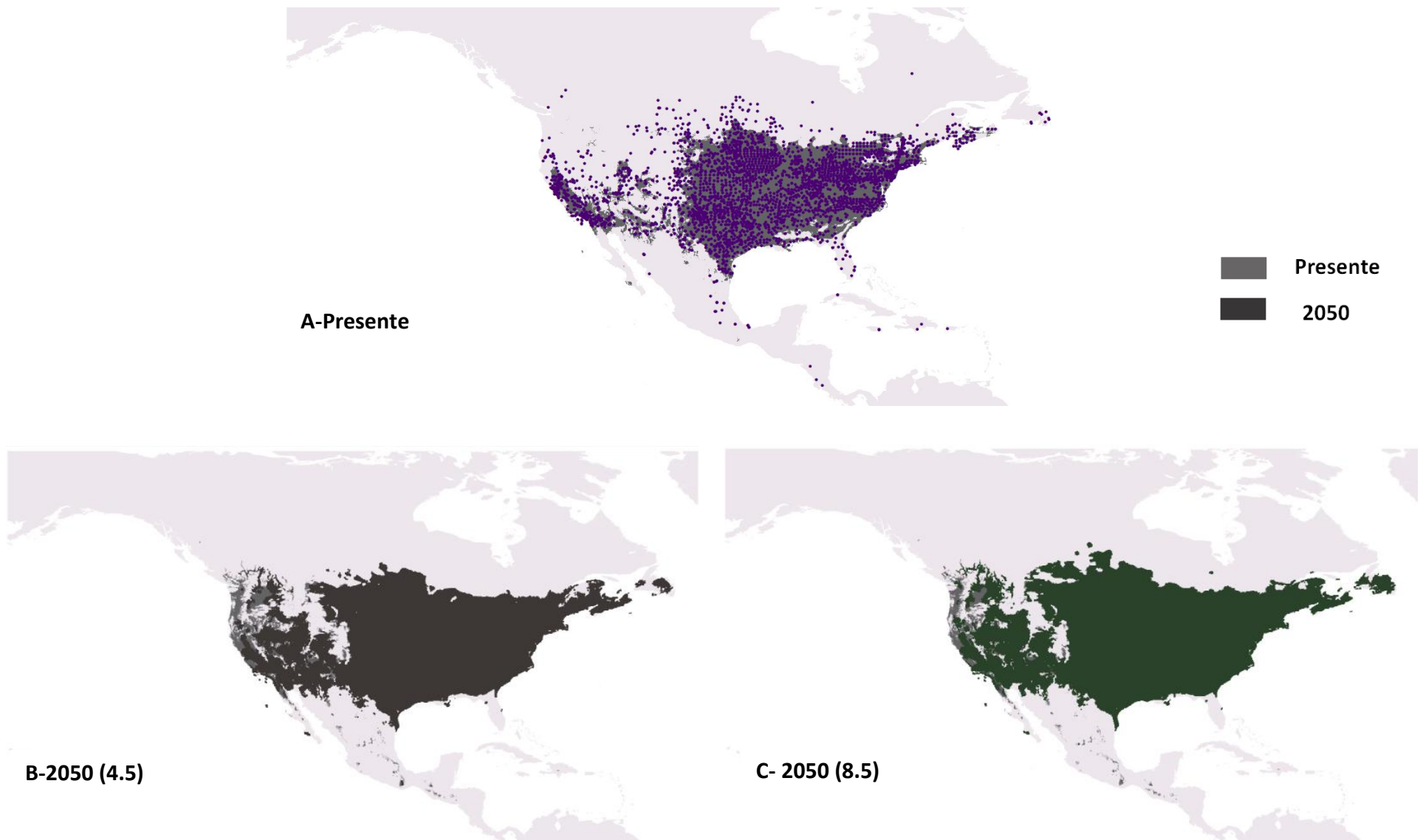


Figura. 13. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma civile*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2050**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

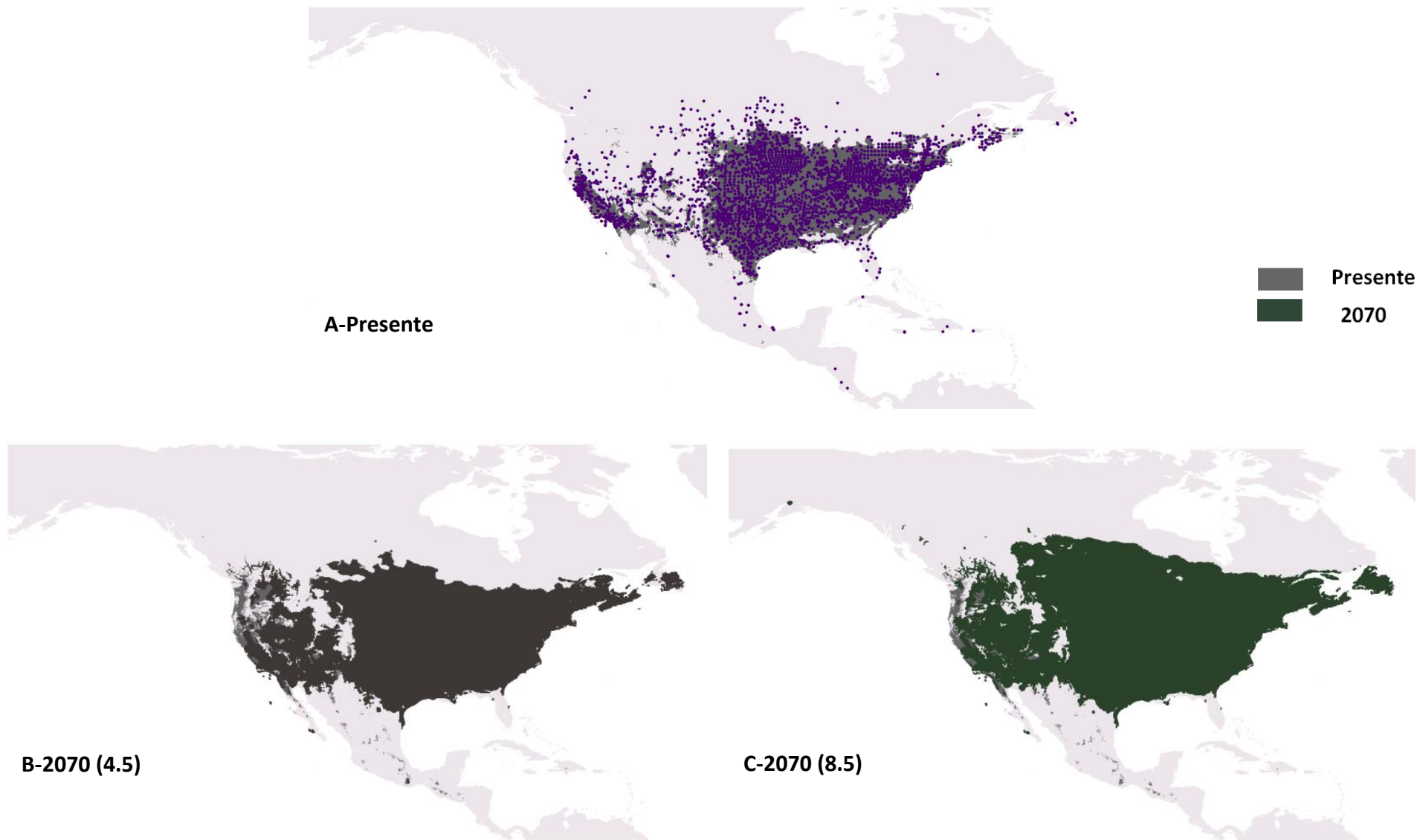


Figura. 14. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma civile*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2070**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

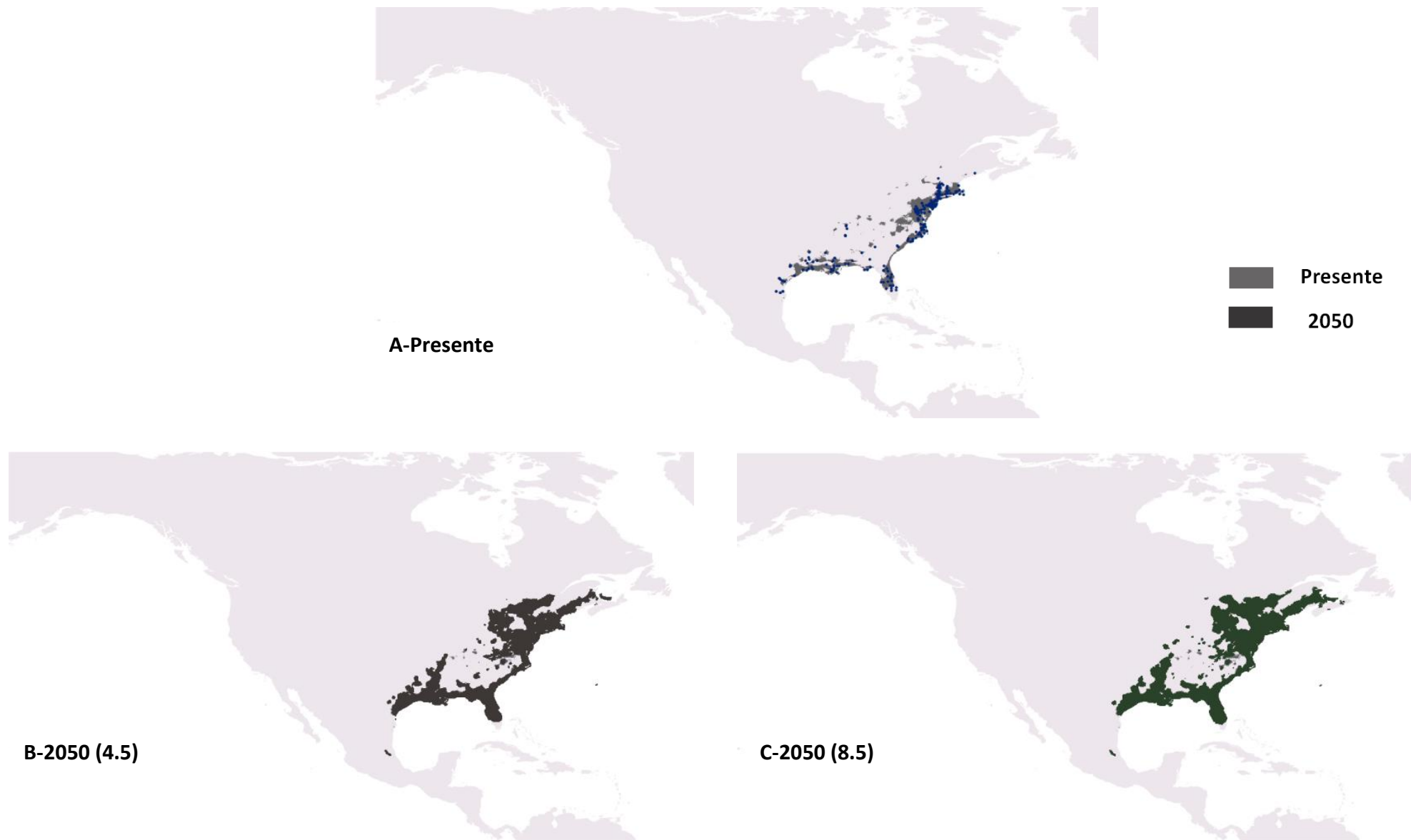


Figura. 15. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma durum*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2050**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

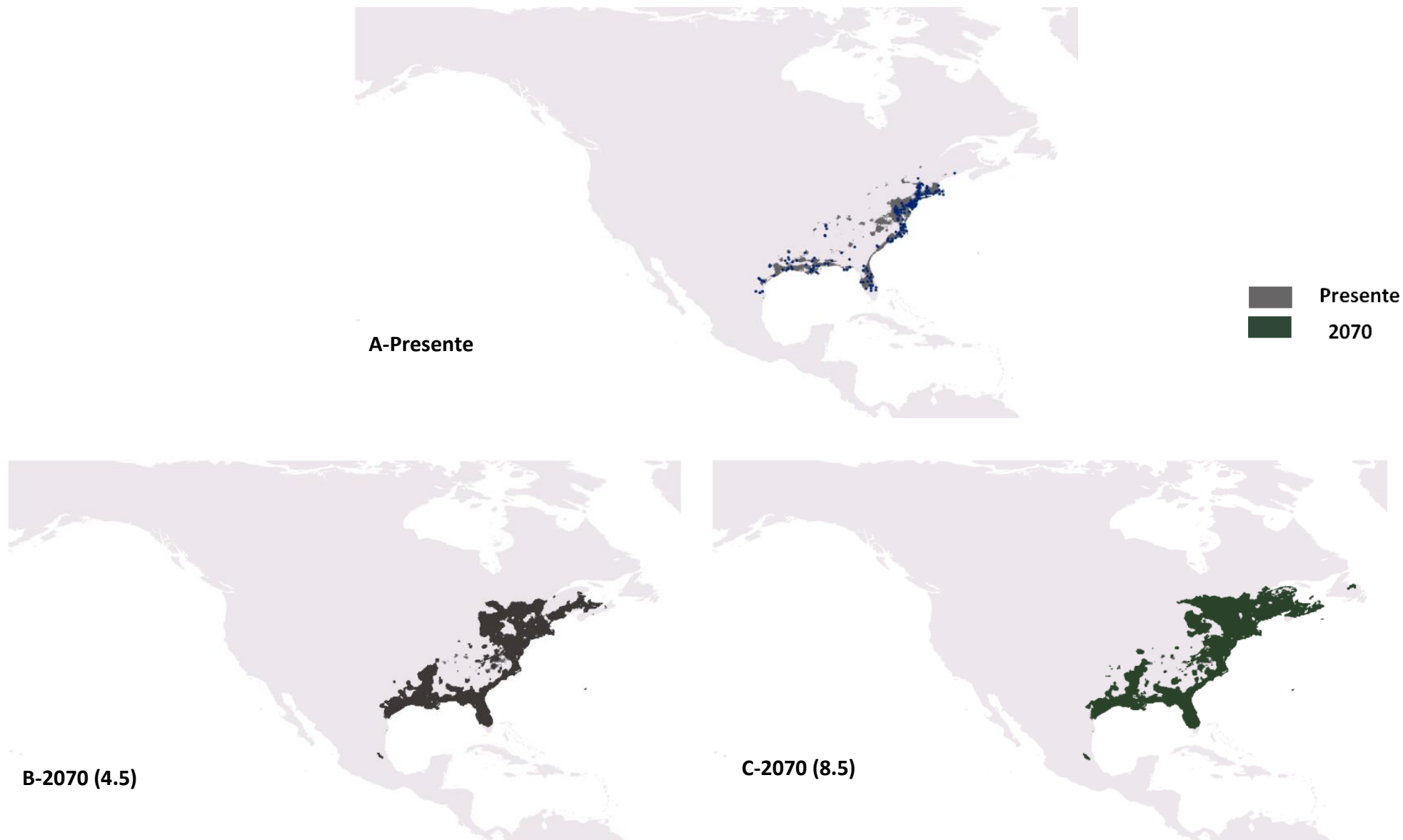


Figura. 16. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma durum*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2070**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

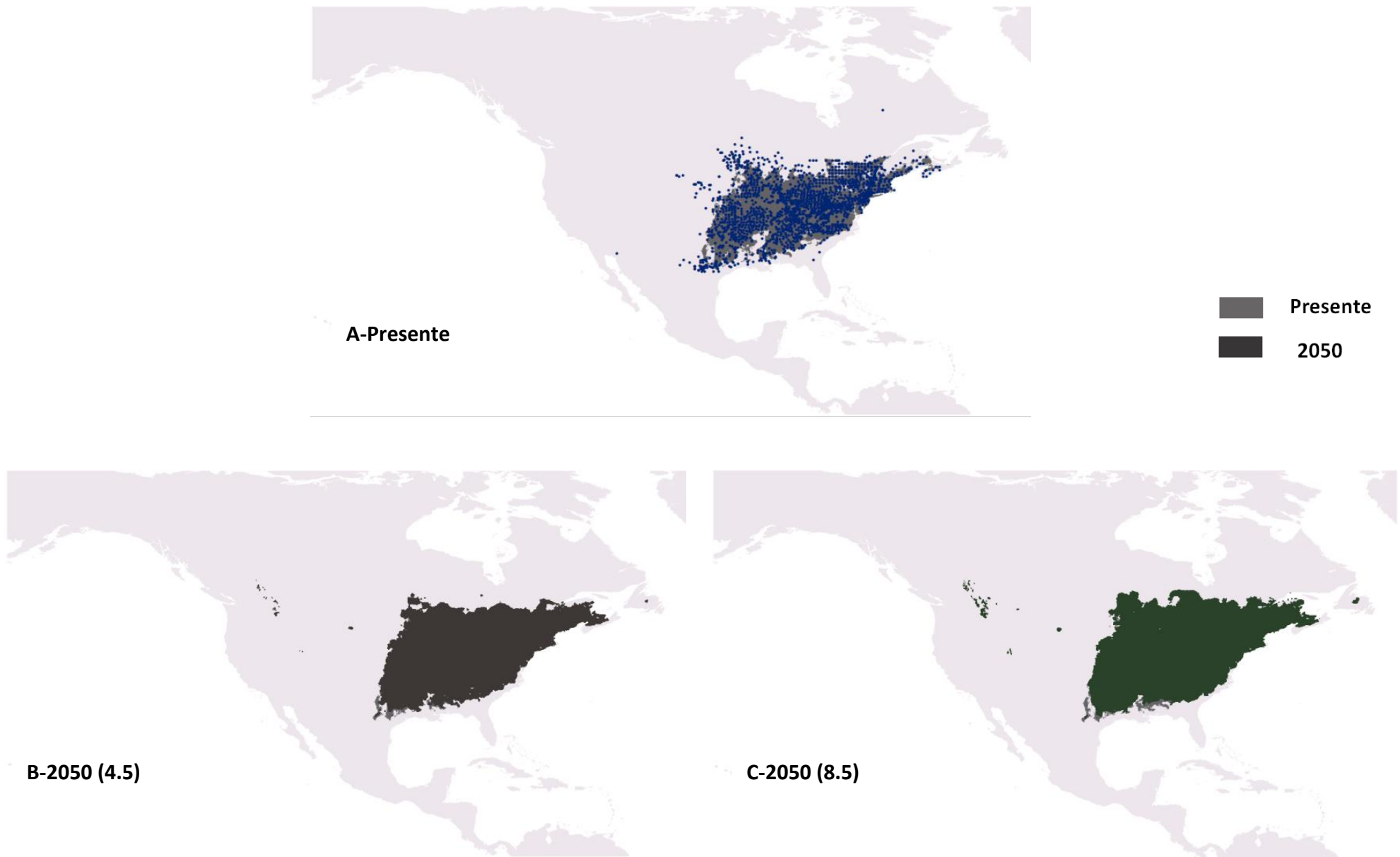


Figura. 17. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma exulans*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2050**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

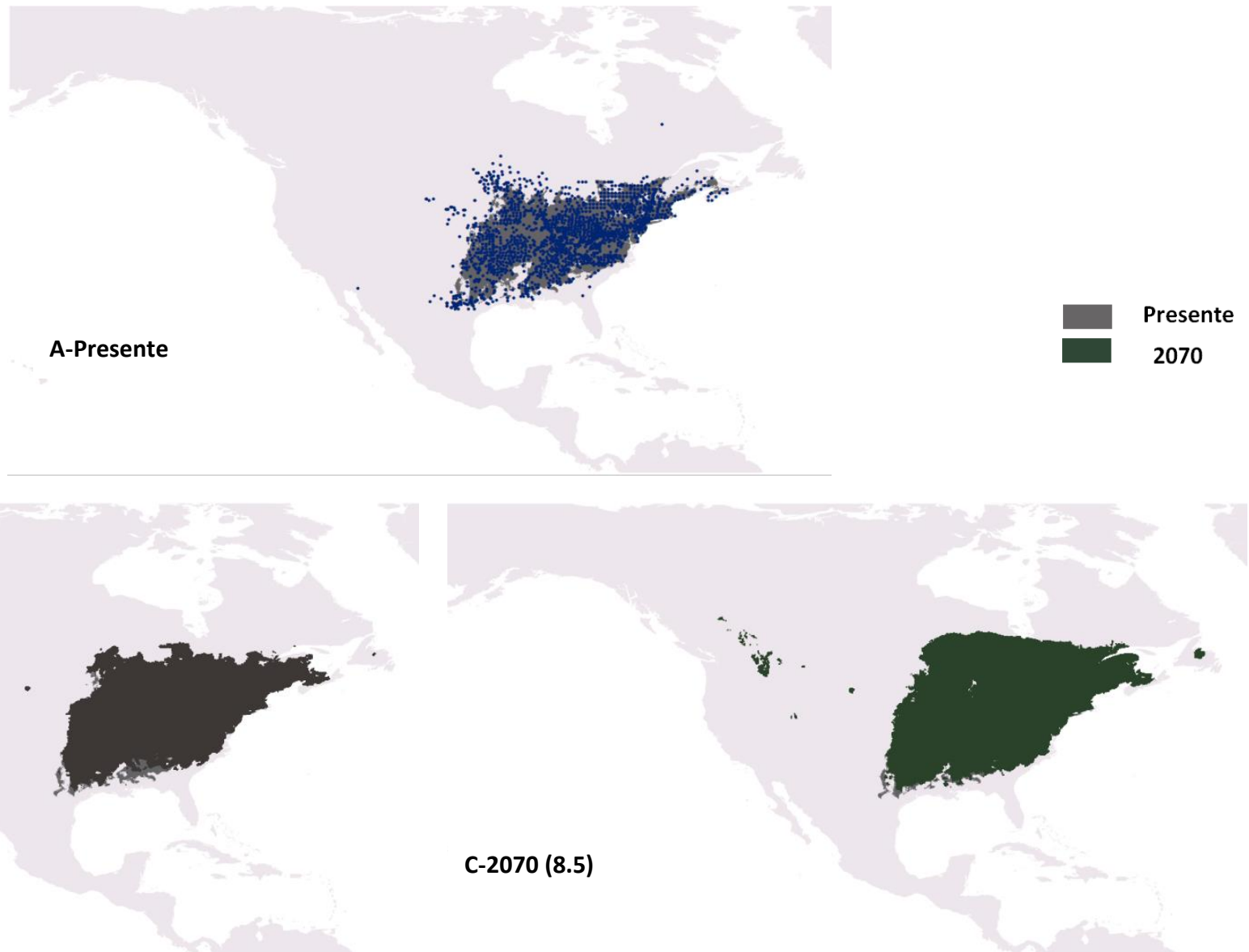


Figura. 18. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma exulans*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2070**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

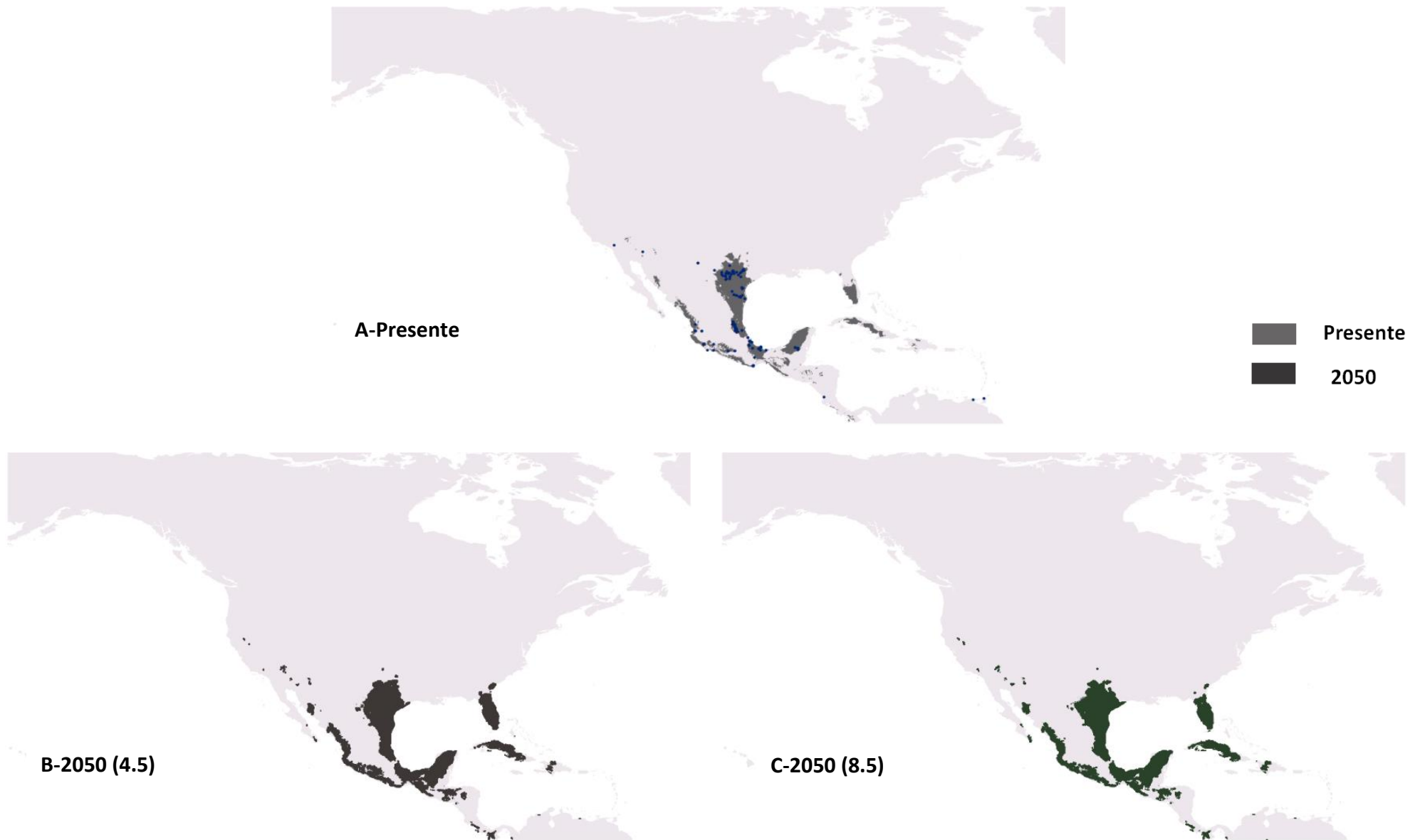


Figura. 19. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma novaehispaniae*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P. de 4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2050**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

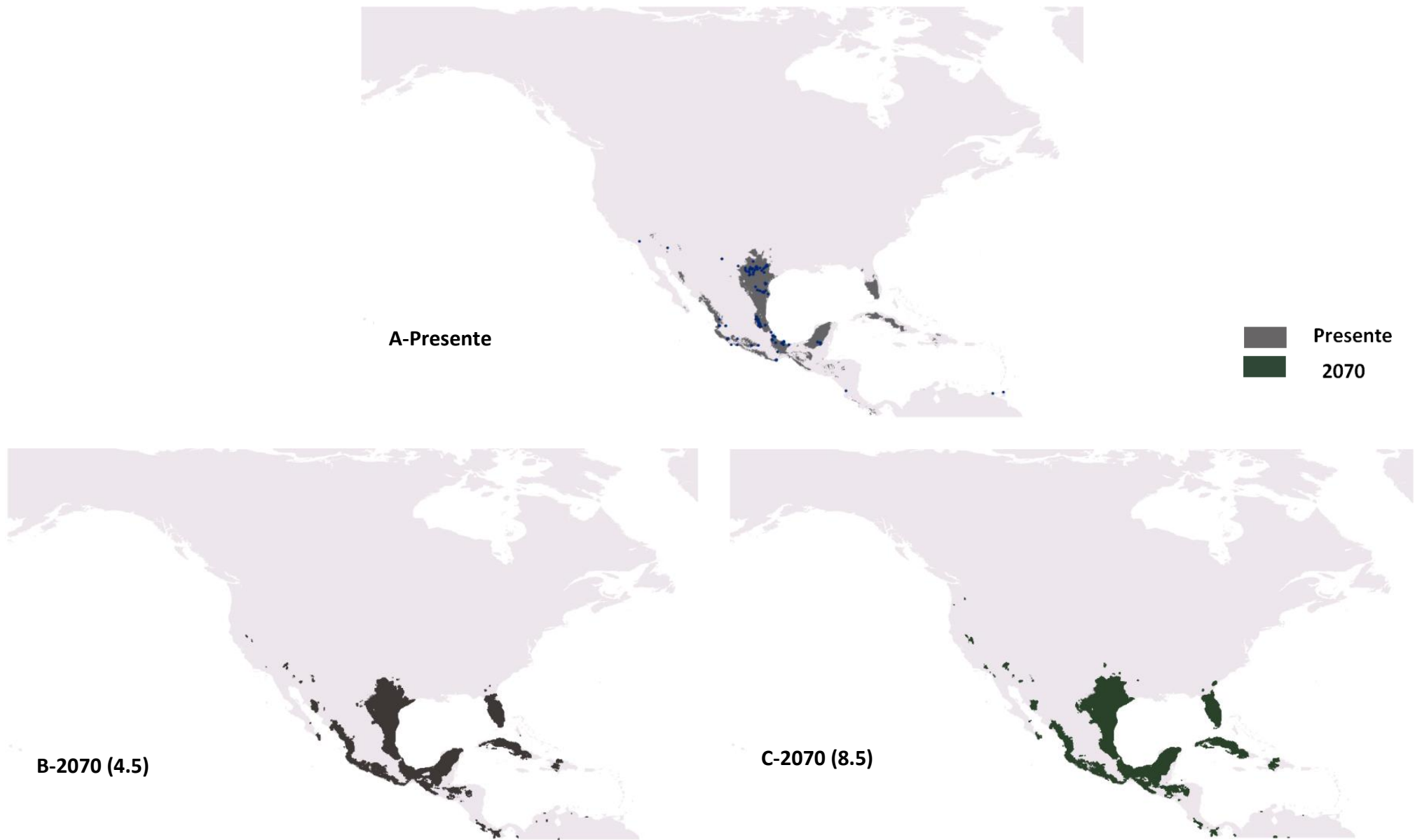


Figura. 20. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma novaehispaniae*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P. de 4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2070**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

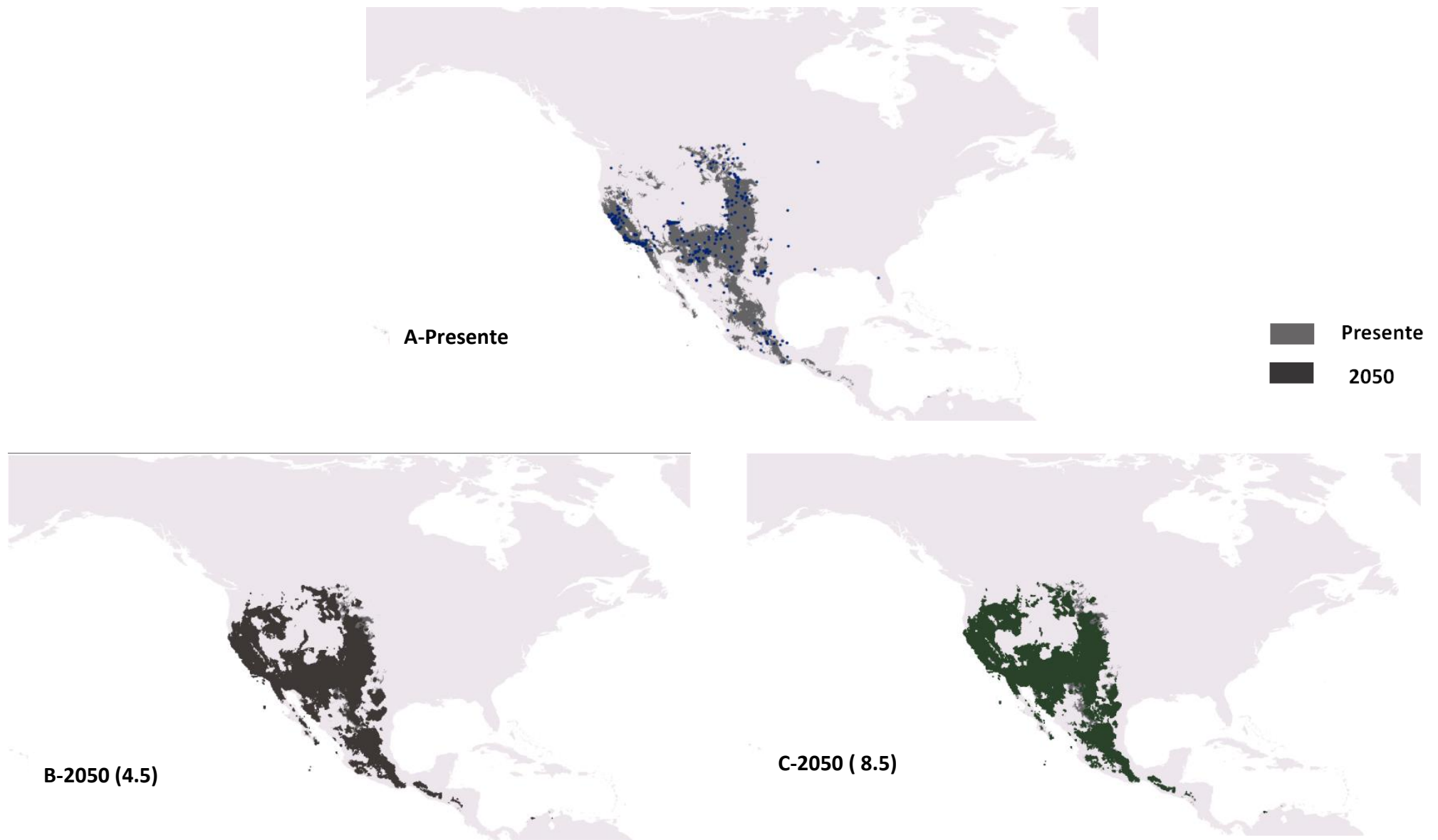


Figura. 21. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma praevarum*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2050**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

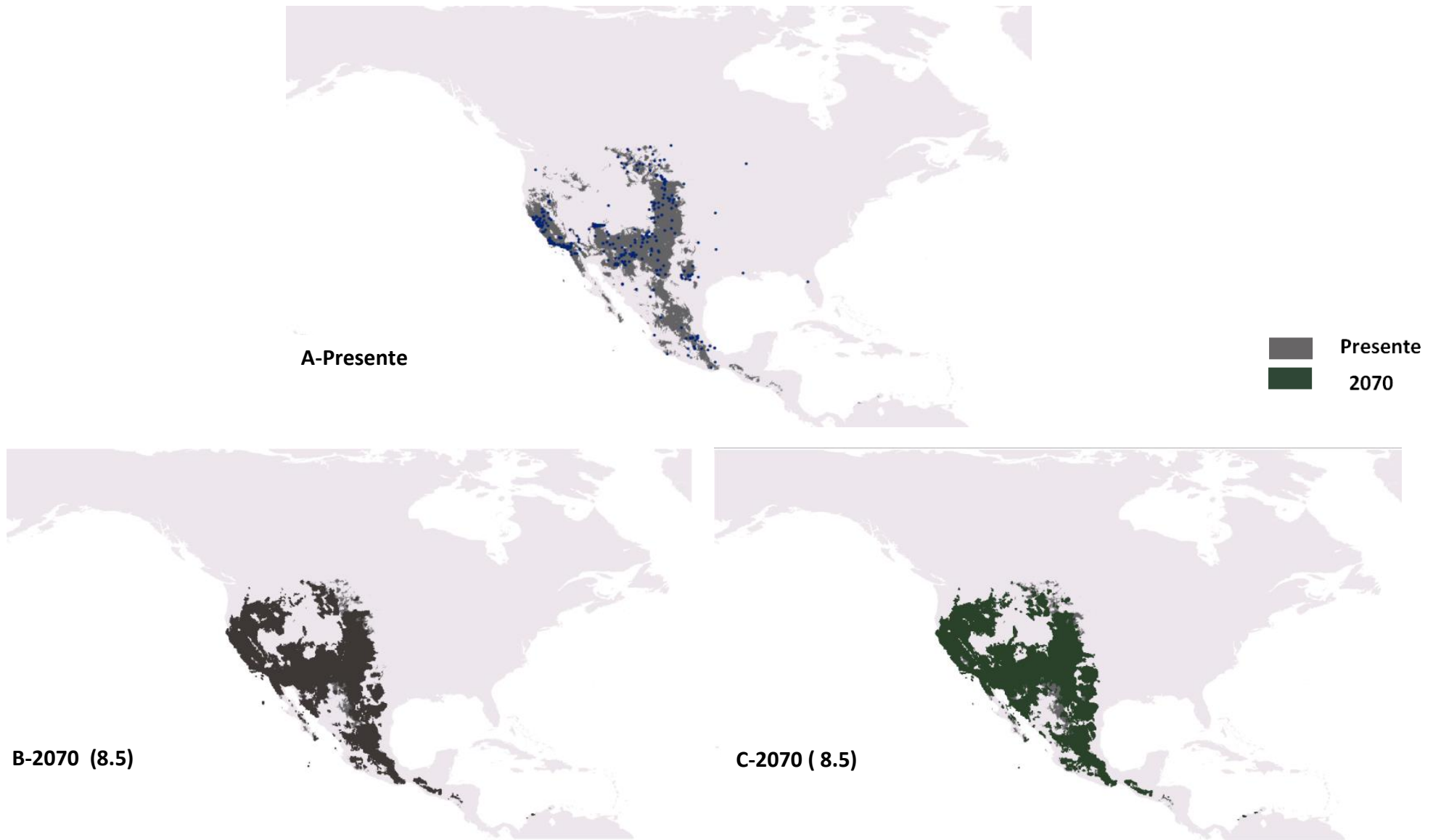


Figura. 22. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma praevarum*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2070**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

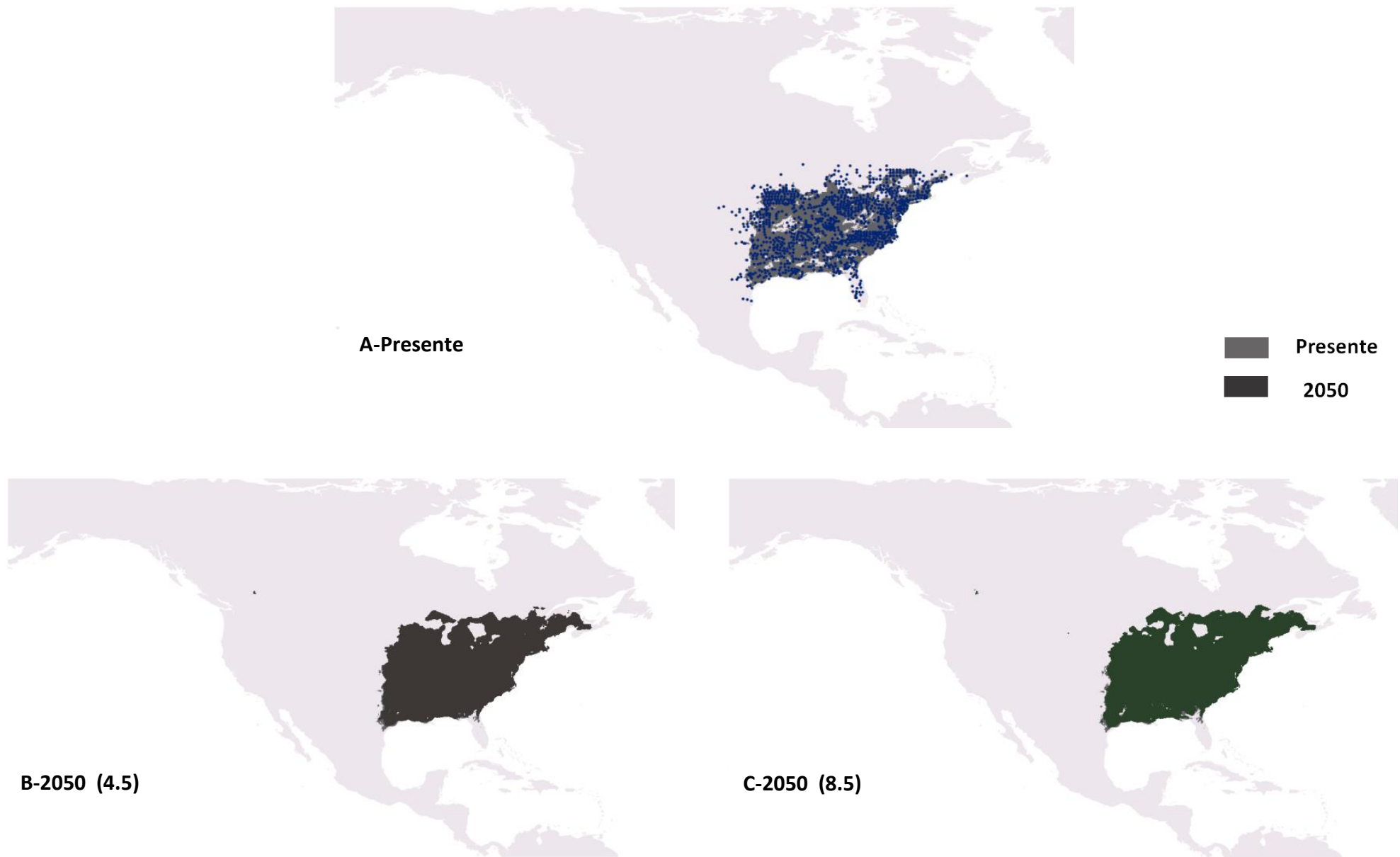


Figura. 23. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma signatum*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2050**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

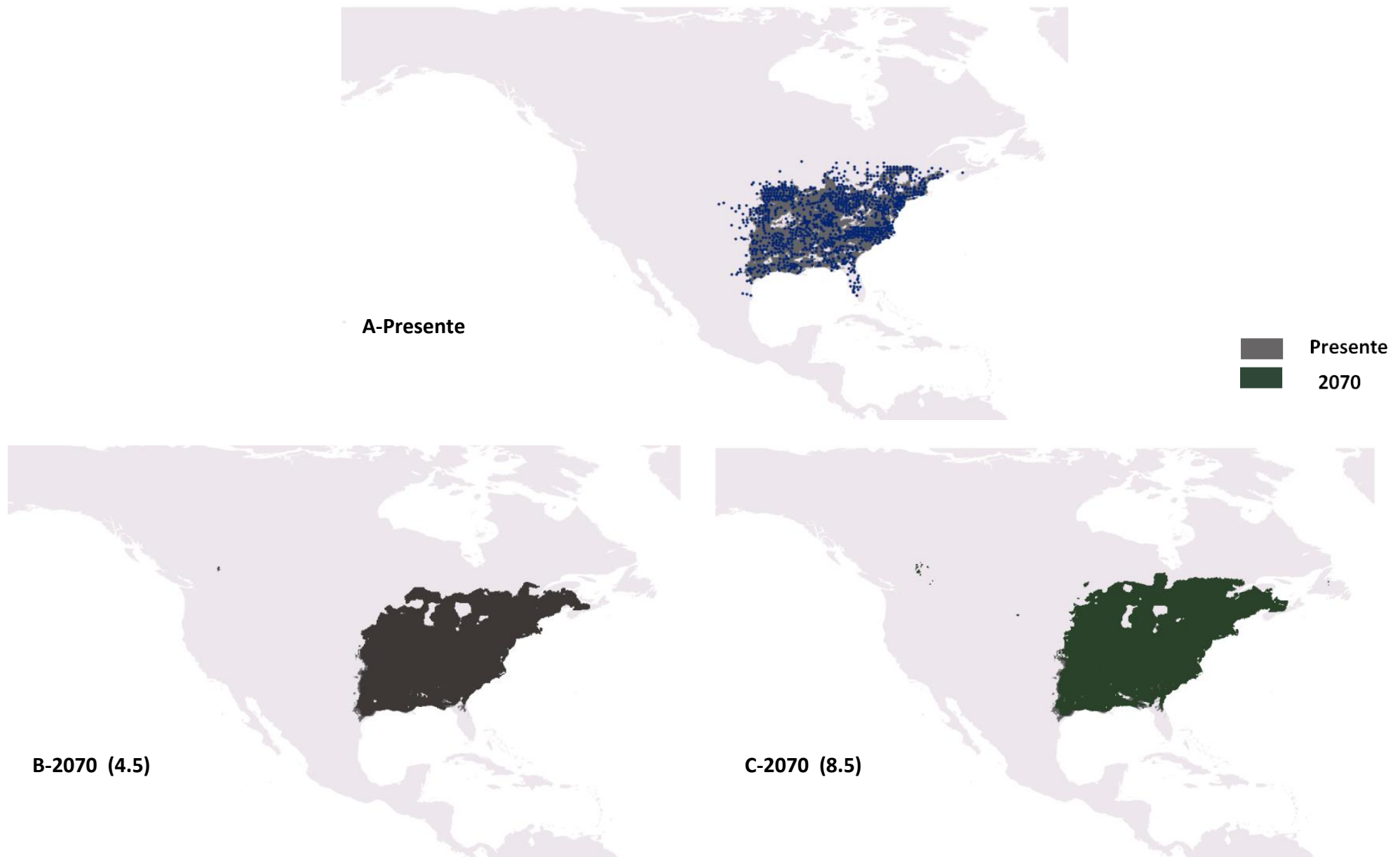


Figura. 24. Mapas de distribución potencial de la especie *Enallagma signatum*. Los mapas se obtuvieron modelando el nicho ecológico y proyectando al **presente (A)** y hacia el **futuro**, bajo los escenarios **R.C.P.** de **4.5 (B)** y **8.5 (C)** para el año **2070**. Los colores más oscuros muestran la distribución proyectada, mientras que la coloración más clara representa a la actual. Es decir, el polígono de la distribución potencial presente, está cubierto por la proyección del futuro debido a la expansión del área de distribución potencial. Los puntos azules muestran los sitios de presencia de la especie.

Discusión

Los Modelos de Nicho Ecológico se han convertido en una herramienta muy útil en los estudios de ecología evolutiva (R. A. Sánchez-Guillén *et al.*, 2013). Por otra parte, las amenazas a la biodiversidad global causadas por el cambio climático hacen que sea importante identificar la manera en la que las especies están respondiendo a este calentamiento reciente (Chen *et al.*, 2011). Una dimensión en la que se ha estudiado los efectos del cambio climático en los sistemas naturales, es la comprensión de sus implicaciones potenciales para la distribución geográfica de las especies (Martinez-Meyer, 2005). Los resultados obtenidos en este trabajo mediante la construcción de los modelos de nicho ecológico, muestran que la distribución potencial de las 10 especies del género *Enallagma*, abarca regiones donde actualmente no han sido registradas. Diversos trabajos han documentado la importancia de estimar el área de distribución potencial, por ejemplo: con el fin de determinar los sitios importantes de concentración de especies. Asimismo, tal información se ha utilizado para contestar preguntas de índole biogeográfica, ecológica, taxonómica y de conservación (Villaseñor y Téllez-Valdés, 2004). En este trabajo en particular, la distribución potencial actual y estimada nos ayudó a entender los aspectos relevantes de cómo afectarán las fluctuaciones del clima en la distribución de las especies del género *Enallagma* en el futuro.

Los modelos realizados en este estudio representan aproximaciones de la idoneidad climática de las 10 especies del género *Enallagma*. Los cambios en el área adecuada se estimaron en base a las relaciones correlativas entre predictores y las localidades de ocurrencia. Los resultados de los modelos deben tratarse como hipótesis de la distribución, los cuales, están limitados por las variables predictoras, la extensión del área de estudio y la ubicación de los registros de las especies (Sidder *et al.*, 2016). De acuerdo con Yackulic y colaboradores (2013), la probabilidad de registrar a una especie en un sitio está determinada por tres factores: 1) la probabilidad de que la especie ocupe el sitio, que es el objeto de inferencia más común en los modelados de nicho ecológico, 2) la probabilidad de que un sitio sea muestreado y que sea afectado por el sesgo de muestreo (por ejemplo, cuando se realizan las encuestas solo en cerca de áreas pobladas o reservas), y 3) detectabilidad, que puede variar con las variables del entorno. Estas tres condiciones dependen del tipo de datos que se utilizan para construir los modelos de nicho ecológico, y esto a su vez, determina lo que dichos modelos pueden estimar (Guillera-Arroita *et al.*, 2015). Los tipos de datos que utilizan la detección de ocupación,

son los más ricos en términos de contenido de información, seguido por los datos de presencia-ausencia y finalmente los de solo presencia. Sin embargo, este orden se invierte cuando consideramos la disponibilidad de datos, en el cual, los de solo presencia son el único tipo de datos que se puede obtener (Guillera-Arroita *et al.*, 2015). Este hecho se considera un tanto preocupante, ya que la existencia de grandes colecciones en museos y herbarios, se citan a menudo como un factor clave en el desarrollo de métodos de modelaje de solo presencia como Maxent (Elith *et al.*, 2006).

Por otro lado, Collins y colaboradores (2015), mencionan que el modelaje de especies a grandes extensiones (extensión en los puntos de fondo, no la extensión de estudio) a menudo se elige de modo que las condiciones adecuadas para una especie, no estén limitadas al momento de construir dichos modelos con una porción del intervalo conocido. O bien, porque en gran medida reduce la probabilidad de encontrar condiciones nuevas cuando se proyecta a climas futuros. Además, las grandes extensiones pueden inflar algunas métricas de rendimiento en dichos modelos, mientras que una extensión restringida, puede proporcionar un límite más ecológicamente relevante (Elith *et al.*, 2006). Asimismo, el uso de una extensión limitada es beneficioso cuando los datos de localidad no están disponibles para grandes regiones potencialmente adecuadas o cuando los datos de localidad están agrupados. En estos casos, un fondo (background) restringido puede compensar las limitaciones en los lugares de presencia (Phillips *et al.*, 2009). Aunque los datos a grandes escalas, pueden limitar las inferencias que se pueden hacer, y es más probable que den lugar a una sobre predicción (Collins y McIntyre, 2015).

De acuerdo con Zhang y colaboradores (2015), la incertidumbre en las proyecciones de distribución, puede sesgar la formulación de políticas y la planificación destinada a abordar y responder a los impactos del cambio climático. Por lo que recomiendan, que se lleven a cabo modelos alternativos, y explorar un intervalo de proyecciones en más de un conjunto de combinaciones (que denominan predicción de conjuntos). Además, mencionan que estos mapas de predicción consensuales sean cada vez más usados para la toma de decisiones en la gestión de los recursos, o la designación de la tierra en planes de conservación. Es por eso que para este trabajo se llevó a cabo una construcción de los modelos utilizando un enfoque en conjunto (es decir, utilizar un consenso entre múltiples modelos de relaciones especie-entorno en lugar de unos solo) para así, minimizar las respuestas extremas. En este trabajo se utilizó el paquete BIOMOD, el cual permite el

cálculo de una predicción por conjuntos de los algoritmos, reduciendo las incertidumbres que surgen del uso de uno solo (Jaeschke *et al.*, 2012). Los beneficios de rendimiento y la relativa facilidad de uso de BIOMOD para desarrollar un conjunto de modelos, ha fomentado este enfoque, el cual se ha utilizado en 12 de los 20 estudios de modelaje de nicho ecológico en odonatos (Collins y McIntyre, 2015). Zhang y colaboradores (2015), mencionan que la previsión de consenso no proporcionará necesariamente la proyección más precisa para el futuro, pero puede proporcionar al menos la proyección más conservadora del futuro. Por lo tanto, parece tener el mayor potencial para predecir los cambios en el rango de las especies en el contexto de cambio climático mediante la identificación de la dirección más plausible y la magnitud de los cambios en el rango de las especies.

Variables Ambientales

La distribución de los odonatos se puede ver afectada por diversos factores abióticos, entre ellos la temperatura y la precipitación principalmente (Flores, 1994). Al analizar la influencia de las variables climáticas, la correspondiente a la temperatura del cuarto más cálido (Bio 10), fue la que tuvo mayor contribución en los modelos de nicho ecológico de las 10 especies del género *Enallagma*. Además, las variables de temperatura anual (Bio 7) y precipitación del cuarto más seco (Bio 17), también tuvieron una contribución importante en los modelos. Estas tres variables están relacionadas con la temperatura alta y la disponibilidad de agua durante el año, lo cual es importante en el desarrollo del género *Enallagma*, ya que sus especies son conocidas por presentar un desarrollo bivoltino, es decir, tienen dos generaciones por año, una en mayo y otra en septiembre, pudiendo llegar a octubre (García, 2009). Por lo que los niveles de temperatura y precipitación tienen un gran efecto sobre la distribución estacional de estas especies. Además, de acuerdo con Collins y colaboradores (2015), el clima es el factor fundamental que determina el nicho fisiológico a través de la termorregulación y el calor necesario para el desarrollo en odonatos. Al ser organismos ectotérmicos, no tienen mecanismos fisiológicos que les permitan regular su temperatura, por lo que la conducta termoregulatoria juega un papel fundamental para elevar o disminuir la temperatura corporal (Córdoba-Aguilar, 2014). La exposición a la luz solar como vía termoregulatoria, ha sido ampliamente documentada. Los pequeños odonatos ajustan su orientación, posición alar y corporal con el fin de regular su temperatura, además de utilizar posiciones estratégicas como la llamada “Obelisco” (Sheikh y Douglas, 2012). Por otro lado, Hassall

y colaboradores (2008) encontraron que la pigmentación en este orden es fundamental para esta actividad. Se ha sugerido que la coloración en las poblaciones de algunas especies varía respecto con la latitud para mejorar la absorción del calor en regiones más frías. Por ejemplo, se ha examinado que el género *Ischnura*, presenta una coloración negra del 90% en el abdomen, comparado al 40% en géneros como *Coenagrion* y *Enallagma*, lo que le permite tener una mayor absorción de la radiación solar. Sin embargo, esta suposición podría ser investigada más a fondo por los especialistas usando técnicas espectroscópicas modernas.

Asimismo, la relación temperatura-fotoperiodo, también se encuentra altamente ligada al desarrollo del huevo y larvas en odonatos. Hassall y colaboradores (2008), mencionan que las bajas temperaturas pueden influir en las respuestas fotoperiódicas. Por ejemplo, *Enallagma hageni*, que se distribuye al norte del continente americano, presenta una respuesta fotoperiódica mayor que en *Enallagma aspersum*, quien se encuentra distribuida hacia el sur. En este trabajo, los modelos proyectan una mayor área de distribución potencial hacia el norte de Norteamérica de especies como *Enallagma boreale*, *E. civile*, *E. carunculatum*, *E. annexum* y *E. signatum*, en las cuales esta respuesta fotoperiódica se esperaría fuera mayor en comparación con las especies restantes que presentaron una distribución más hacia el sur del continente. Sin embargo, también se necesitan realizar estudios a fondo que ayuden a entender los cambios y adaptaciones de las especies en respuesta al cambio climático.

Distribución Potencial Actual

El área de distribución estimada de las especies modeladas comprende una amplia gama de ecosistemas a lo largo del continente norteamericano. Esta área incluye en regiones de bosque húmedo tropical, bosque tropical seco, sierras templadas, desiertos americanos del norte, grandes llanuras, bosques templados del este y del norte, montañas boscosas del noroeste, y llanuras de Hudson. De acuerdo con Mc. Peek y colaboradores. (2000), la diversidad de especies del género *Enallagma* es mayor en el este del continente norteamericano, y disminuye hacia la parte oeste a través del continente. De acuerdo a los modelos de nicho ecológico, las especies *Enallagma annexum*, *E. boreale* y *E. carunculatum* presentan una distribución amplia a lo largo del continente. Esto se atribuye a que tanto *Enallagma annexum* como *E. carunculatum* se encuentran asociados a los ambientes pantanosos donde predomina la vegetación

emergente, encontrándose por los general en regiones de transición entre bosques de pastizales de las grandes llanuras y praderas del norte (Cannings, 2016).

Por otro lado, *Enallagma boreale* presenta una preferencia por sitios en donde predominan los cuerpos de agua alcalinos, es decir, en áreas de baja precipitación y alta evaporación. Esta especie es capaz de sobrevivir en estos sitios a pesar de la alta salinidad, y sus historias de vida les permiten aprovechar la naturaleza efímera de lagos y lagunas poco profundas (Cannings, 2016). Además, diversos estudios han registrado que esta especie habita incluso en cuerpos de agua donde puede coexistir con depredadores tope de su ecosistema acuático como son los peces (Sánchez-Herrera y Ware, 2011); por lo que su distribución es extendida a lo largo del continente norteamericano (Mcpeek, Brown, y Apr, 2000). Esto nos ayuda a entender la razón por la cual, la especie presentó la mayor área de distribución potencial actual (Tabla 3).

En cuanto a las especies *Enallagma basidens*, *E. civile*, *E. durum*, *E. exulans* y *E. signatum* muestran una distribución restringida hacia la parte sureste y noreste de Norteamérica, encontrándose en las ecorregiones de grandes llanuras y bosques templados (Commission for Enviromental Cooperation, 1997). *Enallagma basidens* es considerada una de las pocas especies que ha expandido dramáticamente su intervalo de distribución desde el siglo pasado (Cannings, 2016), encontrándose en estanques permanentes y semipermanentes, embalses artificiales y pequeños arroyos. Asimismo, se ha descrito que sus poblaciones se han mantenido en aguas perturbadas por acción antropogénica (O'Brien, 1997). De la misma manera tanto *Enallagma exulans* y *Enallagma signatum* son especies que han coexistido con *E. basidens*. Compartem hábitos similares, lo que podría explicar la similitud en su distribución en la parte este del continente. Otra de las especies que ha expandido, en mayor proporción, su distribución es *Enallagma civile*, abarcando gran parte del este de la región norteamericana, Además, McPeek y colaboradores (2000) han documentado un patrón de distribución en el que esta especie se ha expandido a lo largo del territorio norteamericano, desde la costa este hasta la costa oeste del continente, habitando en ambientes pantanosos donde predomina la vegetación emergente (Cannings, 2016). Por otra parte, *Enallagma durum* es una especie quien ha restringido su distribución hacia las planicies costeras, probablemente debido a su asociación a estuarios salobres (Mcpeek *et al.*, 2000).

En cuanto al modelo de nicho ecológico potencial actual construido para la especie *Enallagma novahispaniae*, se observa una distribución que abarca desde regiones tropicales hasta las grandes llanuras, habitando por lo general en cuerpos de agua lóticos estrechamente asociados a la vegetación riparia (Gutiérrez y Novelo Gutierrez, 2005). Además, de acuerdo con Brown y colaboradores (2000), esta especie también presenta una distribución importante en las islas del Caribe, y una distribución restringida hacia el oeste del continente norteamericano. De la misma manera, *Enallagma praevarum* mostró una distribución desde la región tropical, pasando por las sierras templadas, hasta las grandes llanuras. McPeck y colaboradores (2000) encontraron que esta especie se distribuye generalmente hacia la parte oeste de Norte América, específicamente a lo largo de las Montañas Rocosas, que abarcan gran parte de Estados Unidos y una parte de Canadá, observando así que esta especie tiene una preferencia por los climas templados.

Proyección de los modelos de nicho ecológico hacia el futuro

Los modelos de nicho ecológico proyectados al futuro, muestran que la tendencia general en la distribución de las 10 especies del género *Enallagma* es la de incrementar su área de distribución potencial, derivado a las alteraciones climáticas. Diversos autores han propuesto dos respuestas de los organismos hacia los efectos del cambio climático (desplazamiento y adaptación). Con respecto a los efectos en la distribución de las especies, Sánchez (2016) describe cinco categorías diferentes. Estas categorías dependen de lo que pase con el área de distribución potencial en el futuro. Es decir, si esta aumentará, disminuirá o permanecerá sutilmente alterada. (1) Distribución potencial “Desplazada”, la cual indica que la tendencia principal de los organismos es al desplazamiento hacia latitudes septentrionales. (2) Distribución potencial “Expansiva”, la cual implica un aumento en las áreas ambientales apropiadas y el mantenimiento de su distribución actual. (3) Distribución potencial “Sin Cambios”, utilizada cuando el nicho bioclimático en el futuro será sutilmente alterado. (4) Distribución potencial “Reducida”, utilizada cuando la distribución actual disminuirá debido a la reducción del hábitat adecuado. (5) Finalmente, se esperaría una Distribución potencial “Extinta” cuando el área potencial y el hábitat adecuado pudiera desaparecer en el futuro y por lo tanto, esas especies sean especialmente vulnerables a la extinción. Por lo que se espera, que la distribución proyectada al futuro de las 10 especies del género *Enallagma* cumpla con las dos primeras categorías.

La mayoría de los modelos de nicho ecológico de las especies de *Enallagma* construidos presentan una distribución “Expansiva”, la cual se observa en siete especies del género *Enallagma*, mientras que las tres restantes muestran una distribución “Desplazada” (Figuras 5-24). Para los años 2050 y 2070, con intensidades de Forzamientos Radiativos (RCP) moderados, habrá un incremento del 2 a 154% en el área de distribución de las especies estudiadas. Por otro lado, para los mismos años y a intensidades RCP críticas, el aumento del área de distribución de las especies modeladas será de 9 hasta 217% con relación a su distribución actual.

Estos resultados coinciden, y además sustentan aquellos trabajos realizados en los últimos años, en los cuales se han documentado tales cambios en la distribución de los organismos debido a las alteraciones climáticas (R. a. Sánchez-Guillén *et al.*, 2015). También, concuerdan con los pocos trabajos en que presentan una evaluación del cambio en la distribución de Odonatos, a causa del cambio climático (Collins y McIntyre, 2015). Empíricamente, existen trabajos de los dos últimos siglos en los cuales se ha observado una distribución “Expansiva” de los organismos consistente con los cambios en las condiciones climáticas (Parmesan, 2006). Por ejemplo, Hickling y colaboradores (2006), demostraron un cambio sólido en la distribución de 16 grupos taxonómicos a lo largo de 40 años (1960-2000) en el Reino Unido. De 329 especies estudiadas, 275 cambiaron su intervalo de distribución hacia el norte, 52 lo hicieron hacia el sur y 2 permanecieron estáticas. Es importante destacar que el orden Odonata obtuvo el mayor cambio en su área de distribución que llegó a ampliarse hasta 100 km hacia latitudes superiores. De la misma manera, Hickling y colaboradores (2005), también demostraron el cambio de distribución de 37 especies de odonatos en el Reino Unido derivado del cambio climático. Ellos encontraron que 34 especies expandieron su intervalo de distribución entre 1960-1995, con un desplazamiento de hasta 88 km hacia el norte.

Es importante destacar que los modelos proyectados hacia el futuro, muestran que las condiciones climáticas afectarán en la distribución potencial de las 10 especies del género *Enallagma*. Por ejemplo, *Enallagma durum* será la especie que expandirá en mayor proporción su área de distribución en el 2050 y en el 2070, y a RCP´s moderados (4.5) y críticos (8.5). De acuerdo con Rustad y colaboradores (2009) el clima de Norte América ha cambiado notablemente durante los últimos 100 años. La temperatura del aire en la superficie terrestre se ha calentado aproximadamente 0.8°C, mientras que la

cantidad y los patrones de precipitación han cambiado. Además, la evidencia de múltiples conjuntos de datos muestra que el cambio climático está en proceso, y que la tasa de cambio es más rápido de lo esperado, registrando grandes cambios desde 1970. Por otra parte, las proyecciones elaboradas por el Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPPC), sugieren que para finales de este siglo, la temperatura se incrementará 2.9°C en escenarios de baja intensidad y 5.3°C en escenarios críticos. En lo que respecta a los modelos proyectados de precipitación, este panel sugiere un incremento del 7% en escenarios de baja intensidad y 14% en los críticos, dando lugar a un incremento en la intensificación del ciclo hidrológico. Esto puede complementarse con el trabajo de Simaika y colaboradores (2015), quienes mencionan que los cambios en el clima serán más intensos en los hábitats costeros que en el interior del continente Norteamericano. Lo que incrementará los niveles de evaporación y por ende, el volumen e intensidad de precipitación, ocasionando probablemente mayor cantidad de sitios idóneos para *Enallagma durum* que es la única especie asociada a las planicies costeras (Mcpeck *et al.*, 2000). Asimismo, se puede observar que las especies encontradas generalmente desde la parte central al este del continente norteamericano, se verán favorecidas en su distribución potencial en el futuro. *Enallagma basidens*, *E. civile*, *E. exulans*, *E. novahispaniae* y *E. signatum* presentan este patrón de distribución y podrían verse beneficiadas también por el incremento en las precipitaciones, y el aumento de hábitats lénticos idóneos para estas especies. Los odonatos, al ser considerados buenos dispersores en comparación con otros invertebrados, se esperaría que pudieran ser capaces de encarar las fluctuaciones climáticas con éxito (Hassall y Thompson, 2008). Sin embargo, Hof y colaboradores (2006), han reportado que las especies lénticas son más propensas a la dispersión que las especies lólicas, permitiéndoles asegurar así, la supervivencia de las poblaciones. De igual manera, los mismos autores realizaron una investigación más reciente en 2012, en la cual mencionaron que las especies lénticas serán aquellas que tendrán una distribución más acorde con el clima actual, permitiéndoles rastrear los cambios más rápidamente. (Hof *et al.*, 2012). Las especies *Enallagma annexum*, *E. boreale* y *E. carunculatum*, también serán beneficiadas en su área de distribución potencial tanto en ambos escenarios RCP, como en los dos años proyectados hacia el futuro. Romero-Lankao y colaboradores (2014), realizaron una serie de predicciones climáticas hacia el futuro en Norteamérica, utilizando escenarios de forzamiento radiativo (RCP). En este estudio encontraron que los incrementos de temperatura más importantes ocurrirán en latitudes bajas, mientras que los cambios más

pequeños se presentarán elevadas, junto con un aumento en la precipitación al norte del continente, y una disminución en latitudes más bajas. Por esto, es interesante observar que estas tres especies (*Enallagma annexum*, *E. boreale* y *E. carunculatum*) probablemente tendrán un desplazamiento hacia latitudes septentrionales, manteniendo una preferencia por los ambientes lénticos (Westfall y May, 2006).

Los escenarios de cambio climático proyectados, muestran que las 10 especies del género *Enallagma* se verán beneficiadas en su intervalo de distribución, y a pesar de la variabilidad entre especies, se podrían establecer ciertas generalizaciones de su posible distribución en el futuro. Diversos investigadores además, han predicho los efectos negativos del cambio climático en contra de los odonatos (Collins y McIntyre, 2015). De acuerdo con Hassall y colaboradores (2008) el calentamiento global podría perjudicar su fenología afectando los periodos de vuelo, los cuales estarían comenzando progresivamente más temprano en el año. Sin embargo, también menciona que los patrones de emergencia varían espacial y temporalmente entre especies, ya que pueden presentar múltiples picos de emergencia. En algunos casos esto puede deberse a un simple bi o multivoltinismo, como en el caso del género *Enallagma* (García, 2009). Hassall y colaboradores además, mencionan que los modelos han predicho un aumento en la tasa a la cual las generaciones serán producidas. De igual manera, Koch (2015) realizó un estudio en donde se criaron huevos de la especie *Sympetrum stroliatum* a diferentes condiciones de temperatura, y en varios experimentos de campo y laboratorio. Se concluyó que las altas temperaturas en el agua causan un desarrollo embrionario más rápido en los huevos de esta especie. No obstante, acorde a lo dicho por Sánchez (2016), los odonatos podrían clasificarse de dos maneras: (1) por sus condiciones preferidas en la temperatura del agua (cálido y frío). Debido a que el calentamiento climático tenderá a favorecer a las especies distribuidas en aguas cálidas, contra aquellas preferentes de aguas con bajas temperaturas. (2) Los odonatos también se podrían clasificar como vulnerables (malos voladores, baja tolerancia a la eutrofización) o favorables (utilizando mecanismos de resistencia a fenómenos de sequía o altas temperaturas) dependiendo de su respuesta frente al cambio climático. Lo que significaría, que las especies del género *Enallagma* estudiadas en este trabajo, serían favorecidas para hacer frente a las adversidades del cambio climático.

En general el orden Odonata es uno de los linajes asociados a cuerpos de agua dulce, que muestra más capacidad para hacer frente al cambio climático; esto gracias a sus múltiples vías de termorregulación adaptativa, como la producción de pigmentos corporales. Además, su capacidad de dispersión aérea favorece la expansión de estos organismos (Sánchez, 2016). Por otro lado, se ha sugerido que el estasis morfológica, exhibido por el registro fósil en los insectos, a través del periodo Cuaternario, es indicativo de un alto grado de dispersión que compensó a los nichos fundamentales cambiantes. El hecho de que en el orden Odonata hubieran progenitores que sobrevivieron a tales transiciones climáticas, sugiere que ha heredado un mecanismo para sobrevivir a tales variaciones si se presentaran de nuevo (Hassall y Thompson, 2008).

Diversos estudios han demostrado que los eventos climáticos durante el Pleistoceno, produjeron fragmentaciones, cuellos de botella y expansiones posteriores, cuyas consecuencias probablemente generaron condiciones geográficas, demográficas, ecológicas, genéticas y sociales para promover la especiación de taxones (Jurgeon *et al.*, 2005). Muchos factores han influido en los taxa afectados por tales eventos climáticos. Aquellos que habitaron en latitudes más altas, debieron ser afectados en mayor medida por los eventos glaciales, que los que vivían en latitudes más bajas. Los estudios filogeográficos en las especies de *Enallagma* sugieren que este fue el caso, con especies distribuidas en el norte mostrando fuertes señales filogeográficas de fragmentación y expansión de intervalo reciente, mientras que las especies distribuidas más al sur, muestran señales filogenéticas características de la ocupación estable a largo plazo en su distribución. (Mcpeek *et al.*, 2000). Para entender si los taxones fueron influenciados macroevolutivamente por los ciclos glaciares durante el periodo Cuaternario, se requiere de una serie de comparaciones focalizadas de clados relacionados que muestren diversos grados de respuesta (Jurgeon *et al.*, 2005). A menudo, la evidencia fósil revela la presencia de poblaciones de una especie que existía fuera de su intervalo actual.

La detección de estas poblaciones es quizá la razón más importante por la cual los datos fósiles complementan los análisis filogeográficos, que dependen de ADN obtenido a partir de la distribución de especies existentes (Gavin *et al.*, 2014). En el caso del género *Enallagma* se han encontrado fósiles en la parte este de Norte América como: *Enallagma florissantella* (Cockerell, 1908), *E. kirkbyae* (Pierce, 1965), *E. morutella* (Cockerell, 1909) y *E. oblisum* (Cockerell, 1925), que datan aproximadamente de hace 30 millones de años.

Con ello se pueden realizar reconstrucciones de patrones evolutivos de especies y poblaciones, que además proporcionan un marco para evaluar los impactos del cambio climático. Un estudio realizado por Callahan y MacPeck (2016), mostraron que el género *Enallagma* presenta una compleja historia evolutiva, la cual implica muchos acontecimientos recientes de divergencia durante las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno. Además, este periodo tuvo una profunda influencia en la diversificación de este género en conjunto. Otro estudio realizado por Wellenreuther y colaboradores (2015), menciona que los datos filogenéticos de los representantes norteamericanos que utilizan caracteres morfológicos y datos de ADN mitocondrial, indican que los lagos de peces representan el hábitat ancestral del género *Enallagma*. Además, muestran una amplia evidencia en varios cambios de hábitat, lo cual está relacionado posiblemente, a cambios evolutivos en rasgos morfológicos, fisiológicos y de comportamiento. Por esto, el espacio ecológico delimitado por los rasgos de las especies y la alta especificidad del hábitat no muestran patrones significativos entre los linajes (Wiens y Graham, 2005). Por lo que la filogenia del orden Odonata no es útil para dilucidar qué rasgos son característicos en cada linaje, y si este puede predecir la vulnerabilidad de las especies frente al cambio climático (Sánchez, 2016). A pesar de ello, diversos autores han propuesto que las interacciones bióticas, podrían verse también afectadas por el cambio climático. Además, estas interacciones serán críticas para ocupar seguramente o no su nueva área de distribución potencial. Los cambios positivos, como el escape de parásitos o los depredadores, permiten a algunas especies explotar una gama más amplia de entornos que ofrecen la oportunidad de expandirse más rápidamente a nuevas áreas. Por otro lado, la pérdida y fragmentación de hábitat a escalas más pequeñas, y barreras geográficas a escalas más grandes, impiden la capacidad de las especies para alcanzar nuevas áreas climáticamente adecuadas. Por lo que las características de dispersión son de gran relevancia (Jaeschke *et al.*, 2012). Es por eso que se requieren estudios que se modelen la distribución de especies (en este caso del género *Enallagma*), considerando los rasgos intraespecíficos, con el fin a tener un mejor panorama sobre los efectos y además el manejo correcto de la biodiversidad bajo los efectos del cambio climático.

Conclusiones

- La distribución proyectada bajo los cuatro escenarios de cambio climático, afectará la distribución de las especies del género *Enallagma*.
- La mayoría de las especies expandirá su área de distribución a nuevos sitios ambientales apropiados, manteniendo su distribución actual.
- La modelación a nivel específico ayuda a distinguir las diferentes respuestas entre las especies ante los efectos del cambio climático.
- La modelación se hizo a partir de variables climáticas, pero no se tomaron en cuenta variables biológicas, por lo que se necesitarán realizar modelos incluyendo las interacciones bióticas y observar cómo influyen en las relaciones de las especies con el clima; lo cual, también tiene implicaciones importantes para predecir distribuciones futuras de especies.

Literatura Citada

- Araújo, M. B., y Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33(10), 1677–1688. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., y Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15(4), 365–377. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Bjørnæs, C. (2013). A guide to Representative Concentration Pathways. *CICERO Center*, 5. Retrieved from <http://www.sei-international.org/mediamanager/documents/A-guide-to-RCPs.pdf>
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., y Guisan, A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 481–497. <http://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Brown, J. M., Mcpeek, M. A., y May, M. L. (2000). A Phylogenetic Perspective on Habitat Shifts and Diversity in the North American Enallagma Damselflies. *Systematic Biology*, 49(4), 697–712. <http://doi.org/10.1080/106351500750049789>
- Buedi, E. B. (2010). Modelling the potential distribution of three typical amphibians on Crete, and their response to climate and land use change.
- Bybee, S. (2011). Libélulas y Caballitos del Diablo (Insecta: Odonata). *Entomology and Nematology*, 1–6. Retrieved from <https://edis.ifas.ufl.edu/pdffiles/IN/IN65400.pdf>
- Cannings, R. A. (2016). *The Dragonflies and Damselflies (Odonata) of Canadian Grasslands*. <http://doi.org/10.3752/9780968932162.ch8.CITATIONS>
- Chen, I., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., y Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts of species of climate warming. *Science*, 333(August), 1024–1026. <http://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Cadena, J. B., y Rojas, G. S. (2002). Estudio de la distribución de las especies frente al cambio climático, 12–18.
- Castro-Rodríguez, T. I. (2014). Análisis de modelos de nicho ecológico de distintas especies de plantas, como fundamento para la reformulación de la denominación de origen de las artesanías de Olinalá, Guerrero.
- Collins, S. D., y McIntyre, N. E. (2015). Modeling the distribution of odonates: a review. *Freshwater Science*, 0(0), 0. <http://doi.org/10.1086/682688>
- Commission for Environmental Cooperation. (1997). *Ecological regions of North America: toward a common perspective*.
- Conde, C. (2010). *El cambio climático. De lo inequívoco a lo incierto. México frente al Cambio Climático. Retos y Oportunidades*.

- Córdoba-Aguilar, M. R. y A. (2014). Relación entre la mancha alar y termorregulación de dos especies del género Hetaerina (Odonata: Calopterygidae), 475, 470–475.
- Córdoba-Aguilar, A. (2012). *Dragonflies & Damselflies Model organisms for Ecological and Evolutionary Research* (Vol. XXXIII). <http://doi.org/10.1007/s13398-014-0173-7.2>
- D. Espinosa, S. O. E. A. (2008). La perspectiva biogeográfica y ecosistémica. *Capital Natural de México, Vol. I: Conocimiento Actual de La Biodiversidad.*, 33–65.
- De Almeida, M. C., Côrtes, L. G., y De Marco Júnior, P. (2010). New records and a niche model for the distribution of two Neotropical damselflies: *Schistolobos boliviensis* and *Tuberculobasis inversa* (Odonata: Coenagrionidae). *Insect Conservation and Diversity*, 3(4), 252–256. <http://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00096.x>
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., y Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), 129–151. <http://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Enríquez, L. M. B. (2013). *Efectos del cambio climático en la distribución de libélulas (Insecta: Odonata) en el Ecuador. Journal of Chemical Information and Modeling.*
- Environmental Protection Agency (EPA). (2016). Climate change indicators in the United States 2016. *Climate Change Indicators*, EPA 430–R–16–004. <http://doi.org/10.1016/j.ajodo.2007.08.016>
- Escobedo-Galván, A. H., y González-Salazar, C. (2011). Aplicando modelos de nicho ecológico para predecir áreas potenciales de hibridación entre *Crocodylus acutus* y *C. moreletii*. *Quehacer Científico En Chiapas*, 1(11), 27–35.
- Feltmate, W. (1992). Chapter IV — Order Odonata. *History Life*.
- Flores, A. M. (1994). *Estudio preliminar del suborden Zygoptera (Insecta: Odonata) de la región de Ciudad Valles, San Luis Potosí*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- García, Á. S. (2009). *Los Odonatos de Extremadura (Clase Insecta/Orden Odonata)*.
- Gavin, D. G., Fitzpatrick, M. C., Guggler, P. F., Heath, K. D., Rodríguez-Sánchez, F., Dobrowski, S. Z., y Williams, J. W. (2014). Climate refugia: Joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New Phytologist*, 204(1), 37–54. <http://doi.org/10.1111/nph.12929>
- Gonzalez-Soriano, E., Noguera, F. a, Zaragoza-Caballero, S., y Ramirez-Garcia, E. (2009). Odonata from a tropical deciduous forest: sierra de San Javier, Sonora, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80(2), 341–348. Retrieved from ISI:000269627300009

- Good, C. P. (2008). SPATIAL ECOLOGY OF THE NORTH ATLANTIC Right Whale. *Biography An Interdisciplinary Quarterly*.
- Guillera-Aroita, G., Lahoz-Monfort, J. J., Elith, J., Gordon, A., Kujala, H., Lentini, P. E., y Wintle, B. A. (2015). Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications. *Global Ecology and Biogeography*, 24(3), 276–292. <http://doi.org/10.1111/geb.12268>
- Gutiérrez, R., y Novelo Gutierrez, R. (2005). La larva de *Enallagma novaehispaniae* Calvert, 1902 (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae). *Folia Entomol. Mex*, 44(2), 219–224. Retrieved from <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=42444210>
- Hassall, C., y Thompson, D. J. (2008). The effects of environmental warming on Odonata: a review. *International Journal of Odonatology*, 11(2), 131–153. <http://doi.org/10.1080/13887890.2008.9748319>
- Hernández, B. de J. V. (2014). *Modelos bayesianos para la distribución de especies con registros de solo presencias*. Colegio de Postgraduados. Retrieved from http://www.biblio.colpos.mx:8080/jspui/bitstream/handle/10521/256/Sanchez_Borja_M_DC_Fitosanidad_2010.pdf?sequence=1
- Hickling, R., Roy, D. B., Hill, J. K., Fox, R., y Thomas, C. D. (2006). The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, 12(3), 450–455. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01116.x>
- Hof, C., Brandle, M., Dehling, D. M., Munguia, M., Brandl, R., Araujo, M. B., y Rahbek, C. (2012). Habitat stability affects dispersal and the ability to track climate change. *Biology Letters*, 8(4), 639–643. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0023>
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2), 56–61. <http://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2010.00200.x>
- Isasi-Catalá, E., Acosta, J., Anchante, A., Bianchi, G., Caro, J., Nereyda, F., Maffei, L., Martínez, J. L. y Goldstein, I. (2016). Modelos de ocupación para el monitoreo de la efectividad de estrategias de conservación del área de conservación regional comunal Tamshiyacu. *Ecología Aplicada*, 15(2). <http://doi.org/10.21704/rea.v15i2.744>
- Jaeschke, A., Bittner, T., Jentsch, A., Reineking, B., Schlumprecht, H., y Beierkuhnlein, C. (2012). Biotic Interactions in the Face of Climate Change: A Comparison of Three Modelling Approaches. *PLoS ONE*, 7(12). <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0051472>
- José Martín de los Santos Crespo. (2014). *Modelo De Nicho Ecológico Para Predecir Las Especies De Anfibios Y Reptiles Que Habitan En El Municipio De Zongolica, Veracruz, México*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Jurgen, J., Stoks, R., Thum, R. a, Brown, J. M., y Mcpeek, M. a. (2005). Simultaneous quaternary radiations of three damselfly clades across the Holarctic. *American Naturalist*, 165(4), E78–E107. <http://doi.org/10.1086/428682>

- Kappelle, M., Vuuren, M. M. I. Van, y Baas, P. (1999). Effects of climate change on biodiversity: a review and identification of key research issues. *Biodiversity and Conservation*, (Dale 1997), 1383–1397.
- Liu, C., White, M., y Newell, G. (2009). Measuring the accuracy of species distribution models : a review. *18th World IMACS / MODSIM Congress, Cairns, Australia 13-17 July 2009*, (July), 4241–4247. Retrieved from <http://mssanz.org.au/modsim09>
- Leroux, S., Larrivee, M., Boucher-Lalonde, V., Hurford, a, Zuloaga, J., Kerr, J., y Lutscher, F. (2013). Mechanistic models for the spatial spread of species under climate change. *Ecological Applications*, 23(4), 815–828.
- Mateo, R. G., Croat, T. B., Felicísimo, Á. M., y Muñoz, J. (2010). Profile or group discriminative techniques? Generating reliable species distribution models using pseudo-absences and target-group absences from natural history collections. *Diversity and Distributions*, 16(1), 84–94. <http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00617.x>
- Martinez-Meyer, E. (2005). Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions. *Biodiversity Informatics*, 2, 42–55.
- Martínez, J., & Fernández, A. (2004). *México y la participación de países en desarrollo en el régimen climático. Cambio climático: una visión desde México.*
- Martinez-Meyer, E. (2005). Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions. *Biodiversity Informatics*, 2, 42–55.
- Mateo, R. G., Felicísimo, Á. M., y Muñoz, J. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(2), 217–240. <http://doi.org/10.4067/S0716-078X2011000200008>
- May, M. L. (2002). Phylogeny and taxonomy of the damselfly genus *Enallagma* and related taxa (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae). *Systematic Entomology*, 27(4), 387–408. <http://doi.org/10.1046/j.1365-3113.2002.00188.x>
- Mcpeek, M. a, Brown, J. M., y Apr, N. (2000). Building a Regional Species Pool : Diversification of the *Enallagma* Damselflies in Eastern North America BUILDING A REGIONAL SPECIES POOL : DIVERSIFICATION OF THE ENALLAGMA DAMSELFLIES IN EASTERN NORTH AMERICA. *Ecology*, 81(4), 904–920. Retrieved from //000086351500004
- Medina, H. C. P. B. (2009). *Diversidad de Odonata en la región de Ixtlahuacán, Colima.* Universidad Nacional Autónoma de México.
- Menéndez, R. (2007). How are insects responding to global warming?, (December), 355–365. Retrieved from <http://www.nev.nl/tve/cat/info.php?artikelid=2501>
- N. Sillero. F. Martínez-Freiría, R. Real, A. M. B. (2010). Los modelos de nicho ecológico en la herpetología Los modelos de nicho ecológico en la herpetología ibérica: pasado, presente y futuro. *Boletín de La Asociación Herpetológica Española*, 21(1927), 2–24.

- O'Brien, M. F. (1997). *Enallagma basidens* (ODONATA:COENAGRIONIDAE) Expands its range into Michigan. *The Great Lakes Entomologist*, 3.
- Ortíz, C., Restrepo, A., y Paéz, V. (2014). Distribución potencial de *Podocnemis lewyana* y su posible fluctuación bajo escenarios de cambio climático global. *Acta Biológica Colombiana*, 19(3), 471–481.
- Palacios Reséndiz, M. P. (2010). *Efectos del cambio climático sobre la distribución de nopales (género Opuntia y Nopalea: Cactaceae) en la región central de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 37(2006), 637–669.
<http://doi.org/10.2307/annurev.ecolsys.37.091305.30000024>
- Pateman, R. (2003.). Terrestrial biodiversity Climate change impacts report card technical paper 6 . The effects of climate change on the distribution of species in the UK, 1–33.
- Patz, J. A., Githeko, A. K., McCarty, J. P., Hussein, S., Confalonieri, U., y De Wet, N. (2003). Climate change and infectious diseases. Climate change and human health: risks and responses. *World Health Organization*, 103–37.
<http://doi.org/10.2307/2137486>
- Pearce, J., y Ferrier, S. (2000). Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling*, 133(3), 225–245.
[http://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00322-7](http://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00322-7)
- Pearson, R. G., y Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12(5), 361–371. <http://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>
- Peredo, C. D. V. S. (2011). *Diversidad De Odonata En La Región De Huatulco , Oaxaca*. Universidad Nacional Autónoma de México
- Pérez G.E.S. (2007). Los Cambios del Clima. Editorial Darwin S.L. *Diez preguntas sobre el clima.*, pp. 14.
- Peterson, A. T., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Bartley, J., Buddemeier, R. W., y Navarro-Sigüenza, A. G. (2001). Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modelling*, 144(1), 21–30.
[http://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00345-3](http://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00345-3)
- Peterson, T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., y Bastos Araujo, M. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. *Choice Reviews Online* (Vol. 49). <http://doi.org/10.5860/CHOICE.49-6266>
- Phillips, S. J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C. H., Lehmann, A., Leathwick, J., y Ferrier, S. (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: Implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19(1), 181–197.
<http://doi.org/10.1890/07-2153.1>

- Phillips, S. J., Anderson, R. P., y Schapire, R. E. (2006). MAXIMUM ENTROPY MODELING OF SPECIES GEOGRAPHIC DISTRIBUTIONS Steven J. Phillips, Robert P. Anderson, Robert E. Schapire. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231–259.
- Phillips, S. J., y Dudi, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent : new extensions and a comprehensive evaluation, (December 2007), 161–175. <http://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05203.x>
- Pliscoff, P., y Fuentes-Castillo, T. (2011). Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande*, 79(48), 61–79. <http://doi.org/10.4067/S0718-34022011000100005>
- Ramírez, A. (2010). Odonata. *Revista de Biología Tropical*, 58(4), 97–136.
- Régnière, J. (2009). Predicción de la distribución continental de insectos a partir de la fisiología de las especies, 60, 37–42.
- Reiss, H., Cunze, S., König, K., Neumann, H., y Kröncke, I. (2011). Species distribution modelling of marine benthos : a North Sea case study. *Marine Ecology Progress Series*, 442, 71–86. <http://doi.org/10.3354/meps09391>
- Riahi, K., Rao, S., Krey, V., Cho, C., Chirkov, V., Fischer, G., y Rafaj, P. (2011). RCP 8.5- A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Climatic Change*, 109(1), 33–57. <http://doi.org/10.1007/s10584-011-0149-y>
- Rodríguez, P., y Toledo, L. L.-. (2013). Modelación de la distribución de plantas mexicanas : conocimiento y retos ante la pérdida de la biodiversidad, 1563–1571.
- Rodríguez Becerra, M., y Mance, H. (2009). *Cambio climático: lo que está en juego*. Retrieved from <<http://intercambioclimatico.com/wp-content/uploads/2011/02/ManuelRB-libro.pdf>> [Citado: 13 Ene 2015].
- Rojas, G. S., Barrera, C. B., y Pavón, N. P. (2011). CAMBIO CLIMATICO: Aproximaciones para el estudio de su efecto en la biodiversidad.
- Romo, H., y Sanabria, P. (2012). Predicción de los impactos del cambio climático en la distribución de lepidópteros del género *Boloria* Moore , 1900 en la Península Ibérica (*Lepidoptera* : *Nymphalidae*), 40(158), 1–20.
- Rundle, S. D., Bilton, D. T., Abbott, J. C., y Foggo, A. (2007). Range size in North American *Enallagma* damselflies correlates with wing size. *Freshwater Biology*, 52(3), 471–477. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01712.x>
- Salas, H. O. (2015). *Diversidad de Odonata (Insecta) del Valle de Cuatrociénegas y sierra La Madera, Coahuila, México*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sánchez, A. V. (2016). *Predicting future species distribution of Odonata in Westernmost Mediterrean*. Universitat de Barcelona.
- Sánchez-Guillén, R. a., Córdoba-Aguilar, A., Hansson, B., Ott, J., y Wellenreuther, M. (2015). Evolutionary consequences of climate-induced range shifts in insects. *Biological Reviews*, n/a–n/a. <http://doi.org/10.1111/brv.12204>

- Sánchez-Guillén, R. A., Muñoz, J., Rodríguez-Tapia, G., Feria Arroyo, T. P., y Córdoba-Aguilar, A. (2013). Climate-Induced Range Shifts and Possible Hybridisation Consequences in Insects. *PLoS ONE*, 8(11), e80531. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0080531>
- Sánchez-Herrera, M., y Ware, J. L. (2011). Biogeography of dragonflies and damselflies: highly mobile predators. *Global Advances in Biogeography*, (October 2015), 291–306. <http://doi.org/10.5772/1940>
- Sheikh, E. M., y Douglas, M. (2012). Biodiversity , Phenology , and Thermoregulatory Strategies of Odonates at Pierce Cedar Creek Institute.
- Sidder, A. M., Kumar, S., Laituri, M., y Sibold, J. S. (2016). Using spatiotemporal correlative niche models for evaluating the effects of climate change on mountain pine beetle. *Ecography*, 7(7), 1–22. <http://doi.org/e01396>. 10.1002/ecs2.1396
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10(12), 1115–1123. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- Soberón, J., y Peterson, a T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species ' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10. <http://doi.org/10.1093/wber/lhm022>
- Thomson, A. M., Calvin, K. V., Smith, S. J., Kyle, G. P., Volke, A., Patel, P., y Edmonds, J. A. (2011). RCP4.5: A pathway for stabilization of radiative forcing by 2100. *Climatic Change*, 109(1), 77–94. <http://doi.org/10.1007/s10584-011-0151-4>
- Tiffin, P., y Ross-Ibarra, J. (2014). Goal-oriented evaluation of species distribution models accuracy and precision: True Skill Statistic profile and uncertainty maps. *PeerJ PrePints*, (5000), 1–20. <http://doi.org/http://dx.doi.org/10.7287/peerj.preprints.488v1>
- Thuiller, W., Lafourcade, B., y Araujo, M. (2010). Presentation Manual for BIOMOD.
- Wayne, G. P. (2013). The Beginner's Guide to Representative Concentration Pathways (RCPs). *Skeptical Sciece*, 1.0, 1–24.
- Vaz, Ú. L., y Nabout, J. C. (2016). Using ecological niche models to predict the impact of global climate change on the geographical distribution and productivity of *Euterpe oleracea* Mart. (Arecaceae) in the Amazon. *Acta Botanica Brasilica*, 30(2), 290–295. <http://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0036>
- Vázquez, M. A. C. (2014). *La Integración del Sector Agrícola Mexicano en América del Norte*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Villaseñor, J., y Téllez-Valdés, O. (2004). Distribución potencial de las especies del género *Jefea* (Asteraceae) en México. *Anales Del Instituto de Biología ...*, 75(2), 205–220. Retrieved from <http://revistas.unam.mx/index.php/bot/article/view/14657>
- Watson, J. a L. (1981). Odonata (dragonflies and damselflies). *Ecological Biogeography of Australia, The Hague*(Rohert), 1139–1167.

- Watts, P. C., Keat, S., y Thompson, D. J. (2010). Patterns of spatial genetic structure and diversity at the onset of a rapid range expansion: Colonisation of the UK by the small red-eyed damselfly *Erythromma viridulum*. *Biological Invasions*, 12(11), 3887–3903. <http://doi.org/10.1007/s10530-010-9779-7>
- Wellenreuther, M., Larson, K. W., y Svensson, E. I. (2012). Climatic niche divergence or conservatism? Environmental niches and range limits in ecologically similar damselflies. *Ecology*, 93(6), 1353–1366. <http://doi.org/10.1890/11-1181.1>
- Westfall, M. J., y May, M. L. (2006). *Damselflies of North America*. Scientific Publishers. Retrieved from <https://books.google.com.mx/books?id=U9wQAQAAMAAJ>
- White, E. L., Hunt, P. D., Schlesinger, M. D., & Corser, J. D. (2014). A Conservation Status Assessment of Odonata for the Northeastern United States.
- Wiens, J. J., y Graham, C. H. (2005). Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 519–539. <http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>
- Wolff, E., Fun, I., Hoskins, B., Mitchell, J., Palmer, T., Santer, B., y Wuebbles, D. (2014). Climate Change, evidence and causes. *National Acedemy of Sciences*, 36. Retrieved from <http://dels.nas.edu/resources/static-assets/exec-office-other/climate-change-full.pdf>
- Yule, C. M., Orr, A. G., Butler, S. G., y Hämäläinen, M. (2016). Insecta : Odonata, (November 2012).
- Zhang, L., Liu, S., Sun, P., Wang, T., Wang, G., Zhang, X., y Wang, L. (2015). Consensus forecasting of species distributions: The effects of niche model performance and niche properties. *PLoS ONE*, 10(3), 1–18. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0120056>.