

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO



FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS

Distribución geográfica del complejo de ratones *Peromyscus mexicanus* y cambios potenciales resultado del cambio climático

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADA EN GEOGRAFÍA



P R E S E N T A:

LAURA CONCEPCIÓN SÁNCHEZ TOVAR

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. ELLA GLORIA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ

SUA'ED

Ciudad Universitaria, México, D.F., 2014



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.

AGRADECIMIENTOS ACADEMICOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, alma máter.

A la Facultad de Filosofía y Letras, por haberme permitido ser su alumna.

Agradezco profundamente a todos los profesores del SUAYED que contribuyeron a mi formación:

Mtra. Ma. Teresa Lidia García Arizaga, Dra. Alejandra Peña García, Dra. Ma. Concepción de los Dolores Ceja Mena, Mtra. Margarita Cruz Almanza, Dra. Ma. de Lourdes Rodríguez Gamiño, Dra. Ma. Verónica Ibarra García, Lic. José Hilario Maya Fernández, Lic. Gloria Mercedes Raz-Guzmán Hernández, Dr. Claude Alexandre Cortez Papi, Lic. Lydia Ortiz Condado, Lic. Oscar Courrech Sánchez, Mtra. Gloria Alfaro Sánchez, Lic. Manuel Salvador Vázquez Díaz, Mtro. Mariano Ballesté Choren, Biol. Lara Bárbara Cuesta Carrillo, Mtra. Mary Frances Teresa Rodríguez Van Gort, Dr. Efraín León Hernández, Mtra. Ma. de los Ángeles Pensado Leglise, Mtro. José Luis Enciso González, Mtro. José Manuel Espinoza Rodríguez, Lic. Ma. de la Luz Hayashi Martínez, Mtra. Angélica Margarita Franco González, Mtro. Jorge Padilla Castillo, M. en I. M. José Roselío Valdés Herrera, Mtro. Gerardo Pastor González Ramírez.

A la Dra. Ella Vázquez Domínguez, por haberme otorgado la extraordinaria oportunidad de realizar esta tesis bajo su tutoría, guiarme y facilitarme todas las herramientas dentro del laboratorio de Genética y Ecología del Departamento de Ecología de la Biodiversidad del Instituto de Ecología UNAM.

*Al Biol. Sergio Pérez Consuegra, por su valiosa asesoría, por compartir su gran experiencia taxonómica del complejo de *Peromyscus mexicanus* y por facilitar material para la base de datos.*

Al sínodo, conformado por el Mtro. José Manuel Espinoza Rodríguez, Mtra. Angélica Margarita Franco González, Dra. Ella Gloria Vázquez Domínguez, Mtra. Gloria Alfaro Sánchez y M. en C. Tania Garrido Garduño, quienes con sus observaciones contribuyeron significativamente al resultado que presento.

Al Biol. José Gerardo Rodríguez Tapia, quien me abrió las puertas de la Unidad de Geomática del Instituto de Ecología UNAM; para realizar mi servicio social, colaborando en el programa (Ecología Evolutiva de la Respuesta Inmune en Insectos, con clave: 2011-12/110-173, dirigido por el Dr. Alejandro Córdoba Aguilar). Agradezco a Gerardo la valiosa asesoría para la realización de esta tesis y admiro su ejemplo de lucha ante la vida.

A la Biol. Gabriela Jiménez Casas, responsable de difusión en la Unidad de Divulgación y Difusión del Instituto de Ecología UNAM, por su compañerismo y sus enseñanzas.

A la Unidad de Cómputo del Instituto de Ecología: M. en I. Alejandro René González Ponce e Ing. Erick Daniel Valle Vidal, por facilitar la instalación de software y hardware.

A la técnica del Laboratorio de Genética y Ecología, M. en C. Susette Sami Castañeda Rico, por el apoyo otorgado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el otorgamiento de la beca para estudios de licenciatura bajo el registro (CONACYT 101861. Conservación de la Isla de Cozumel: diversidad genética de vertebrados, especies introducidas y perturbaciones naturales).

Al (INECOL) Instituto Nacional de Ecología, A. C., por permitirme participar en el curso "Uso y Aplicaciones de Modelos para la predicción de la Distribución", otorgando la condonación económica del mismo, facilitar sus instalaciones y herramientas. Reconozco fehacientemente a los investigadores que contribuyeron a mi enseñanza durante este curso: Dr. Octavio Rafael Rojas Soto, Dr. César Antonio Ríos Muñoz, Fis. Rosario Landgrave, Dr. Enrique Martínez Meyer, Dr. Oswaldo Téllez Valdés, Dr. Andrew Townsend Peterson y M. en C. Ángela P. Cuervo Robayo.

Al M. en C. Erick Eduardo Gutiérrez Estrada, por sus valiosas enseñanzas, su compañerismo y amistad desinteresada.

A la Mtra. Ana María Vargas Oseguera, asistente ejecutiva de la Secretaría Académica, del Instituto de Ecología UNAM, por facilitar trámites administrativos y por su interés personal durante el desarrollo de esta tesis.

A la M. en C. Yolanda Domínguez Castellanos, por leer amablemente el manuscrito y por sus valiosas observaciones al mismo.

A las investigadoras del Departamento de Ecología de la Biodiversidad del Instituto de Ecología UNAM, Dra. Mariana Rojas Arechiga, Dra. Ma. del Carmen Mandujano Sánchez, Dra. Concepción Martínez Peralta, gracias por sus enseñanzas.

A la laboratorista del Departamento de Ecología de la Biodiversidad, C.D. Anabel Domínguez Reyes, por su ejemplo de trabajo y constancia.



AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A Jesús, compañero y amigo incondicional, todo mi amor y agradecimiento por su invaluable apoyo para alcanzar esta meta.

A mis padres, Elisa y Jesús, por su esfuerzo en el trabajo y su honestidad. Veinticinco años después, he cumplido.

A mis hermanas, Ángela y Ana Luisa, por su ejemplo, a quienes admiro por su fortaleza y su entrega para sacar adelante a sus familias.

A mi cuñada Guillermina Díaz Villar, por contagiarme la alegría por la vida e interesarse en la trayectoria de mis estudios.

A los compañeros y amigos del Instituto de Ecología UNAM, que me alentaron a seguir el camino y llegar a la meta: Dra. Tania Anaïd Gutiérrez García, M. en C. Tania Garrido Garduño, M. en C. Sayra Espíndola, M. en C. Alejandro Flores Manzanero, Biol. Tonatiuh Ramírez, Biol. Raúl de la Torre Arciniega, Tesista Oscar Romero y Laura Edith Malagón.

A mis compañeros de generación, Graciela Martínez Matus (Qfd.), Gizet Pérez Urquiza, Israel Reyes Tapia, Emanuel Martínez, Alejandro Pompa Caudillo, Arturo Guerrero Alonso, por los momentos compartidos en las aulas de la FFYL y en las prácticas de campo.

Amo el canto del cenizotle,
pájaro de cuatrocientos voces.

Amo el color del jade,
y el enervante perfume de las flores,
pero amo más a mi hermano: el hombre.

Nezahualcóyotl

Índice

	Página
Resumen	7
I. Introducción	9
II. Marco teórico	12
1. El Nicho ecológico	12
2. Cambio climático	14
3. Bases de datos	18
4. Los Sistemas de Información Geográfica	19
5. Modelado de nicho ecológico y distribución potencial	20
6. El Geosistema	27
III. Proyecto de investigación	29
IV. Objetivos	32
V. Materiales y Métodos	33
VI. Resultados	44
VII. Discusión	55
VIII. Reflexiones finales	59
IX. Referencias bibliográficas	61
X. Anexos	72
1. Glosario	72
2. Base de datos	77
3. Árbol filogenético	79

Sánchez Tovar, L.C. 2014. Distribución geográfica del complejo de ratones *Peromyscus mexicanus* y cambios potenciales resultado del cambio climático. Tesis de licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras. UNAM. 79 pp.

Resumen

El conocimiento de las áreas de distribución geográfica de las especies constituye la base sobre la cual se estructuran estudios sobre taxonomía, ecología, biogeografía y evolución. Contar con descripciones adecuadas de la distribución real y potencial de las especies de flora y fauna tiene implicaciones, entre otras, para su conservación, ya que éstas constituyen el fundamento de la identificación de áreas, por ejemplo, de endemismo, prioritarias para la conservación, perturbadas o conservadas. El objetivo primordial de este trabajo fue conocer la distribución geográfica potencial del complejo de roedores *Peromyscus mexicanus*, cuyas especies se distribuyen en América Central Nuclear. Para ello, se llevó a cabo el modelado de la distribución potencial (nicho ecológico) de las seis especies que conforman el complejo, así como los cambios potenciales sobre dichos patrones de distribución resultado del cambio climático, con base en escenarios de cambio a futuro para 2020, 2050 y 2080. Se encontró que la distribución potencial obtenida muestra que las tendencias a futuro tienen un comportamiento distinto para cada una de las especies, con áreas potenciales amplias para algunas especies, restringidas para otras y de pérdida significativa para otras más. Ello está asociado tanto al tamaño de área original –aunque no significa que un área pequeña sufra más cambios o pérdidas– y a las características biológicas distintas de las especies. Nuestros resultados tienen aplicaciones prácticas y pueden servir de base para el diseño de estrategias y la implementación de áreas de conservación y de restauración de la vegetación natural para las especies del complejo *Peromyscus mexicanus*. Aunque las dimensiones individuales de cambio pueden ser críticas para especies en particular, éstos proporcionan sólo un aspecto de los muchos retos climáticos que enfrentamos. Es indudable que cuanto más entendamos las implicaciones del cambio climático, mejores estrategias se podrán diseñar para preservar la biodiversidad.

Palabras clave: área de distribución, cambio climático, escenarios de emisiones, México, modelado de nicho ecológico, mamíferos.

Sánchez Tovar, L.C. 2014. Geographical distribution of *Peromyscus mexicanus* complex mice and potential changes of climate change. Thesis. Faculty of Philosophy and Letters. UNAM. 79 pp.

Abstract

The knowledge of the geographic ranges of species is the basis on which studies on taxonomy, ecology, biogeography and evolution are structured. The adequate description of the current and potential distribution of species of flora and fauna has implications for their conservation, among others, because they form the basis for the identification of areas of endemism, conservation priority or perturbation. The main objective of this study was to ascertain the potential geographic distribution of the rodent complex, *Peromyscus mexicanus*, that is distributed in Nuclear Central America. To do this, we performed the potential distribution modeling (ecological niche) of the six species belonging to this rodents group. We also modelled the potential changes on the distribution patterns as a result of climate change, based on future change scenarios for 2020, 2050 and 2080. We found that the potential distribution obtained shows different future trends for each species, with broad potential areas for some species, restricted for others and even some with significant area loss. This is associated with both the size of the original area –which does not imply that a small area changes or suffers stronger reductions–, and the species different biological characteristics. Our results have practical applications that can serve as a basis for designing strategies and implementing conservation areas as well as restoration of natural vegetation for species of the *Peromyscus mexicanus* complex. Although the individual dimensions of change can be critical for particular species, they provide only one aspect of the many climate challenges we face. Undoubtedly, the more we understand the implications of climate change, better strategies can be designed to preserve biodiversity.

Keywords: climate change, distributional area, ecological niche modeling, emissions scenarios, mammals, Mexico.

I. Introducción

El conocimiento de las áreas de distribución geográfica de las especies constituye la base sobre la cual se estructuran estudios sobre taxonomía, ecología, biogeografía y evolución. La enorme diversidad de especies que existen en la Tierra está distribuida de manera no aleatoria, lo cual motiva el estudio de los patrones y procesos que definen la distribución geográfica de las especies. En particular, es importante descifrar cómo llegaron las especies a los sitios donde se distribuyen actualmente, por qué no están en áreas diferentes, qué factores abióticos y bióticos lo han determinado, por qué el tamaño de sus áreas de distribución no es mayor o más pequeño, entre otras muchas preguntas (Guisan y Thuiller, 2005; Soberón y Peterson, 2005).

Contar con descripciones adecuadas de la distribución real y potencial de las especies de flora y fauna tiene implicaciones, entre otras, para su conservación, ya que éstas constituyen el fundamento de la identificación de áreas como por ejemplo de endemismo, prioritarias para la conservación, perturbadas o conservadas (Jayat y Pacheco, 2006). La creciente destrucción de los ambientes naturales del planeta, la deforestación, la extinción masiva de especies y la urgente necesidad de vincular la conservación de la biodiversidad con el desarrollo económico (Hafner, 2006), crea la necesidad de realizar trabajos que ayuden a entender cómo estos cambios están afectando a las especies, cuyos resultados ayuden a entender y afrontar el impacto potencial ante el cambio climático.

Existen diferentes factores que afectan la distribución geográfica de las especies, por ejemplo las condiciones ambientales que determinan en gran medida la distribución que observamos actualmente. Están también los factores ecológicos, que incluyen condiciones limitantes o reguladoras, por ejemplo aquellas relacionadas con la ecofisiología de las especies, tales como agua, temperatura y composición del suelo, perturbaciones o modificaciones ambientales, naturales o inducidas por el hombre, así como los recursos como alimento y refugio (Guisan y Thuiller, 2005). A ello se suman las interacciones dentro y entre especies, los aspectos bióticos y ecológicos, que también determinan los patrones espaciales de distribución (Soberón y Peterson, 2005).

Los cambios y respuestas potenciales de los organismos a cambios ambientales en términos de su distribución, se relacionan con su capacidad de adaptación o dispersión, la

posible evolución de su nicho ecológico o el movimiento espacial de su distribución. Actualmente existen diferentes herramientas que permiten modelar el nicho ecológico de los organismos, así como evaluar el desplazamiento y dirección de la distribución de las especies en escenarios presentes y futuros, e inferir cuál será, a futuro, el posible impacto del cambio climático sobre la biodiversidad.

Dado que el clima es uno de los factores principales que determinan los patrones de distribución, es esperable que existan cambios en los patrones de distribución de organismos y especies cuando existan cambios significativos en los regímenes climáticos (Whittaker y Field, 2000; O'Brien, 2006; Ochoa-Ochoa *et al.*, 2012). La Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (CMNUCC) define al cambio climático como “cambio del clima atribuido directa o indirectamente a actividades humanas que alteran la composición de la atmósfera mundial y que vienen a añadirse a la variabilidad observada durante periodos de tiempo comparables” (CMNUCC, 1992). Es por ello que se ha convertido en una prioridad realizar investigación sobre el impacto del cambio climático en la biodiversidad, y entre éstos, los estudios sobre las áreas de distribución y los factores que las determinan.

La estructura de la tesis inicia con el marco teórico, donde se establecen los conceptos fundamentales que direccionan y apoyan el trabajo de investigación realizado, el cual está estructurado en seis apartados: 1) El nicho ecológico, donde se presenta una síntesis cronológica con base en trabajos de diferentes autores; 2) Cambio climático, que aborda la definición de acuerdo al IPCC (Panel Intergubernamental para el Cambio Climático) y la CCNUCC (Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático), incluyendo una breve descripción del conjunto de escenarios de emisiones, los cuales se utilizan como base para las proyecciones climáticas del trabajo. Los MCG (Modelos de Circulación General) también se incluyen en este apartado por su importancia como herramienta en el modelado del clima y el cambio climático; 3) Bases de Datos, donde se explica el significado y la relación implícita de los datos y la información, para facilitar la realización de los análisis; 4) SIG (Sistemas de información Geográfica), incluido por su relación directa con la base de datos y con el algoritmo de modelado; 5) Modelado de Nicho Ecológico y distribución potencial que, con base en las principales revisiones publicadas, describen brevemente las bases de los modelos de distribución de especies, sus variables dependientes e independientes, sus principales métodos, aplicaciones,

potencialidades y problemas, así como los factores limitantes que influyen en la interpretación de lo que los modelos de distribución significan; 6) El Geosistema, grupo de teorías que se incluyó para describir la conceptualización geográfica del espacio en relación con los componentes, la estructura, el funcionamiento y la antropización del mismo.

En el proyecto de investigación, en el primer apartado se describen las principales características taxonómicas, la distribución conocida, el hábitat y hábitos más importantes del complejo de especies *Peromyscus mexicanus* motivo del estudio. En el segundo apartado se mencionan características relativas a la regionalización biogeográfica y localización del área de estudio, mientras que el apartado tres explica la hipótesis de investigación. Continúa con los objetivos (general y particulares).

Dentro de materiales y métodos se describe la selección de linajes del complejo *P. mexicanus* y sus diferencias ecológicas. Se especifica el algoritmo de modelado y los SIG's utilizados. Se detalla cómo se construyeron, la base de datos, los modelos actuales y las proyecciones futuras, reseñando las variables utilizadas y sus parámetros, incluyendo una tabla comparativa de trabajos publicados.

Con los resultados se construyeron los mapas de localización de registros y cortes (máscaras) utilizados en la construcción de los modelos. La distribución potencial actual y proyectada a futuro de cada linaje modelado con los respectivos escenarios, horizontes de tiempo y graficas expresadas en km² se muestran cartográficamente en seis figuras correspondientes. Se incluye información sobre el tamaño (en pixeles y km²) de las áreas potenciales actuales y futuras para cada linaje modelado y los porcentajes de cambio (pérdida o ganancia) relativos al tamaño actual y futuro.

La discusión, con base en la variabilidad de los resultados, permite percatarse de las tendencias (basadas en supuestos de cambio climático) a futuro para cada uno de los linajes modelados. Se incluyen reflexiones relacionadas a la antropización del área de estudio. Se concluye con las reflexiones finales, donde se consideran las amenazas y posibles afectaciones del cambio climático a las áreas de distribución proyectadas y se sugieren medidas de mitigación para enfrentar este cambio. Se anexan, un glosario de términos técnicos usados en el estudio, la base de datos correspondiente a la construcción de los modelos y el árbol filogenético de linajes correspondientes.

1. El nicho ecológico

El nicho ecológico constituye un marco de teorías de trabajo para entender cómo factores próximos determinan los rangos de distribución de las especies. Asimismo, el nicho ecológico prevalece como un excelente modelo unificador de investigación en ecología, a pesar de su larga y controversial historia (Díaz-Porrás, 2006). El desarrollo de la teoría del nicho ecológico comprende tres etapas medulares durante la primera mitad del siglo XX, que dieron comienzo a las ideas, conceptos y definiciones del mismo, aceptadas y utilizadas actualmente, aunque no se pueden ignorar las contribuciones intermedias y posteriores hechas por diferentes autores que han intentado aportar definiciones literales y/o establecer un modelo complementario o ampliado para el estudio de los nichos ecológicos, principalmente bajo el enfoque multidimensional de Hutchinson (Díaz-Porrás, 2006). Con el objeto de mostrar los aportes y cambios realizados por diferentes autores que han permeado a la conceptualización de nicho ecológico a través del tiempo, con base en los trabajos de diferentes revisores a continuación se presenta una síntesis cronológica del mismo:

La primera utilización del término “nicho” como concepto científico bajo un enfoque biológico fue realizada por Roswell H. Johnson en 1910. El nicho fue visto por Johnson como una unidad de distribución determinada primariamente por el suministro de alimento, pero también por factores medioambientales. Debe considerarse a Johnson como un pionero del concepto de nicho, a pesar de la escasa importancia debida tal vez a que no continuó con el desarrollo del mismo (Gaffney, 1975). Entre 1914 y 1924, Joseph Grinnell desarrolló su concepto de nicho proponiéndolo como el intervalo de valores de los factores ambientales que son necesarios y suficientes para que una especie cumpla con su historia de vida, incluyendo aspectos fisiológicos, morfológicos, de hábitos de alimentación y de su interacción con otras especies (principalmente depredadores), siendo controlados por la geografía. Grinnell jerarquizó su propio concepto mediante determinantes de distribución ambientales que lo llevaron a caracterizar al nicho *“como concepto de la unidad de distribución última, en cuyo seno cada especie es mantenida por limitaciones estructurales e instintivas, no pudiendo dos especies del mismo territorio general ocupar por mucho tiempo idénticamente el mismo nicho ecológico”*. Se considera que Grinnell nunca dio una

definición precisa de su concepto de nicho, lo cual es una de las razones por la que ha sido interpretado de diferentes maneras (Díaz-Porras, 2006).

Otra etapa de desarrollo del nicho ecológico fue la realizada por Charles Elton a partir de 1927, con base en la idea que tenía sobre la estructuración de las comunidades animales, centrando su conceptualización alrededor de propiedades tróficas, proponiendo cuatro principios para estudiarlo: el primero es el de las *cadena tróficas y los ciclos tróficos*, muy relacionado con el primer principio propone el *tamaño del alimento* como segundo principio, como tercer principio precisa a los *nichos*, y finalmente, propone como cuarto y último principio la *pirámide de los números*. De acuerdo con revisores del concepto de nicho de Elton, debemos entenderlo como: el lugar de los animales dentro de su comunidad, su relación con sus enemigos y en cierta dimensión con otros factores. Elton expone que el nicho de cualquier animal puede ser definido en un sentido amplio de acuerdo con el tamaño del animal y sus hábitos alimenticios (Díaz-Porras, 2006). Algunos revisores de esta caracterización señalan que Elton excluyó su conceptualización de nicho a los factores de macrohábitat y que bajo su percepción concebía la idea de nichos vacíos, debido a que en aquellas comunidades donde no tuvieran un equivalente ecológico al de las demás, estarían incompletas.

En 1957 fue propuesto por George Evelyn Hutchinson un avance revolucionario al uso del concepto de nicho, definiéndolo como el hipervolumen n-dimensional compuesto de variables bióticas y abióticas dentro del cual las poblaciones de especies pueden sobrevivir sin necesidad de inmigración debido a la capacidad genéticamente determinada (límite de tolerancia) y el patrón de respuesta biológica de un individuo, una población o una especie a las condiciones ambientales (Hutchinson, 1957). Esta etapa del desarrollo del concepto teórico de nicho representa la integración unificada de las ideas de Grinnell y Elton, realizada por Hutchinson y sus aportes para la formalización del concepto de nicho ecológico.

En 1978, Hutchinson realiza nuevos aportes al concepto, aclarando que las condiciones en las cuales la especie puede vivir por lo regular son más de las que en realidad están presentes, atribuyéndolo al efecto de las interacciones con otras especies. Así fue que definió el *nicho fundamental* como todos los factores del hipervolumen n-dimensional en ausencia de otras especies, y el *nicho realizado*, como la parte del nicho fundamental a que está restringida la especie debido a interacciones interespecíficas

(Hutchinson,1978). Esta propuesta se caracteriza por ser más cuantitativa que otras que hasta esa época se habían publicado, la cual permitió hacer análisis teóricos explícitos y predicciones sobre la distribución de las especies, y que es vigente hoy en día (Chase y Leibold, 2003). La importancia histórica del concepto hutchinsoniano de nicho radica en su formalización matemático-geométrica, y en que el nicho dejó de ser considerado como una característica del ambiente, como lo habían hecho Grinnell y Elton a principios de 1900, y pasó a ser definido como una característica del organismo. De este modo, un nicho no puede existir independientemente de su ocupante. Por este motivo, el nicho hutchinsoniano representó sin duda un aporte conceptual importantísimo, y su influencia llega claramente hasta nuestros días (Vázquez, 2005). A pesar de los avances logrados en el tema, aún no se ha llegado a un consenso en la definición del nicho ecológico de una especie. Los estudiosos de este tema recomiendan que dependiendo de los criterios o preguntas de investigación es como debe adoptarse una definición y ser consistentes en su utilización.

De acuerdo con Díaz-Porrás (2006), es importante comprender que un nicho ecológico no es algo que se pueda ver. Se trata de un concepto abstracto que agrupa en un solo término descriptivo todas las condiciones ambientales y los recursos necesarios para mantener la población viable de un organismo. Por lo tanto, no es necesario efectuar comprobaciones de cada uno de los ejes del nicho para que éste sea un concepto válido. El nicho debe ser visto estrictamente bajo la perspectiva de entidades biológicas, es una propiedad intrínseca de los organismos, poblaciones o especies, y no puede existir sin la presencia de éstos (Díaz- Porrás, 2006).

2. Cambio climático

El clima se define como un estado cambiante de la atmósfera, a través de las interacciones entre los océanos y los continentes, en diversas escalas de tiempo y espacio. La variabilidad del clima es resultado de diversos factores, entre los cuales se encuentran anomalías climáticas ocasionadas por fuerzas internas, como inestabilidades en la atmósfera y/o el océano; o por fuerzas externas, como puede ser algún cambio en la intensidad de la radiación solar o incluso cambios en las características del planeta mismo como concentración de gases de efecto invernadero, cambios en el uso de suelo, etc., resultado de la actividad humana. Las formas de variabilidad del clima son muchas y, por tanto, pronosticarlo a largo plazo no es fácil. Es por ello que distinguir qué produce cambios

en el clima de un año a otro, o en escalas mayores de tiempo, constituye un reto científico (Magaña, 2004).

Ante la evidencia de los cambios observados en el clima y con el objetivo de evaluar y entender los diferentes aspectos de estos cambios, en 1988 la Organización Meteorológica Mundial (OMM) y el Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente, crearon el Panel Intergubernamental de expertos sobre cambio climático (IPCC). Los expertos de este panel consideran a las actividades humanas como uno de los aspectos más significativos que provocan cambios en el clima. También, analizan sus consecuencias y definen al cambio climático como “una variación estadísticamente significativa, ya sea de las condiciones climáticas medias o de su variabilidad, que se mantiene durante un periodo prolongado (generalmente durante decenios o por más tiempo)”. Asimismo, la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático (CMNUCC) lo define como “cambio del clima atribuido directa o indirectamente a actividades humanas que alteran la composición de la atmósfera mundial y que vienen a añadirse a la variabilidad observada durante periodos de tiempo comparables” (CMNUCC, 1992). La CMNUCC hace una distinción entre “cambio climático” atribuible a actividades humanas que alteran la composición de la atmósfera, y “variabilidad del clima”, atribuible a causas naturales.

El clima en la Tierra es una parte fundamental del sistema de soporte de la vida, en sus orígenes, modelaba la manera en la que vivíamos en el planeta. Sin embargo, la forma de vida de la humanidad está actualmente modificando el clima de manera cada vez más notoria. En particular, las actividades humanas asociadas en su mayoría al uso de combustibles fósiles (carbón, petróleo y gas natural), liberan gases de efecto invernadero y contaminantes al aire, incrementado su concentración en la atmósfera y generando lo que se conoce como efecto invernadero. Esto ha provocado el aumento de las temperaturas globales promedio al año. Una atmósfera caliente es más activa y, por lo tanto, más propensa a climas extremos como inundaciones, sequías, tornados y huracanes. Asimismo, un clima más cálido genera cambios ecológicos y movimiento de especies (Escalante *et al.*, 2013).

Escenarios de emisiones del IPCC

La comunidad científica ha desarrollado sofisticadas herramientas de modelación computacional del clima basadas en la actividad económica y las emisiones globales de gases de efecto invernadero, a fin de elaborar escenarios ilustrativos que incluyen diferentes supuestos sobre el comportamiento futuro de las áreas de suministro y sumidero (CEPAL, 2009). Dichos escenarios son panoramas de cómo puede modificarse el sistema climático mundial de la Tierra como consecuencia de distintos esquemas de emisiones de gases de efecto invernadero (Fernández-Eguiarte *et al.*, 2008). Así, un escenario es la representación del posible desarrollo futuro de las emisiones de sustancias potencialmente activas en la atmósfera, por ejemplo de gases de efecto invernadero y aerosoles, y su relación con otros factores como crecimiento demográfico, desarrollo socioeconómico y cambio tecnológico.

En 1992, el IPCC presentó un conjunto de escenarios de emisiones denominadas IS92, que fueron utilizadas como base para las proyecciones climáticas del segundo informe de evaluación (IPCC, 1995). Posteriormente, se introdujeron nuevos escenarios, llamados IEEE (Informe Especial de Escenarios de Emisiones), en los cuales se identificaron seis situaciones ilustrativas: A1B, A2, B1, B2, A1F1 y A1T (IPCC, 2000, 2001, 2007B). Los escenarios actuales se construyen utilizando al menos 30 años de datos, para que sean representativos de las condiciones climáticas promedio. Se considera que en ese lapso hubo, para la localidad o región de estudio, una amplia gama de años con condiciones climáticas muy variadas (Magaña *et al.*, 2000).

El escenario A1 supone un rápido crecimiento demográfico y económico, unido a la introducción de tecnologías nuevas y más eficientes; el A1F1 considera la utilización intensiva de combustibles fósiles; en el A1T predomina la energía de origen no fósil; en el A1B hay una utilización equilibrada de todo tipo de fuentes y el escenario A2 supone un menor dinamismo económico, menos globalización y un crecimiento demográfico alto y sostenido. Por su parte, los escenarios B1 y B2 incluyen un cierto nivel de mitigación de las emisiones por medio del uso más eficiente de la energía y mejoras tecnológicas (B1) y de soluciones mejor localizadas (B2). (CEPAL, 2009; IPCC, 2007).

Modelos de circulación general

La probabilidad de que las actividades humanas alteren la composición de la atmósfera, afecten el clima a nivel regional y mundial y repercutan en las economías de los países y en los ecosistemas naturales, ha estimulado el desarrollo de modelos sobre el sistema climático (IPCC 1997). Las estimaciones de los impactos del cambio climático se basan en las proyecciones de los modelos climáticos (Knutti y Seadláček, 2013) y, en la actualidad, los modelos de circulación general (MCG) son la herramienta más útil de que se dispone para modelar el clima y el cambio climático (Houghton *et al.*, 1992).

Los MCG son modelos numéricos que en general proveen una descripción completa del comportamiento de la atmósfera a nivel global (Rivera y Amador, 2008): son modelos tridimensionales que deben simular necesariamente dos fases, la atmósfera y los océanos, a nivel global. En la atmósfera se incluyen los vientos, la humedad, las nubes y la concentración de diversos gases que la componen, analizando sus variaciones temporales y sus variaciones a diferentes altitudes. En el océano, estos modelos consideran las corrientes marinas, la temperatura y la salinidad y, de manera semejante a la atmósfera, estudian las variaciones de estos parámetros en el tiempo y el espacio. Los MCG también deben modelar la temperatura en la superficie terrestre, los cuerpos de agua y, en ocasiones y de manera simplificada, la orografía continental (McGuffie y Henderson-Sellers, 2005; Magaña *et al.*, 2000).

El diseño de los modelos de circulación general permite simular las condiciones globales de temperatura, precipitación y radiación incidente, bajo condiciones actuales o bajo condiciones de una duplicación de bióxido de carbono, referidas como $1xCO_2$ y $2xCO_2$ (330 y 660 partes por millón, respectivamente). Las condiciones de $2xCO_2$ se emplean para simular el cambio climático global, ya que el bióxido de carbono es un gas de efecto invernadero cuyo incremento se ha asociado directamente con la actividad humana (Watson *et al.*, 1995). Inicialmente, en estos escenarios de emisiones futuras se estimaba que la duplicación en la concentración de este gas podría manifestarse para mediados o finales del siglo XX, provocando un calentamiento global (Magaña *et al.*, 2000). De proseguir las emisiones de GEI a una tasa igual o superior a la actual, el calentamiento aumentaría y el sistema climático mundial experimentaría durante el siglo XXI numerosos cambios, muy probablemente mayores y más severos que los observados durante el siglo pasado (siglo XX; IPCC, 2007).

3. Bases de datos

Una base de datos es una colección o depósito de datos, con redundancia controlada y con una estructura que refleja interrelaciones y restricciones existentes en el mundo real. Puede considerarse como una especie de archivero electrónico puesto que es el lugar donde se almacena un conjunto de archivos de datos computarizados (Rodríguez-Tapia y Escalante, 2006). A través de bases de datos es posible, entre muchas otras tareas, realizar consultas para conocer la distribución geográfica de especies. Para la realización de estudios sobre biodiversidad se han reconocido tres fuentes de datos básicas: las provenientes de colecciones biológicas y museos, de la literatura especializada y del trabajo de campo reciente. Así, las bases de datos son una alternativa que permite manipular y analizar la información de cada uno de los miles de ejemplares que se encuentran albergados en las colecciones científicas, basándose en teorías y prácticas para su manejo sin que esto implique su deterioro (Rodríguez-Tapia y Escalante, 2006). A continuación se presenta una breve conceptualización de los principales componentes que constituyen una base de datos, de acuerdo con Rodríguez- Tapia y Escalante (2006):

Datos

Su conceptualización tiene explicaciones variadas entre las cuales se menciona: 1) información dispuesta de manera adecuada para su tratamiento en una computadora, 2) hechos conocidos que pueden registrarse y que tienen un significado implícito (Elmasri y Navathe, 2002), 3) son la representación simbólica de cualquier fenómeno que el ser humano puede conceptualizar (Koleff, 1997), 4) observaciones o medidas que describen una identidad o proceso (Olivieri *et al.*, 1995). Entre las principales características de los datos se tiene que son indivisibles, por ejemplo el nombre de una especie, dado que su nombre científico se compone por un género y epíteto específico, no puede dividirse o separarse, pues el binomio pierde su significado. Además, tienen un tipo específico, un tamaño definido, pueden ser valores sin repetición o repetidos y poseen un nombre propio (Rodríguez-Tapia y Escalante, 2006).

Información

La información es un conjunto de datos analizados, procesados, integrados y representados adecuadamente para su interpretación, de tal manera que permiten ser entendidos, revelan tendencias o patrones y permiten la toma de decisiones (Koleff, 1997;

Olivieri *et al.*, 1995). Además de las conceptualizaciones hechas a la información, ésta también debe reunir un grupo de cualidades:

- a) precisión: se refiere al porcentaje de información correcta en relación con la información total del sistema; la precisión de los resultados nunca podrá ser superior a la que tenían los datos de entrada.
- b) oportunidad: se refiere al tiempo transcurrido desde el momento en el que se produjo el hecho que originó el dato, hasta el momento en que la información se pone a disposición del usuario; en general, el valor de la información va disminuyendo con el transcurso del tiempo.
- c) compleción o plenitud: la información debe estar completa para cumplir sus fines; por ejemplo, para realizar un análisis biogeográfico se requiere que la georeferencia de los ejemplares esté completa (Escalante *et al.*, 2003).
- d) significado: la información que se suministra al usuario debe ser significativa; es decir, debe ser comprensible, interesante y útil.
- e) integridad: la información debe ser coherente y no presentar datos faltantes o vacíos, lo que evita que se generen errores en la base de datos.

Algunos de los principales objetivos de las bases de datos son el poder realizar análisis ecogeográficos y biogeográficos, que así faciliten la toma de decisiones, por ejemplo en materia de conservación y protección de especies (Rodríguez-Tapia y Escalante, 2006). Existen varios tipos de sistemas de bases de datos que se clasifican de acuerdo con las estructuras de datos y las operaciones que presentan a los usuarios, entre los cuales se encuentra la “base de datos curatorial”: centrada en los datos de las etiquetas de los ejemplares de las colecciones biológicas y que constituyen un mecanismo que permite un acceso rápido y eficiente a la información de los ejemplares y a los datos de las etiquetas, sin tener que recurrir físicamente al ejemplar. Este tipo de base de datos fue desarrollada como un modelo de tipo relacional con el objetivo de ser percibida por el usuario como una colección de relaciones normalizadas de diversos grados que varía con el tiempo.

4. Los Sistemas de Información Geográfica (SIG)

En un sentido muy general, un SIG puede ser visto como una serie de elementos que manejan una base de datos, los cuales son principalmente de naturaleza espacial o que pueden ser indexados u organizados a partir de un listado de referencia para ser

manejados espacialmente (Albert, 1988). Esa serie de elementos permite establecer un conjunto de procedimientos que operan sobre los datos, para estructurar la entrada de preguntas y la salida de respuestas, acerca de las entidades espaciales integradas en las bases de datos (López, 2005). Una definición más amplia es que los SIG son sistemas computacionales, diseñados para la captura, almacenamiento y análisis de objetos y fenómenos, en donde la localización geográfica es una característica importante o crítica dentro de dicho análisis. La utilidad de un SIG es más clara conforme las bases de datos se hacen más extensas, es decir, cuando se manejan y analizan muchos datos que están referenciados geográficamente y donde inciden gran cantidad de factores. El manejo eficiente de esa información no es posible de forma manual, debido a que sería muy costoso y ocuparía mucho tiempo (Aronoff, 1989).

Los SIG presentan dos formatos diferentes a la hora de representar la información: vectorial o ráster. El formato ráster presenta la información en forma de celdas regulares, cada una de las cuales contiene un valor determinado reflejo de la realidad. Se centra en las propiedades del espacio más que en la precisión de la localización. El formato vectorial representa digitalmente una entidad determinada mediante tres tipos diferentes de características: puntos, líneas o polígonos; en este segundo tipo, el interés se centra en la precisión de localización de los elementos (Mateo, 2008).

5. Modelado de nicho ecológico y distribución potencial

Actualmente es posible modelar "los requerimientos climáticos de las especies" (Ballesteros- Barrera, 2008). Esta relativa nueva área de estudio, conocida como Modelado de nicho ecológico (MNE) se fundamenta en la teoría del nicho ecológico, que se refiere a los límites de tolerancia de las especies tanto a las condiciones climáticas como a las de las especies con las que interactúa (e.g. densidad de competidores, presas, etc.). Por lo tanto, el nicho de una especie determina en gran medida su distribución y su abundancia. Un principio general de la teoría del nicho ecológico es que las especies tienden a mantener sus nichos constantes por largo tiempo, incluso millones de años (i.e. "Conservadurismo del nicho"); es decir, que las especies cambian sus requerimientos bióticos y abióticos pero de manera muy lenta. Por lo tanto, ante alteraciones climáticas de gran magnitud, las especies generalmente "siguen" en el espacio las condiciones ambientales a las que están adaptadas (Peterson *et al.*, 1999).

Los modelos de nicho se consideran una herramienta útil en diversas áreas de estudio como ecología, biogeografía, evolución y, recientemente, en conservación e investigación relacionada con cambio climático y salud pública (Guisan y Thuiller 2005, Martínez-Meyer 2005, Peterson *et al.*, 2005). Dado que el cambio en la distribución de las especies de alguna forma refleja la estructura de sus poblaciones, determinar la dinámica de su distribución por medio del modelado de nicho ecológico es un enfoque que ha sido ampliamente utilizado en estudios de flora y fauna (Anderson *et al.*, 2002; Parra-Olea *et al.*, 2005; Ballesteros-Barrera *et al.*, 2007; Calixto, 2009). Asimismo, la generalización de los SIGs y el desarrollo de técnicas estadísticas aplicadas han permitido, en los últimos años, la expansión de herramientas para el análisis de los patrones espaciales de presencia y ausencia de especies: los modelos de distribución de especies (Franklin, 1995; Guisan y Zimmermann, 2000; Rushton *et al.*, 2004; Swenson, 2008), en pleno desarrollo y con nuevos métodos y estrategias para el tratamiento e interpretación de la información (Elith *et al.*, 2006; Ferrier y Guisan, 2006; Mateo, 2008; Mateo *et al.*, 2011).

Para mostrar una síntesis de las contribuciones metodológicas y teóricas significativas para el modelado de distribución de especies, con base en las principales revisiones publicadas hasta 2011, a continuación se describen brevemente las bases de los modelos de distribución de especies, sus variables dependientes e independientes, sus principales métodos, aplicaciones, potencialidades e inconvenientes, así como los factores limitantes que influyen en la interpretación de lo que los modelos de distribución significan.

Bases de los modelos de distribución de especies

Un modelo se define como una representación parcial de la realidad que refleja algunas de sus propiedades. Los modelos son simplificaciones debido tanto a la necesidad de reducir la complejidad del objeto real como a nuestro desconocimiento de muchas de sus propiedades. Los modelos de distribución de especies son, por tanto, representaciones cartográficas de la idoneidad de un espacio para la presencia de una especie en función de las variables empleadas para generar dicha representación. La idoneidad no es más que la relación matemática o estadística entre la distribución real conocida y un conjunto de variables independientes que se usan como indicadores. La construcción de modelos de distribución de especies es, esencialmente, un proceso de clasificación (Guisan y Zimmermann, 2000; Mateo *et al.*, 2011). La construcción de modelos de distribución de especies se realiza en una serie de pasos (Fig.1), cada uno de los cuales presenta

múltiples alternativas de ejecución que influyen en la calidad del resultado final (Mateo *et al.*, 2011).

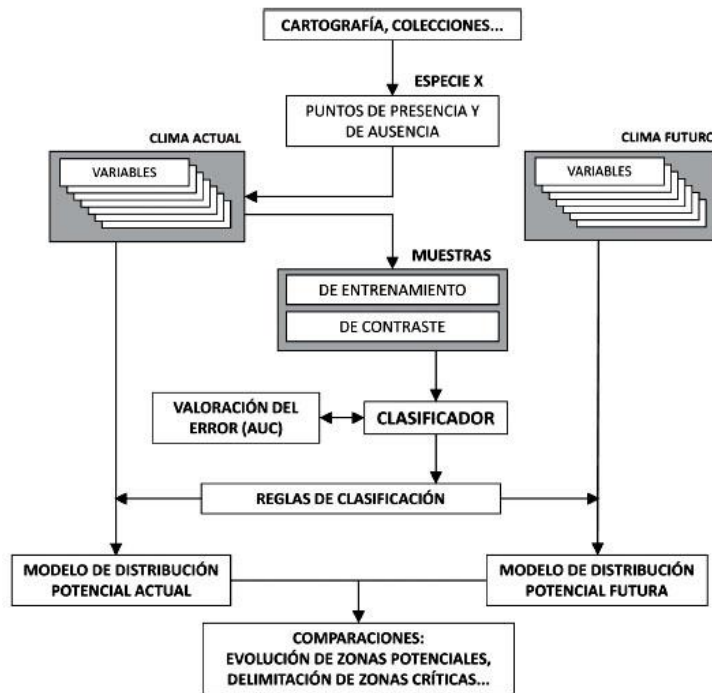


Figura 1. Esquema de flujo de trabajo para la realización y validación de modelos de distribución de especies (Tomado de Mateo 2011).

Variable dependiente

Dentro de los análisis del modelado de distribución de especies la variable dependiente corresponde al tipo de datos utilizados referentes a la distribución de especies. Esta variable puede incluir sólo datos de presencias, de presencias y ausencias o datos de abundancia (Elith *et al.*, 2006; Mateo *et al.*, 2011). Los datos provienen comúnmente de colecciones científicas derivadas de muestreos no dirigidos (Soberón *et al.*, 1996) y de observaciones oportunistas (Brotons *et al.*, 2007). Son raros los casos donde existen muestreos diseñados expresamente para estimar la distribución de un organismo (Guisan *et al.*, 1998; Cawsey *et al.*, 2002). Estos datos suelen presentar algunos inconvenientes: 1) sólo registran datos de presencia de las especies y no sobre las ausencias; 2) un porcentaje variable pero significativo presenta errores de georreferenciación e identificación taxonómica (Soberón y Peterson, 2004); 3) están colectados con diferentes fines y por diferentes colectores y no presentan una estrategia común de muestreo; 4) como

consecuencia del punto anterior, pueden reflejar una distribución medioambiental sesgada de la especie.

Variables independientes (indicadores medioambientales)

Los factores medioambientales determinan en gran medida la distribución de las especies, ya sea de forma directa o indirecta (Guisan y Zimmermann, 2000). La distribución de los organismos puede ser descrita razonablemente bien por factores climáticos a escalas espaciales amplias (de kilómetros). La extensión espacial y la escala del trabajo determinan la selección de variables independientes que deben usarse en el modelado, donde se recomienda incluir variables que cumplan simultáneamente tres condiciones: 1) que sean potencialmente explicativas, es decir, que tengan una relación potencial con la distribución de la especie, ya sea como factor limitante o como indicador a través de relaciones indirectas; 2) que muestren una variabilidad significativa en la zona de estudio; 3) que sean independientes o, al menos, que no estén excesivamente correlacionadas entre sí, especialmente si se busca una interpretación biológica de los resultados (Graham, 2003; Muñoz y Felicísimo, 2004).

Las variables ambientales comúnmente utilizadas son: 1) variables climáticas generadas normalmente a partir de la interpolación de datos de estaciones climatológicas y utilizando la altitud como covariable; 2) información sobre edafología, litología y geología, que representan la dependencia de la vegetación con el tipo de sustrato; 3) elevación y variables derivadas, tanto topográficas (pendiente, curvatura o rugosidad), microclimáticas (radiación solar potencial), e hidrológicas -red de drenaje o flujo potencial; 4) variables obtenidas mediante trabajo de campo, como índices de vegetación, temperatura en superficie o clasificaciones de la cubierta del suelo (Bradley y Fleishman, 2008); 5) pueden incluirse variables de tipo demográfico y de ocupación del espacio, como índices de población, accesibilidad, densidad o proximidad a vías de comunicación, que son útiles como indicadores del grado de influencia antrópica (Pahari y Murai 1999; Cuesta *et al.*, 2003; Kadmon *et al.*, 2004).

Métodos de modelado

Los métodos de modelado de distribución de especies disponibles hasta el momento, de acuerdo con sus diferentes técnicas, pueden clasificarse básicamente en tres grupos:

1. Técnicas discriminantes: son aquéllas que necesitan datos de presencia y ausencia para construir el clasificador. Se pueden subdividir a su vez en: árboles de clasificación, técnicas de ordenación, redes neuronales, curvas de regresión multivariada de adaptación, modelos lineales generalizados, modelos aditivos generalizados, regresión por cuantiles, estadística bayesiana y máxima entropía, entre los que destaca Maxent (Phillips *et al.*, 2006, Phillips y Dudík, 2008). Maxent genera sus propias ausencias, denominadas “background”, por lo que no es necesario introducir datos de ausencia en el programa.

2. Técnicas descriptivas: estas técnicas fueron las primeras utilizadas en el modelado de distribución y son aquéllas que sólo requieren datos de presencia: deductivas, como la opinión del experto, coberturas geográficas, coberturas ambientales, métodos de distancias matemáticas y lo que se conoce como "Expectation-Maximization Algorithm".

3. Técnicas mixtas: estos métodos emplean varias reglas, algunas de ellas descriptivas y otras discriminantes y, a la vez, generan sus propias pseudoausencias; Desktop-GARP y OM-GARP son los mejor y más ampliamente conocidos. A partir de los modelos individuales obtenidos con diferentes métodos se pueden generar “modelos de consenso”, en los que el modelo final indica el grado de coincidencia entre varios modelos (Mateo *et al.*, 2011).

Aplicaciones de los modelos de distribución de especies

Entre los campos de aplicación quizás los más evidentes son los relacionados con la riqueza de especies y su distribución; existen trabajos publicados para casi cada grupo taxonómico: angiospermas, endemismos vegetales, helechos, anfibios, hongos, himenópteros, primates, briofitas, reptiles, aves, insectos, peces y cetáceos, por mencionar unos pocos ejemplos. También han sido aplicados a la distribución potencial de comunidades, de hábitats amenazados, de especies en el pasado, incluyendo la localización de refugios de flora en el pasado (véase cuadro 4). Otras aplicaciones incluyen el estudio del riesgo asociado con especies invasoras, la protección y conservación de especies amenazadas, los posibles efectos del cambio climático, los patrones de diversidad, el diseño de reservas, estudios de conservación, filogeografía, biogeografía, delimitación de regiones biogeográficas, localización de lugares donde pueden existir nuevas especies, localización de nuevas presencias de especies raras, delimitación de lugares para futuros trabajos de campo, reintroducción de especies amenazadas, localización de corredores óptimos para la distribución de especies, conservación de

especies raras, delimitación de 'hot-spots' de biodiversidad, para contrastar hipótesis relacionadas con la teoría de la evolución, los efectos de las actividades humanas en la distribución de especies, la taxonomía y la distribución potencial de enfermedades infecciosas (Mateo *et al.*, 2011).

Los modelos de distribución de especies se han transformado en una de las áreas de investigación con mayor desarrollo en el campo de la biogeografía de la conservación (Richardson y Whittaker, 2010). Se entiende éste como la aplicación del conjunto de principios, teorías y análisis de la biogeografía a problemas de la conservación de la biodiversidad (Whittaker *et al.*, 2005). La capacidad predictiva de los modelos de distribución de especies/ecosistemas, tanto para proyectar el espacio geográfico-ecológico en el pasado como en el futuro, ha generado nuevas técnicas y herramientas y un nuevo dinamismo a la disciplina biogeográfica (Guisan y Thuiller, 2005). Dentro de la investigación geográfica se ha identificado a los modelos de distribución de especies como un requisito clave en la biogeografía de la conservación (Richardson y Whittaker, 2010). Por ejemplo, un uso frecuente de los modelos de distribución es como sustitutos de la biodiversidad de un lugar determinado (Urbina-Cardona y Flores-Villela, 2010).

En México los modelos de distribución de especies forman ya parte del conjunto de herramientas de análisis en biodiversidad, implementados como componentes del SNIB (Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad en México). La creación de este sistema se dio como mandato para la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), en la Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección Ambiental (LGEEPA Art. 80 fracción V), en la que menciona "Establecimiento de un sistema nacional de información sobre biodiversidad y de calificación del uso sustentable de sus componentes que desarrolle la Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, así como la regulación de la preservación y restauración de flora y fauna silvestre". Este sistema fue establecido en la CONABIO para compilar, organizar y distribuir información relativa a la riqueza biológica. Asimismo, los resultados generados por modelos estadísticos y computacionales integran nueva información, el cual constituye un factor de retroalimentación para el SNIB (CONABIO, 2014).

Limitaciones de los modelos de distribución de especies

La naturaleza es compleja y heterogénea y no es razonable esperar que los modelos reflejen con absoluta precisión los mecanismos inherentes a un proceso espacio-temporal tan complejo como es la distribución de las especies. Existen diversos trabajos que describen las limitaciones asociadas a estos modelos (Guisan y Zimmermann, 2000; Pearson y Dawson, 2003, 2004; Hampe, 2004; Guisan y Thuiller, 2005; Soberón y Peterson, 2005; Pearson *et al.*, 2006; Zurell *et al.*, 2009). Las limitaciones más comúnmente destacadas son: hipótesis de pseudoequilibrio y representatividad, relaciones bióticas, ausencia del componente espacial y/o temporal en el proceso y la dificultad de hacer modelos confiables para especies generalistas.

Existen diversas soluciones a estas limitaciones al desarrollar un modelado, entre las que destacan: 1) añadir la presencia de especies competidoras o facilitadoras como una variable más en el análisis (Heikkinen *et al.*, 2007; Zimmermann y Breitenmoser, 2007; Early *et al.*, 2008); 2) limitar las áreas predichas por el modelo como idóneas teniendo en cuenta el criterio de especialistas (Peters y Thackway, 1998; Loisselle *et al.*, 2003); 3) eliminar posteriormente áreas que son incompatibles debido a barreras que hacen imposible la dispersión (Skov y Borchsenius, 1997); 4) eliminar sustratos sobre los que no puede desarrollarse una especie (Felicísimo *et al.*, 2005; Coudun *et al.*, 2006); 5) aplicar el conocimiento de los factores históricos que han determinado la distribución actual de la especie al resultado del modelo (Papes y Gaubert, 2007); 6) usar métodos híbridos que se combinen con modelos obtenidos con otras aproximaciones (Graham y Hijmans, 2006; Schurr *et al.*, 2007; Allouche *et al.*, 2008; Brook *et al.*, 2009); 7) restringir los resultados por regiones biogeográficas (Peterson *et al.*, 2002a); 8) introducir interacciones bióticas diversas (Leathwick, 2002; Heikkinen *et al.*, 2007; Zimmermann y Breitenmoser, 2007; Early *et al.*, 2008); 9) considerar factores de dispersión (Purves *et al.*, 2007); 10) elaborar modelos basados en datos fisiológicos de las especies y de la interacción de éstas con el medio, una estrategia novedosa y con gran futuro en la modelización (Kearney y Porter, 2009); 11) tener en cuenta la historia evolutiva del organismo (Vieites *et al.*, 2009); 12) introducir parámetros auxiliares como distancia de dispersión, fragmentación del terreno o poder reproductivo (Engler y Guisan, 2009); 13) elaborar modelos de consenso (Araújo y New, 2007; Marmion *et al.*, 2009); 14) dividir los datos de presencias originales para representar la variación regional del nicho (Osborne y Suárez-Seoane, 2002; Mateo *et al.*, 2010). Algunas de estas estrategias son específicas para evitar alguna de las limitaciones

anteriormente expuestas, mientras que otras pueden emplearse para solucionar un conjunto de éstas (Mateo *et al.*, 2011).

Para el caso de México es importante destacar que la política ambiental comenzó a cambiar a partir de 1982, estableciendo nuevas estrategias de protección e implementando herramientas de planeación tales como ordenamientos estatales territoriales, ordenamientos costeros y marinos con procesos participativos. Otro importante cambio ha sido la inclusión de casi todos los actores y sectores involucrados en estos procesos como la iniciativa privada, grupos organizados de productores, sectores académicos y gobiernos locales. En estos procesos se utilizan metodologías que constituyen aspectos básicos para facilitar el desarrollo de los modelos de distribución de especies, entre las principales se encuentran: teledetección, fotografía y prospecciones aéreas, imágenes de satélite y SIG, entre otros (Sáez, 2009).

6. El Geosistema

El término geosistema fue utilizado por primera vez por Sochava en 1963 en la URSS, después en Gran Bretaña por Stodart en 1967 y en la República Federal Alemana por der Neef en 1969. Las décadas de los 1950 y 1960 pueden considerarse como el inicio de la interacción entre la ciencia geográfica y el enfoque sistémico (teoría sistémica en la geografía), donde se consideró la noción de dimensionalidad del geosistema, lo que abrió la posibilidad de modelación de la dinámica y variabilidad de estructuras (Rodríguez, 1994). A partir de 1968, Saushkin y Smirnov plantean al geosistema integrado por el sistema naturaleza-economía-población y definen su integridad por vínculos directos e indirectos, sin embargo no le conceden propiedad espacial. En 1971, Kobrinski y Mijaieva plantean que el geosistema es la unidad jerárquica de interacción entre la naturaleza, la economía y la población como subsistemas interactuantes y es una forma de manifestación espacial (Rodríguez, 1994).

Según el enfoque medioambiental, los geosistemas dependen fundamentalmente de dos factores: la variabilidad de los distintos tipos de uso del suelo y de los límites espaciales que representan el área total que abarca la función del territorio de acuerdo con los requerimientos que plantea dicha función, atendiendo a las condiciones naturales. Cada función refleja la necesidad de satisfacer los requerimientos de la sociedad en determinado espacio y tiempo (Rodríguez, 1994). Los geosistemas, desde el punto de vista geográfico,

son las unidades espaciales que constituyen tipos permanentes de medio ambiente. Desde el punto de vista del medio ambiente, son las premisas espaciales y el marco espacial de la ocurrencia de afectaciones al medio ambiente y para tomar las medidas de corrección, conservación y protección requeridas (Rodríguez, 1994).

Componentes y funcionamiento del geosistema

El geosistema, volumen que se inscribe en las tres dimensiones del espacio, se define por su masa, es decir por una cierta cantidad de materia y por una cierta energía interna. Se distinguen tres tipos de componentes:

- Componentes abióticos (litomasa, aeromasa, hidromasa) que forman el geoma
- Componentes bióticos o biomasa (fitomasa y biomasa) que constituyen el bioma
- Componentes antrópicos

En las interfaces aparecen componentes de contacto como el suelo o como los tramos de aeromasa que están fuertemente influenciados por la biomasa. En este proceso globalizante, los caracteres sectoriales, por ejemplo la composición florística, la definición genética del relieve, las paleo-evoluciones, etc., intervienen sólo de forma secundaria y no constituyen puntos de partida del análisis (particularmente en lo que concierne a los trabajos de campo) (Beruchashvili y Bertrand, 2007).

En el funcionamiento del geosistema se pueden distinguir diversos procesos como el ciclo del agua en el interior del mismo (e.g. precipitación, evapotranspiración, arroyamiento); transformaciones de la energía solar, de las que solamente una parte muy pequeña es utilizada por la fotosíntesis; transformaciones de la energía gravitacional como circulación del agua, los diversos procesos erosivos ligados a la gravedad; procesos geomorfogénicos que modifican los modelados y los volúmenes rocosos, entre otros. Por otro lado, cada geosistema se define por una sucesión de estados en el tiempo, donde cada estado corresponde a una estructura y a un funcionamiento (una cierta situación en el espacio). El cambio de geosistema se produce cuando hay una modificación de la estructura (distribución de las masas) y del funcionamiento (balance energético), pero también cuando hay modificación de las entradas (energía solar, precipitaciones, cambio de temperatura, etc.) y de las salidas. Así, el geosistema es una abstracción y un concepto, mientras que el estado es una realidad objetiva y medible (Beruchashvili y Bertrand, 2007).

La antropización del geosistema

El elemento humano se considera en el esquema teórico del geosistema, directa e indirectamente como componente antrópico y entre los 'componentes bióticos', respectivamente. Se reconoce que el hombre, es decir la sociedad, está en la naturaleza, por lo que el componente antrópico debe mantenerse en el geosistema. Ello se limita, al menos en el estado actual de la investigación, a tomar en consideración el impacto económico y social en el complejo territorial natural, es decir las modificaciones aportadas a las geofacies y a los geohorizontes y sus consecuencias sobre los estados y el comportamiento del geosistema. De acuerdo con Beruchashvili y Bertrand, por lo anterior solo puede situarse en el marco de un análisis naturalista del espacio geográfico sin relación directa con el estudio socio económico (Beruchashvili y Bertrand, 2007). Mientras que por su origen histórico, su contenido y la metodología que incorpora, el geosistema constituye un concepto geográfico (Beruchashvili y Bertrand, 2007).

III. Proyecto de investigación

1. Especie de estudio

Los roedores de la subfamilia *Neotominae* (familia *Cricetidae*) incluyen varios géneros ampliamente distribuidos en Centroamérica, como *Baiomys*, *Habromys*, *Megadontomys*, *Neotoma*, *Peromyscus*, *Reithrodontomys*, *Scotinomys* (Musser y Carleton, 2005). Su taxonomía es compleja y las relaciones filogenéticas entre los géneros y las especies todavía no son claras. El género *Peromyscus*, con 53 especies, es uno de los géneros más numerosos. Dentro de los subgéneros y "grupos" de especies de *Peromyscus*, se reconoce el complejo *Peromyscus mexicanus*, formado por siete especies: *Peromyscus mexicanus*, *P. gymnotis*, *P. guatemalensis*, *P. zarhynchus*, *P. grandis*, *P. yucatanicus* y *P. stirtoni* (Dawson, 2005). La distribución de este complejo está íntimamente ligada a las montañas, por lo cual está altamente diferenciada: hay especies que se distribuyen exclusivamente en las partes altas y otras en las partes bajas. Además, existen diferencias en distribución y morfológicas entre diferentes montañas. Ello refleja que deben ser factores abióticos y bióticos distintos los que determinan la distribución de estas especies.

En México, este complejo de ratones se distribuye a lo largo de la costa atlántica desde San Luis Potosí hasta el Istmo de Tehuantepec, y a lo largo de la costa del Pacífico, desde la frontera de Guerrero-Oaxaca hacia Chiapas; y en estribaciones altas y montañas

de mediana elevación en Guatemala, a través de El Salvador, Honduras, y Nicaragua, a las tierras altas de Costa Rica y el oeste de Panamá (región de Chiriquí) (Musser y Carleton, 2005).



Figura 2. *Peromyscus mexicanus* (tomado de Reid, 2009)

Son ratones de tamaño mediano a grande, cuyo peso en la edad adulta es de 40-57 g. El color varía en relación a la altitud, humedad y estacionalidad. En las tierras altas y zonas frescas y húmedas el color de la espalda va de gris oscuro a gris marrón hacia los lados, mientras que en áreas cálidas y húmedas la espalda es color naranja-marrón pálido a ocre brillante hacia los lados, en ambas zonas la parte ventral es blanca. Tienen orejas grandes desnudas y un anillo ocular de moderado a amplio. La cola habitualmente es bicolor con manchas en la parte dorsal, algunas veces de color oscuro uniforme y casi desnuda. La parte superior de las patas traseras es oscura y los dedos son blancos (Reid, 2009). Son buenos trepadores, pero son predominantemente terrestres. No nadan y se resisten a entrar en el agua. Son difíciles de observar en campo. Se alimentan de artrópodos, semillas y material de plantas verdes (Álvarez *et al.*, 1984).

Sus madrigueras se localizan entre las raíces de los árboles, debajo de los troncos o en áreas abiertas del suelo del bosque y son generalmente verticales. Se reproducen durante todo el año y las poblaciones de zonas estacionalmente secas no se reproducen a temprana edad como sí ocurre en zonas más húmedas. Habitualmente el tamaño de la camada es de dos a tres crías (Lackey, 1976). El hábitat que ocupan está determinado de acuerdo con los diferentes linajes y endemismos. En bosques mesófilos de montaña esta especie habita en condiciones de mucha humedad, en bosques medianamente húmedos de montaña se localiza en montañas pequeñas y aisladas. También habitan en bosques húmedos y fríos, sometidos a heladas frecuentes y alturas hasta los 3100 msnm. En bosques pluviales la especie ha sido registrada a altitudes de 600 msnm en zonas muy

húmedas y también se ha registrado en zonas extremadamente lluviosas a altitudes medias de 1000 a 2000 msnm (Reid, 2006, S. Pérez-Consuegra, comunicación personal).

2. Área de estudio

El área de estudio está comprendida entre el sur de México y Centro América, región que posee una geología y geografía compleja, sobre todo por la confluencia de cuatro placas tectónicas: norteamericana, Sudamericana, de Cocos y del Caribe. La historia geológica de la región, la dispersión de grandes grupos de flora y fauna, la variabilidad climática, así como la radiación y la diversificación, entre otros, son factores que han determinado la biota de esta región (Daza *et al.*, 2010). Asimismo, Centro América sirvió como puente entre las dos grandes Américas y como centro de diversificación de varios grupos de organismos, por lo que es una de las regiones de mayor diversidad en el mundo, sin embargo, todavía desconocemos gran parte de los procesos evolutivos que dieron forma a la biota de esta zona (Gutiérrez-García y Vázquez-Domínguez, 2011, 2012, 2013). La regionalización biogeográfica del área es aún incompleta, pero, en general, se considera que las montañas del sur de México y el norte de Centroamérica (Centroamérica Nuclear) forman una unidad biótica particular, conformando el área de endemismo de las tierras altas de Chiapas y Guatemala (Flores y Goyenechea, 2001). El área de estudio se localiza al sur de México incluyendo la península de Yucatán y el estado de Chiapas, y, hacia el sur abarcando Guatemala, Belice, Costa Rica, El Salvador, Honduras y Nicaragua.

3. Hipótesis

Con base en el modelado de distribución potencial se identificarán nuevas áreas de distribución geográfica (área potencial) no reportadas para *Peromyscus mexicanus*. Asimismo, dado que la distribución de *Peromyscus mexicanus* está fuertemente limitada altitudinalmente para algunas especies del complejo, éstas presentarán cambios significativos en cuanto a su área de distribución como resultado del cambio climático. Así, la respuesta de las especies de baja montaña será de expansión de su rango y las de alta montaña de disminución, acorde a los supuestos de las proyecciones de cambio climático de los escenarios A2 y B1 (2020, 2050 y 2080), en concordancia con sus nichos ecológicos.

IV. Objetivos

Objetivo general

Conocer la distribución geográfica potencial del complejo *Peromyscus mexicanus* a través del modelado de su nicho ecológico, así como los impactos potenciales del cambio climático sobre dichos patrones de distribución, con base en escenarios de cambio a futuro para 2020, 2050 y 2080.

Objetivos particulares

Modelar el nicho ecológico del complejo *Peromyscus mexicanus* para conocer su distribución geográfica potencial.

Modelar la distribución geográfica del complejo *Peromyscus mexicanus* bajo escenarios de cambio climático para los periodos 2020, 2050 y 2080, con base en los escenarios A2 y B1.

Evaluar las afectaciones a la distribución de las diferentes especies del complejo, cuantificando el cambio en el tamaño del área como resultado del cambio climático para los tres periodos y los dos escenarios evaluados.

Determinar el tipo de afectación (i.e. fragmentación, pérdida de área en la periferia o el centro de la distribución) y las diferencias entre especies.

Discutir brevemente los resultados obtenidos bajo una perspectiva social y con un enfoque justificado en las teorías del geosistema.

V. Materiales y Métodos

La realización de este trabajo consistió en dos etapas de análisis: a) selección de especies y creación de base de datos y b) modelado de la distribución actual y potencial proyectada a futuro bajo escenarios de cambio climático del IPCC (SRES A2 y B1) para los años 2020, 2050 y 2080.

Especies de estudio

A la fecha la taxonomía de las especies del complejo *Peromyscus mexicanus* no ha sido totalmente resuelta. Recientemente, Pérez-Consuegra y Vázquez-Domínguez (en revisión) reconocen, con base en secuencias de citocromo *b*, la existencia de seis linajes (clados filogenéticos genéticamente diferenciados). Estos linajes coinciden significativamente con las distribuciones alopátricas de las especies, es decir hay linajes exclusivos de alta montaña, otros de zonas bajas, de vertientes del Pacífico o del Caribe a lo largo de su distribución. Así, la selección de las especies del complejo *Peromyscus mexicanus* para la construcción de los modelos de nicho ecológico se determinó con base en los linajes de Pérez-Consuegra y Vázquez-Domínguez (en revisión). Se seleccionaron 46 registros del complejo *Peromyscus mexicanus*, los cuales representan seis linajes (*P. mexicanus*, *P. guatemalensis*, *P. phylombrius*, *P. zarhynchus*, *P. gymnotis* y *P. nicaraguensis*), con distribución diferenciada a lo largo del área de estudio (véase anexo tres). La representatividad de los registros se sustenta en que provienen de colecciones biológicas, que cuentan con el espécimen de referencia y datos georreferenciados. Con ello se garantiza la localidad y procedencia de los registros. Asimismo, se revisó cada registro para evitar sesgos dirigidos o error de ubicación (e.g. en el océano).

Las diferencias ecológicas de los seis linajes son:

Linaje *Peromyscus mexicanus*:

- Localidad y altitud: probablemente desde los 500 hasta 1700 msnm, en montañas con bosque mesófilo de mediana altitud en la Sierra Madre Oriental de México, desde Hidalgo hasta Veracruz y Oaxaca. Probablemente delimitada por el cañón del Valle de Tehuacán.
- Tipo de vegetación: bosque mesófilo de montaña de baja o mediana altitud, lluvioso.
Pendiente: pronunciada, debajo de la línea de escarcha.

- Relación con otras especies: probablemente se mantiene aislado de *P. gymnotis* por las planicies de Veracruz y del Istmo de Tehuantepec. En el centro de México, el bosque mesófilo de montaña de mayor altura está ocupado por linajes de *Peromyscus fuvvus*, aunque parece existir una zona de simpatría.

Linaje *Peromyscus guatemalensis*:

- Localidad y altitud: aproximadamente desde los 1700 hasta los 3200 msnm. Altiplano relativamente frío de la Sierra de los Cuchumatanes en Guatemala y zonas altas y medianamente húmedas de la Sierra Madre de Chiapas (El Triunfo) y Guatemala. Con precipitación alta, arriba de 1500 mm anuales, temperatura fría, arriba de la línea de escarcha y pendiente pronunciada. Los límites al centro de Guatemala no son claros ya que se le confunde con un linaje de *P. phylombrius*.
- Tipo de vegetación: bosque de hoja ancha o mesófilo de montaña en las tierras altas y frías de la Sierra Madre de Chiapas (El Triunfo) y Guatemala (San Marcos y alrededores de Quetzaltenango). Los límites al oriente no son claros.

Linaje *Peromyscus phylombrius*:

- Localidad y altitud: cerca del nivel del mar (pero con montaña) hasta aproximadamente 2500 msnm. Ocupa una región dominada por planicies y valles secos de bosque caducifolio y zonas de bosque de pino, sin embargo, sólo se le encuentra en las cimas de las montañas lluviosas de baja altitud dentro del área de distribución, con excepción de Celaque (2500 msnm): volcán Suchitán, Trifinio, Celaque, sierra de Santa Bárbara (al oeste de la Depresión Central de Honduras), hasta el cerro Cacahuatique en El Salvador.
- Tipo de vegetación: bosque de hoja ancha, siempreverde, lluvioso pero con veranos fuertes y definidos y pendiente pronunciada.

Linaje *Peromyscus zarhynchus*:

- Localidad y altitud: 1000 a 2900 msnm. Altos de Chiapas y sierra de los Cuchumatanes en Guatemala (Huehuetenango y Quiché), aunque en los Cuchumatanes se encuentra a menor altitud (1700 msnm) probablemente por exclusión con *P. guatemalensis*, que se encuentra en parapatría en las mismas montañas.

- Tipo de vegetación: bosque de hoja ancha, siempreverde, extremadamente lluvioso (probablemente hasta los 7000 mm de lluvia anual) y pendiente pronunciada.

Linaje *Peromyscus gymnotis*:

- Localidad y altitud: cerca del nivel del mar (pero con montaña) hasta los 1675 msnm. Costa sur y pie de montaña sobre el Pacífico de Chiapas y Guatemala, región de los Chimalapas en Oaxaca y las montañas bajas al norte de los Altos de Chiapas (e.g. Palenque).
- Tipo de vegetación: bosque de hoja ancha, siempreverde, lluvioso y muy lluvioso. Las montañas de baja altitud son más similares a la selva tropical lluviosa (pero en montaña), mientras que la parte alta es bosque mesófilo de montaña de baja altitud. Con precipitación alta, arriba de 1500 mm anuales y pendientes pronunciadas y por debajo de la línea de escarcha.

Linaje *Peromyscus nicaraguensis*:

- Localidad y altitud: cerca del nivel del mar (pero con montaña) hasta los 2000 msnm. Montañas al este de la Depresión Central de Honduras, sobre la vertiente del Atlántico; al norte de Honduras en montañas un poco más altas y lluviosas. Incluye también las montañas de más de 1000 msnm en la zona de Matagalpa, Nicaragua y probablemente la cadena de pequeñas colinas lluviosas hasta la frontera con Costa Rica.
- Tipo de vegetación: bosque de hoja ancha, siempreverde, muy lluvioso a pluvial. Las montañas de baja altitud son más similares a la selva tropical lluviosa (pero en montaña), mientras que la parte alta es bosque mesófilo de montaña de baja altitud y con pendiente pronunciada.

Formación de la base de datos

Se construyó una base de datos en Excel con formato .csv, integrada por puntos de colecta de especímenes resguardados en diversas colecciones biológicas: Museo de Historia Natural de la Universidad de San Carlos de Guatemala (USAC), Carnegie Museum Natural History (<http://collections.carnegiemnh.org/mammals/holotype/>), Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM y El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de las Casas, Chiapas (<http://www.ecosur.mx>).

Se realizó la verificación de las coordenadas geográficas mediante la consulta digital del Geolocalizador de Presas de México (<http://siga.conagua.gob.mx/presas/geopresas.html>) y el Catálogo de claves de entidades federativas, municipios y localidades del Instituto Nacional de Estadística y Geografía, para el caso de México:

(<http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/geoestadistica/catalogoclaves.aspx>), y el gacetero electrónico Global Gazetteer V2.2 <http://www.fallingrain.com/world> para Centroamérica.

La base de datos se convirtió al tipo de archivo .shp (vectorial) para visualizar las localidades en el SIG ArcView 3.1.

Modelado de la distribución potencial actual y proyectada a futuro bajo escenarios de cambio climático

Los modelos se construyeron a partir de dos tipos de datos básicos, los datos biológicos que están definidos por los registros de las especies y los geográficos que son típicamente representados por variables ambientales. Así, para el modelado de nicho de las especies en un espacio ecológico se utilizan los dos tipos de datos de entrada, para los diversos algoritmos de modelado. El modelo generado se proyecta en el espacio geográfico, obteniendo como resultado un mapa de distribución potencial de las especies (Martínez-Meyer, 2005).

Las variables ambientales fueron representadas utilizando las capas digitales de 19 variables bioclimáticas derivadas de valores mensuales de precipitación, temperatura máxima y mínima (Hijmans *et al.*, 2005). Dichas variables se descargaron de Worldclim <http://www.worldclim.org/download>, donde los elementos climáticos representados por estas variables se muestran en el cuadro 1.

Cuadro 1. Variables bioclimáticas (19) utilizadas en la construcción de los modelos.

Bio 1	Temperatura media anual
Bio 2	Rango de temperatura media diaria
Bio 3	Isotermalidad
Bio 4	Estacionalidad de la temperatura
Bio 5	Temperatura máxima del mes más cálido
Bio 6	Temperatura mínima del mes más frío
Bio 7	Rango de temperatura anual
Bio 8	Temperatura promedio del trimestre más lluvioso
Bio 9	Temperatura promedio del trimestre más seco
Bio 10	Temperatura promedio del trimestre más cálido
Bio 11	Temperatura promedio del trimestre más frío
Bio 12	Precipitación anual
Bio 13	Precipitación del mes más lluvioso
Bio 14	Precipitación del mes más seco
Bio 15	Estacionalidad de la precipitación
Bio 16	Precipitación del trimestre más lluvioso
Bio 17	Precipitación del trimestre más seco
Bio 18	Precipitación del trimestre más cálido
Bio 19	Precipitación del trimestre más frío

Para el modelado a futuro se descargaron las capas digitales de CGIAR Research Program on Climate Change, Agriculture and Food Security (CCAFS) <http://www.ccafs-climate.org/data>, considerando los aspectos mostrados en el cuadro 2:

Cuadro 2. Aspectos considerados para la descarga de coberturas mundiales futuras.

1	Método	Delta	Suavizado e interpolación de anomalías y regionalización dinámica
2	Escenario	SRESA2	Emisiones medias-altas
		SRESB1	Emisiones medias- bajas
3	MGC (Modelo de Circulación General)	cccma_cgcm3_1_t47	Centro Canadiense de modelización y análisis del Clima
4	Periodo	2020, 2050 y 2080	De acuerdo a la continuidad de emisiones propuesta por el IPCC
5	Variable	Bioclimática	19 parámetros
6	Resolución espacial	30" de arco	1 pixel equivale a cerca de 1km ²
7	Tipo de archivo	ASCII	Información expresada en texto plano editable por cualquier editor de textos

Esta información se guardó en siete archivos separados por periodos de tiempo, es decir datos actuales y datos para cada escenario de cambio climático (A2 y B1) en cada periodo (2020, 2050 y 2080):

1. biosactuales
2. bios2020a2
3. bios2050a2
4. bios2080a2
5. bios2020b1
6. bios2050b1
7. bios2080b1

Para definir adecuadamente el área de modelado, se consideró el área de distribución de cada especie. Dado que las áreas difieren marcadamente entre especies, fue necesario realizar cuatro máscaras (cortes) en formato 'shapefile' donde se definieron por especie o grupo de especies, como sigue:

Mexicanus (*P. mexicanus*)

Gymnotis (*P. gymnotis*)

Nicaraguensis (*P. nicaraguensis*)

Resto (*P. guatemalensis*, *P. phylombrius*, *P. zarhynchus*)

El siguiente paso consistió en seleccionar y cortar el área de interés para cada una de las capas de los siete archivos (actual y a futuro), obteniendo un total de 133 cortes en formato ráster realizados con herramientas del SIG ArcMap 9.2, por medio de los siguientes pasos:

- a) Abrir ArcMap ___ ir a Arc tool box ___ spatial analyst tools ___ extraction ___ extraction by mask.
- b) En la nueva ventana emergente dar entrada a la capa que se desea recortar extrayéndola del archivo correspondiente, seleccionar el shapefile (formato vectorial) que contiene la máscara (corte del área de interés) y adicionarlo; seleccionar la carpeta donde se guardara el recorte y nombrarlo sin espacios y sin guiones.

Los nombres de los archivos con los cortes en formato ráster quedaron como sigue:

- a) biosactualescortmas
- b) bios2020a2cortmas
- c) bios2050a2cortmas
- d) bios2080a2cortmas
- e) bios2020b1cortmas
- f) bios2050b1cortmas
- g) bios2080b1cortmas

Para utilizar estos cortes en la construcción de los modelos con el algoritmo Maxent 3.2, fue necesario cambiar el formato de los cortes ráster al formato ASC11, con las herramientas del SIG ArcMap 9.2.

Modelos de nicho ecológico

Los modelos de nicho ecológico se construyeron con el algoritmo Maxent 3.2 (*Maximum Entropy*), programa para el modelado de la distribución geográfica que se basa en el principio estadístico de máxima entropía (Phillips *et al.*, 2006). Maxent estima la probabilidad de distribución de la especie con base en análisis de máxima entropía y asocia los puntos de colecta de la especie con las capas climáticas y topográficas de entrada. Permite así generar un mapa de celdas asentado en el terreno geográfico, donde los valores de alta probabilidad asociados a una celda en particular indican la probabilidad de que dicha celda tenga las condiciones ambientales adecuadas para la especie (Urbina-Cardona y Layola, 2008).

Los modelos de nicho ecológico se basan en la identificación del conjunto de variables ambientales óptimas para la especie, para ubicar áreas en la geografía donde dichas variables estén presentes y con base en lo cual es posible construir un mapa de distribución. Idealmente, en este mapa se incluyen sitios donde se ha registrado la especie, así como áreas donde no se ha reportado, pero en donde las condiciones son viables, es por ello que se les considera mapas de distribución potencial (Calixto, 2009).

Los parámetros requeridos por Maxent 3.2 para el presente estudio se establecieron con base en trabajos publicados relacionados con el modelado de nicho ecológico (véase cuadro 4), y se utilizaron para cada corrida los parámetros del cuadro 3.

Cuadro 3. Parámetros y valores utilizados por Maxent 3.2 en la construcción de los modelos.

Parámetro	Valor
Tipo de salida	Logistic; proporciona un estimado entre 0 y 1 de probabilidad de presencia, es una aproximación a la verdadera probabilidad de presencia.
Preselección al azar	si
Porcentaje de la prueba al azar	20%
Numero de réplicas	10
Tipo de corrida	Bootstrap; remuestreo recursivo, es decir muestras replicadas del conjunto elegido mediante el muestreo con reemplazamiento.
Iteraciones	1000 (detener la formación después de esta cantidad de iteraciones de la optimización del algoritmo).
Aplicar la regla de umbral	10 percentil presencia-formación.

Con los parámetros anteriores se efectuaron corridas para cada uno de los siete escenarios; uno actual y seis de cambio climático del IPCC (SRES; Reporte Especial de Escenarios de Emisiones A2 y B1, para los años 2020, 2050 y 2080), de cada uno de los seis linajes; *P. mexicanus*, *P. gymnotis*, *P. nicaraguensis*, *P. guatemalensis*, *P. phylombrius* y *P. zarhynchus*.

Una vez que se obtuvo la totalidad de los modelos, se seleccionaron los mapas con formato de archivo _avg.asc (a partir del HTML de los resultados de cada corrida), para convertirlos a formato ráster y visualizarlos como mapas promedio con las herramientas del SIG ArcMap 9.2. Posteriormente, los mapas promedio se reclasificaron en tres cortes diferentes (0.0-0.35, 0.50 y 0.80), con herramientas de los SIG's ArcView 3.1 y ArcMap 9.2. Se realizó una nueva reclasificación basada en los valores de 'Equal training sensitivity and specificity' obtenidos de la tabla Excel de resultados de cada uno de los modelos, lo cual permitió sustituir la falta de coberturas de altitud y pendiente. Finalmente, los resultados de esta reclasificación se graficaron en Excel para observar el comportamiento actual y futuro de la distribución de cada uno de los seis linajes.

Con base en los resultados de las reclasificaciones anteriores se realizó un 'combine' general con herramientas del SIG ArcView 3.1, donde se combinaron los mapas de presencia actual de cada uno de los linajes *versus* cada uno de los mapas de las

predicciones de los seis escenarios a futuro (36 mapas). En los resultados de las combinaciones se observan además de la predicción, áreas de intersección entre la predicción actual y la potencial; es así posible también ver individualmente el número de píxeles que quedan fuera de las intersecciones.

Cuadro 4. Tabla comparativa de parámetros utilizados por autores que han publicado estudios sobre modelado de nicho y modelos de distribución de especies silvestres utilizando pocos registros.

Trabajo/autor	Algoritmo	Número registros	Umbral	Número variables	Correlación de variables	Evaluación	Observaciones
Filogeografía y modelo de nicho del grupo de especies de <i>Peromyscus maniculatus</i> (Kalvik <i>et al.</i> , 2012).	Maxent	Linajes 1-189 2-45 3-55 4-40 5---- 6-107	Formación mínima de presencia	12 WorldClim 30" de arc 1 capa de altitud SRTM	Correlación de Pearson utilizando JNPV.8.0 (SAS)		Eliminaron filogrupos de 5 localidades
Predicción de la distribución de especies con pocos datos de ocurrencia. Un caso de prueba utilizando <i>Geckos</i> crípticos. (Pearson <i>et al.</i> , 2007)	Maxent Garp	<i>Sirokae</i> 23 localidades <i>Uroplatus sameiti</i> 16 localidades	Formación mínima de presencia Valor fijo acumulado 10	11 WordlClim 4 precipitación NOAA 2 topográficas HYDRO 1K		Uso de jackknife para probar el rendimiento predictivo	
El efecto del tamaño de la muestra y características de las especies en el desempeño de los diferentes métodos de	Bioclim Domain Garp Maxent con el mejor	Conjuntos de datos (5,10,25, 50,75 y 100 localidades) para 18	Características cuadráticas (añaden restricciones a la distribución de	8 capas de DAYMET 2 capas topográficas elevación y pendiente	Correlación de Pearson	ROC AUC Kappa	La precisión de los modelos es mayor para las especies con áreas pequeñas de distribución y

modelado de distribución de especies. (Hernández <i>et al.</i> , 2006)	desempeño	especies	probabilidad)	Usaron 10 réplicas por especie			con tolerancia ambiental limitada (pero no para todas)
Modelado de nicho ecológico con bajo número de ocurrencias. Evaluación del estado de conservación de los poco conocidos Vivérridos (Mammalia Carnivora) en dos continentes. (Papes & Gaubert <i>et al.</i> , 2007).	Maxent Garp	12 especies 1-12 1-36 2-18 2-15 3-17 3-13 4-18 4-24 5-9 5-9 6-13 6-23	Usaron sólo el lineal Con N>10 usaron características cuadráticas	19 Hijmans (1950-2000) 2.5' de arc aprox. 4.5 km ² 1 capa de cobertura vegetal de imagen satelital		Uso de jackknife en Maxent Spatial analyst en Garp	Recomienda que cada usuario seleccione el umbral adecuado. Usaron parametrización default. Maxent presentó mayor extrapolación
Pérdida de la biodiversidad críptica asociada al cambio climático global. (Bálint <i>et al.</i> , 2011).	SDM _s GBM GLM RF GAM MARS BIOMOD CTA			9 Worldclim 2.5' de arc (5 km ²) 1 capa de altitud		AUC	

VI. Resultados

1. Distribución potencial actual

Los registros que constituyeron la base de datos de las especies del complejo *Peromyscus mexicanus* (véase anexo 2), se distribuyen en México, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua y Costa Rica (Fig. 3).

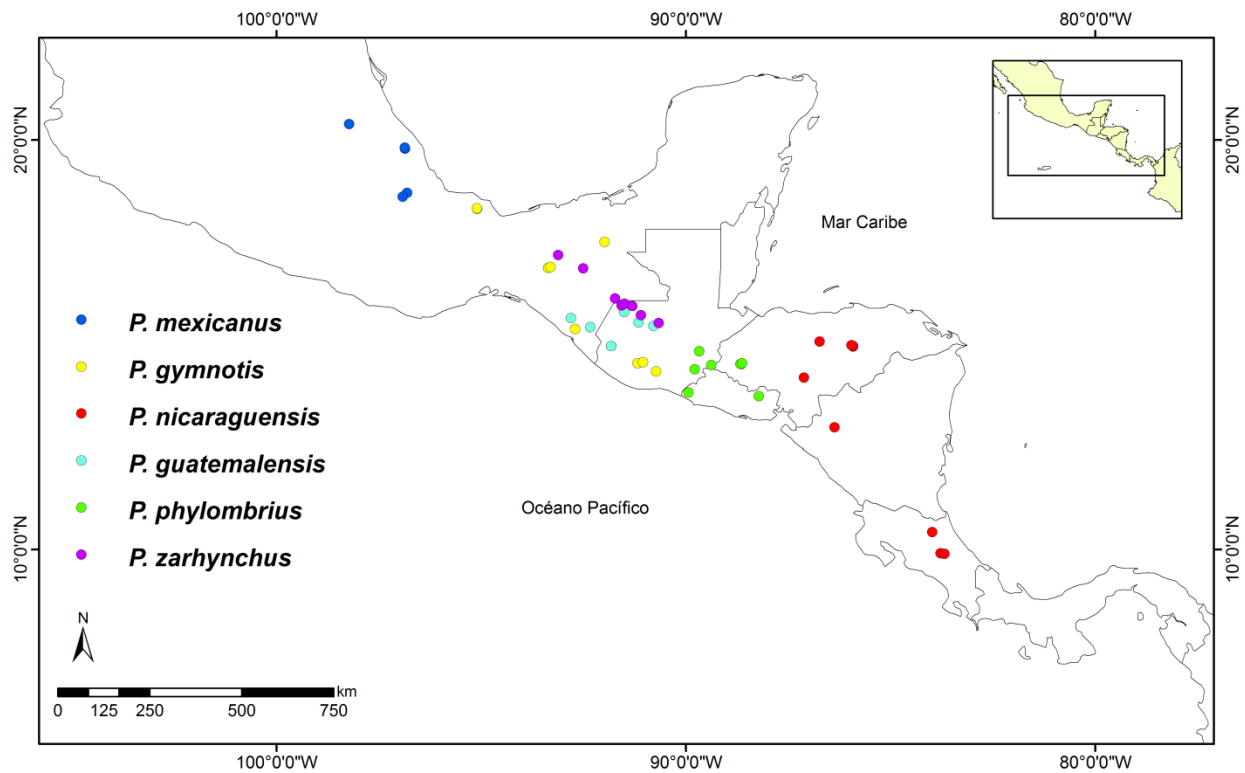


Figura 3. Mapa de localización de registros de las especies del complejo *Peromyscus mexicanus*.

Las cuatro máscaras que se definieron con base en las áreas de distribución de los diferentes linajes, y que se utilizaron para los análisis de distribución potencial, se muestran en la figura 4.

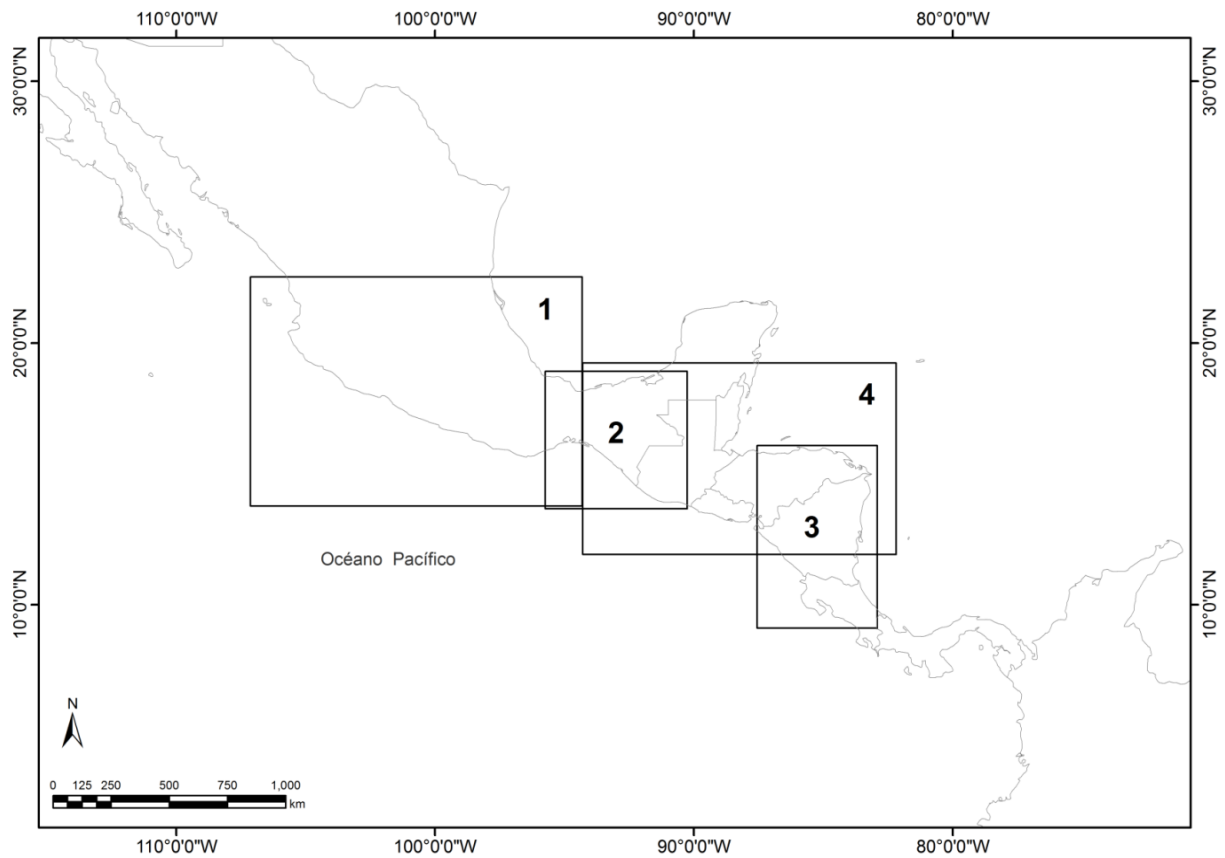


Figura 4. Mapa de cortes (máscaras) para el modelado de cada linaje del complejo *Peromyscus mexicanus*.

Los modelos de nicho ecológico, que se construyeron con el algoritmo Maxent 3.2 y se generaron a partir de los registros y variables bioclimáticas proyectados a la geografía, permitieron generar los mapas de distribución potencial actual para cada uno de los seis linajes modelados. En las figuras 5 a 10 se muestran cartográficamente estas distribuciones.

P. mexicanus

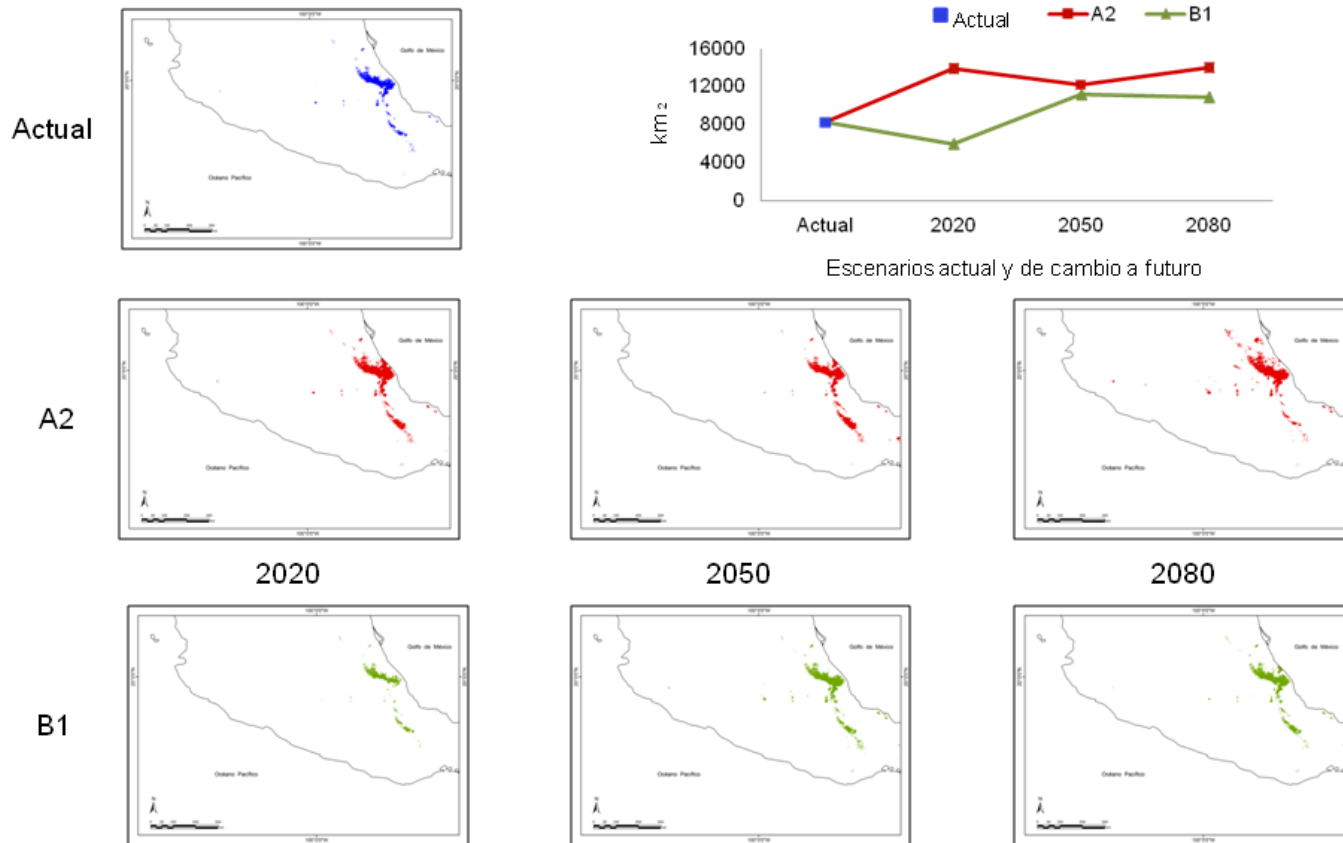


Figura 5. Distribución potencial actual y proyectada a futuro para *P. mexicanus* bajo escenarios A2 y B1 para los horizontes de tiempo 2020, 2050 y 2080 respectivamente. La gráfica muestra las áreas potenciales y sus cambios a futuro expresados en km².

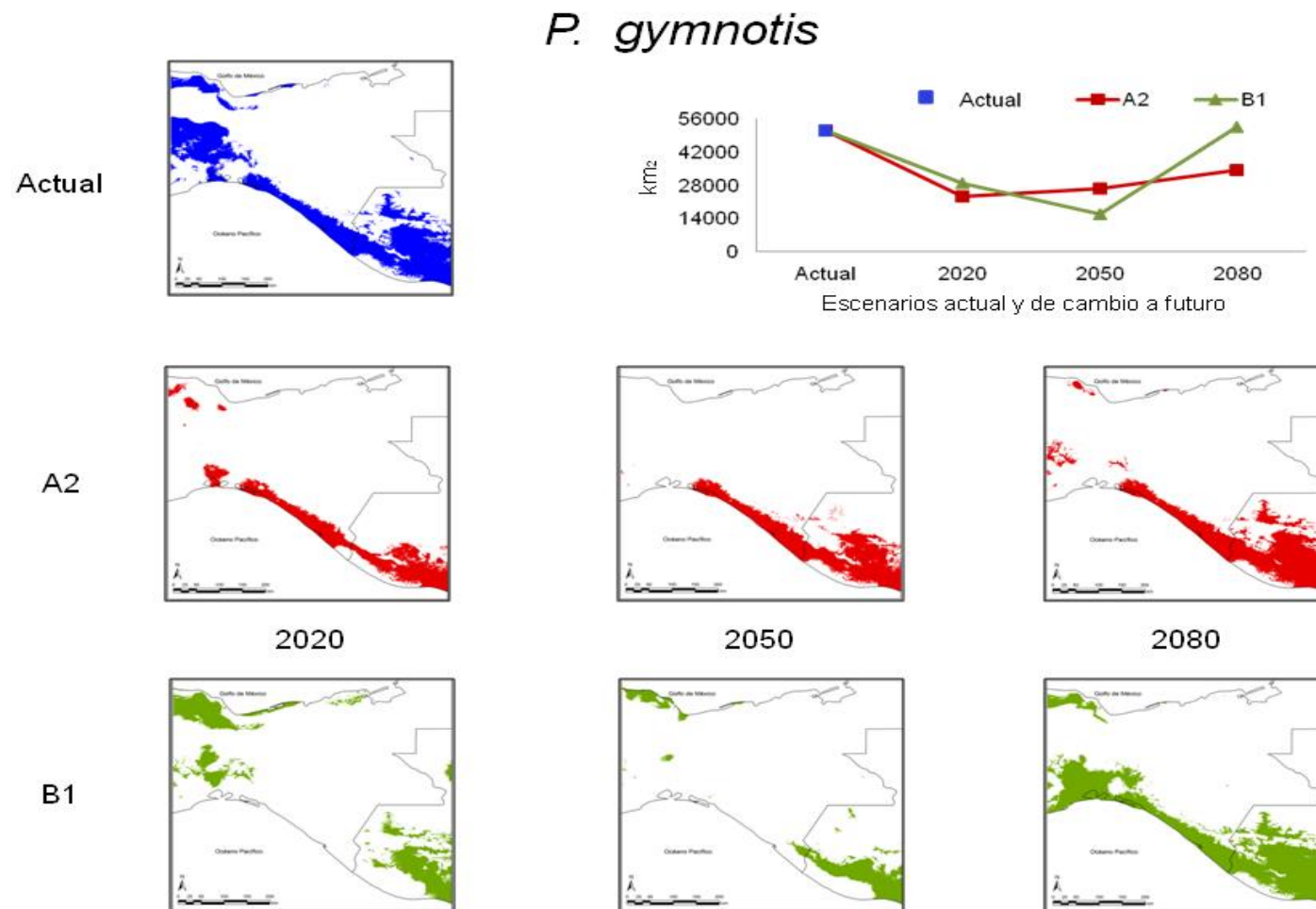


Figura 6. Distribución potencial actual y proyectada a futuro para *P. gymnotis* bajo escenarios A2 y B1 para los horizontes de tiempo 2020, 2050 y 2080 respectivamente. La gráfica muestra las áreas potenciales y sus cambios a futuro expresados en km².

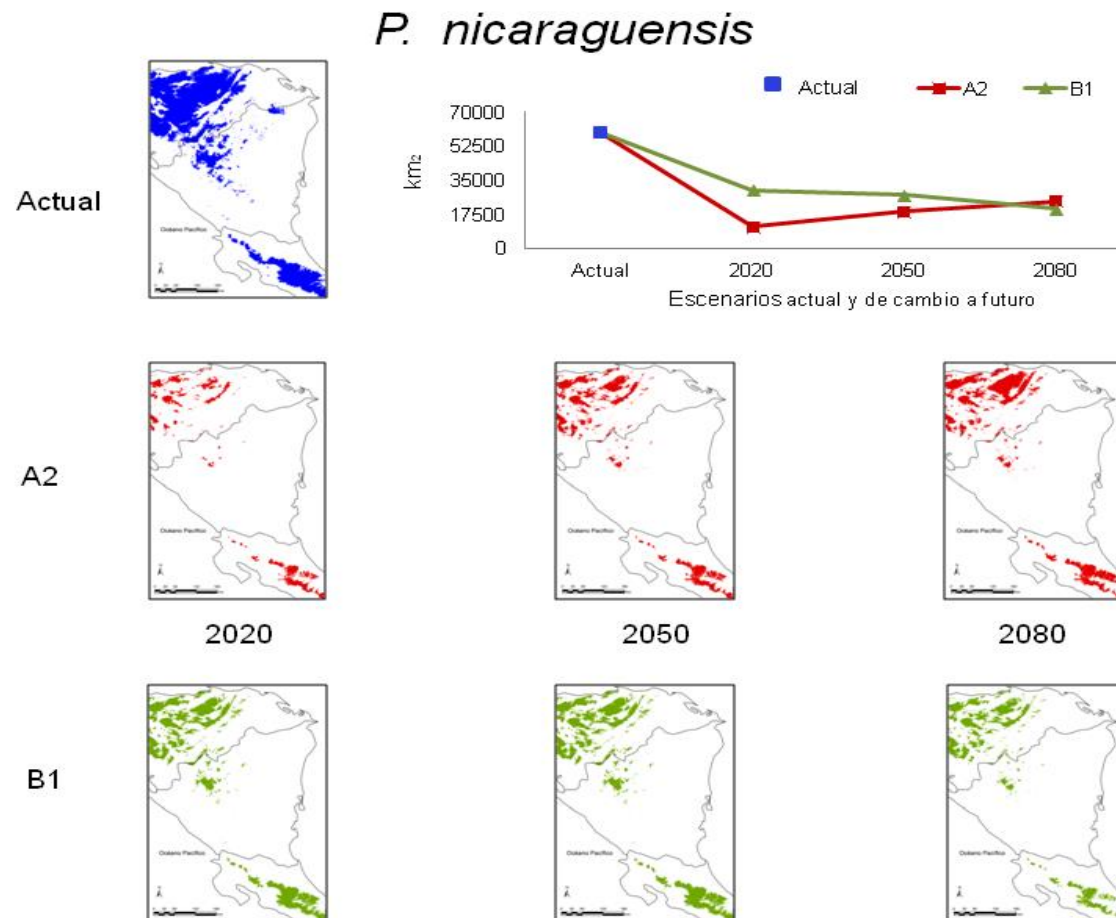


Figura 7. Distribución potencial actual y proyectada a futuro para *P. nicaraguensis* bajo escenarios A2 y B1 para los horizontes de tiempo 2020, 2050 y 2080 respectivamente. La gráfica muestra las áreas potenciales y sus cambios a futuro expresados en km².

P. guatemalensis

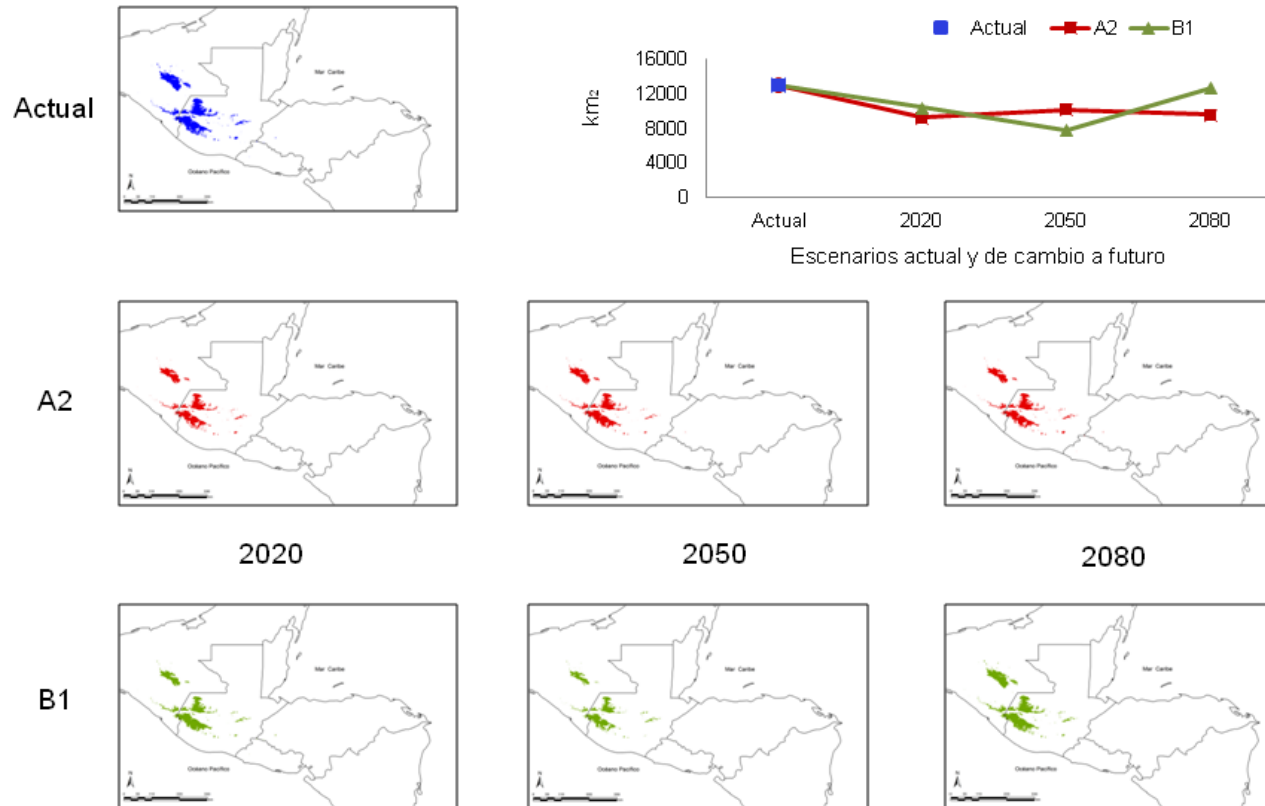


Figura 8. Distribución potencial actual y proyectada a futuro para *P. guatemalensis* bajo escenarios A2 y B1 para los horizontes de tiempo 2020, 2050 y 2080 respectivamente. La gráfica muestra las áreas potenciales y sus cambios a futuro expresados en km².

P. phylombrius

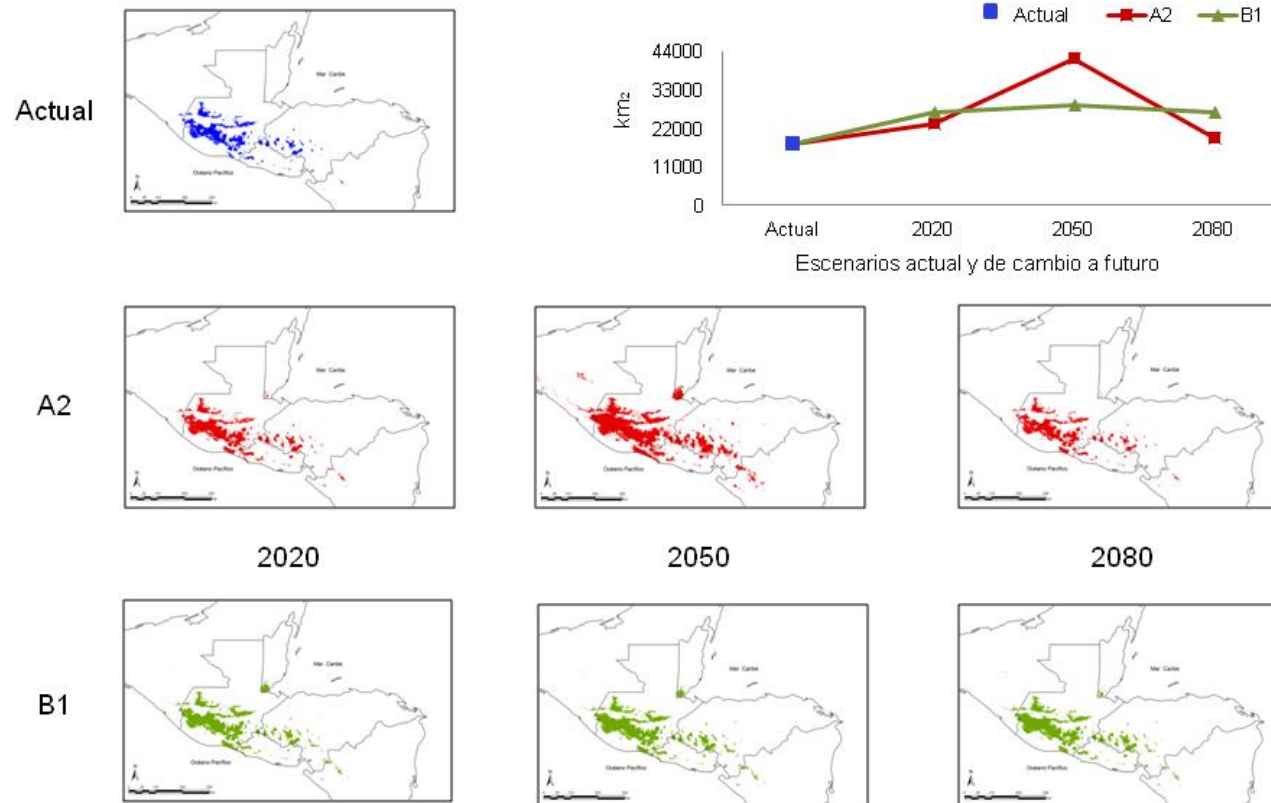


Figura 9. Distribución potencial actual y proyectada a futuro para *P. phylombrius* bajo escenarios A2 y B1 para los horizontes de tiempo 2020, 2050 y 2080 respectivamente. La gráfica muestra las áreas potenciales y sus cambios a futuro expresados en km².

P. zarhynchus

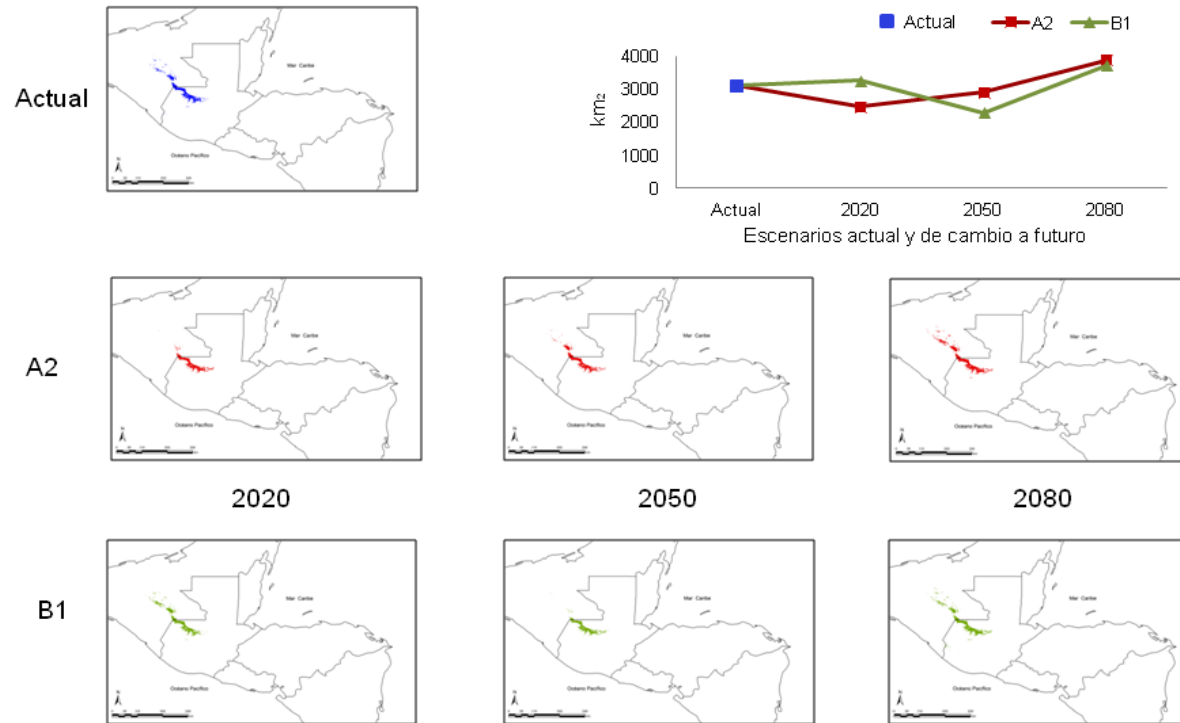


Figura 10. Distribución potencial actual y proyectada a futuro para *P. zarhynchus* bajo escenarios A2 y B1 para los horizontes de tiempo 2020, 2050 y 2080 respectivamente. La gráfica muestra las áreas potenciales y sus cambios a futuro expresados en km².

Con los resultados del modelado se identificaron 177,795 píxeles (152,454 km²) como área de distribución potencial actual total (todos los linajes del complejo), con valores desde 3,609 hasta 69,414 píxeles, dependiendo del linaje del que se trata y de su distribución geográfica (Cuadro 5).

El tamaño del píxel (926m x 926m), aspecto básico para la descarga de coberturas digitales, está ligado directamente a la resolución espacial (30" de arco) de las coberturas digitales utilizadas para el modelado de los escenarios, por lo tanto, su equivalencia en km² es el resultado de multiplicar el tamaño del píxel (857,476 m²) por el número de píxeles y recorrer el punto decimal de acuerdo con el número de dígitos de cada cifra a convertir. Los resultados de áreas potenciales actuales y proyectadas a futuro que integran los cuadros 5 y 6 se obtuvieron en píxeles y se convirtieron a km² con el procedimiento antes mencionado. En la explicación de resultados de cuadros y gráficas solo se utilizan km² como unidad de medida.

Cuadro 5. Áreas potenciales actuales (en píxeles y en km²) obtenidas con Maxent para cada linaje.

Linaje		<i>P. mexicanus</i>	<i>P. gymnotis</i>	<i>P. nicaraguensis</i>	<i>P. guatemalensis</i>	<i>P. phylombrius</i>	<i>P. zarhynchus</i>
Área Total	Píxeles	9,617	59,550	69,414	15,065	20,540	3,609
	km ²	8,246	51,063	59,521	12,918	17,613	3,095

2. Distribución potencial proyectada a futuro

Se identificaron con Maxent seis áreas por linaje de distribución potencial proyectadas a futuro bajo escenarios de cambio climático del IPCC, correspondientes a cada uno de los escenarios modelados para cada linaje del complejo *P. mexicanus*, con valores desde 2,665 hasta 61,423 píxeles, dependiendo de la distribución geográfica de cada linaje (Cuadro 6).

Cuadro 6. Áreas potenciales a futuro (en pixeles y en km²) de cada escenario modelado para cada linaje del complejo *Peromyscus mexicanus* obtenidas con Maxent 3.2.

Linaje		Escenario A2			Escenario B1		
		2020	2050	2080	2020	2050	2080
<i>P. mexicanus</i>	Pixeles	16,171	14,210	16,309	6,937	13,064	12,715
	km ²	13,866	12,185	13,985	5,948	11,202	10,903
<i>P. gymnotis</i>	Pixeles	27,214	30,976	40,016	33,437	18,426	61,423
	km ²	23,335	26,561	34,312	28,671	15,800	52,669
<i>P. nicaraguensis</i>	Pixeles	13,184	22,235	28,404	34,910	32,187	23,690
	km ²	11,305	19,066	24,356	29,934	27,599	20,314
<i>P. guatemalensis</i>	Pixeles	10,681	11,728	11,054	12,035	8,977	14,760
	km ²	9,159	10,056	9,479	10,320	7,698	12,656
<i>P. phylombrius</i>	Pixeles	37,361	48,861	22,529	30,995	33,363	31,243
	km ²	23,461	41,897	19,318	26,577	28,608	26,790
<i>P. zarhynchus</i>	Pixeles	2,884	3,394	4,513	3,812	2,665	4,332
	km ²	2,473	2,910	3,870	3,269	2,285	3,715

Con los resultados anteriores se elaboraron gráficas para comparar los resultados de las distribuciones potenciales actuales *versus* las proyecciones potenciales futuras (véanse figuras 5 a 10). Con ello se determinó el comportamiento y las tendencias hacia el año 2080 para cada uno de los 42 escenarios y se estimó el cambio de pérdida o ganancia en km² de área de distribución por cada escenario modelado para cada linaje del complejo *P. mexicanus*.

Cuadro 7. Cambios potenciales del tamaño de las áreas (en km²) a futuro, en relación con la distribución actual, y porcentaje de cambio (% de pérdida o ganancia) para cada escenario de cambio climático (A2, B1) para los seis linajes del complejo *Peromyscus mexicanus*. Las cifras en negritas corresponden a las áreas que presentaron pérdida de área del linaje respectivo.

Linaje	Escenario A2							Escenario B1					
	Área actual (km ²)	2020 km ²	%	2050 km ²	%	2080 km ²	%	2020 km ²	%	2050 km ²	%	2080 km ²	%
<i>P. mexicanus</i>	8,246	5,620	68 (+)	3,939	48 (+)	5,738	70 (+)	2,298	28 (-)	2,956	36 (+)	2,656	32 (+)
<i>P. gymnotis</i>	51,063	27,728	54 (-)	24,478	48 (-)	16,750	33 (-)	22,391	44 (-)	35,263	69 (-)	1,606	3 (+)
<i>P. nicaraguensis</i>	59,521	48,216	81 (-)	40,455	68 (-)	35,165	59 (-)	29,586	50 (-)	31,921	54 (-)	39,207	66 (-)
<i>P. guatemalensis</i>	12,918	3,759	29 (-)	2,861	22 (-)	3,439	27 (-)	2,598	20 (-)	5,220	40 (-)	261	2 (-)
<i>P. phylombrius</i>	17,613	5,848	33 (+)	24,285	138 (+)	1,705	10 (+)	8,965	51(+)	10,995	62 (+)	9178	52 (+)
<i>P. zarhynchus</i>	3,095	622	20 (-)	184	6 (-)	775	25 (+)	174	6(+)	809	26 (-)	620	20(+)

VII. Discusión

La distribución potencial que se obtuvo en este trabajo para cada uno de los linajes del complejo *Peromyscus mexicanus* proporciona una representación geográfica del nicho de las especies, dado que éste está determinado por las variables ambientales más óptimas para la potencial distribución de las mismas. El modelado de la distribución por linaje bajo escenarios de cambio climático permitió identificar las tendencias de cambio del área de distribución de 6 a 66 años hacia el futuro. Asimismo, permitió determinar el tipo de cambio y su relación con el tipo de vegetación y altitud para cada linaje modelado; por ejemplo, se pudo describir si hubo cambio en el tamaño del área —incremento o decremento—, o cambio en la distribución espacial que no necesariamente implicara cambio de tamaño.

La variabilidad en los resultados respecto al tamaño de las áreas potenciales actuales y futuras para los seis linajes modelados en este trabajo, manifiestan la complejidad del grupo estudiado. Es decir, la distribución potencial obtenida muestra que las tendencias a futuro para cada uno de los linajes tienen comportamientos distintos, con áreas potenciales amplias para algunos linajes, restringidas para otros y de pérdida significativa para otros más. Cabe resaltar que si se considera el total del área proyectada en conjunto para los seis linajes, se obtuvo un incremento del 98% en cuanto al tamaño de las áreas potenciales actuales y futuras proyectadas con el escenario A2; lo anterior representa casi el doble del total de km² con relación a la proyección actual. Si consideramos el escenario B1, dicho aumento fue del 113% para las proyecciones futuras comparadas con el tamaño de áreas potenciales actuales. Lo anterior revela que un incremento en la temperatura como resultado del cambio climático incrementaría el tamaño de algunas áreas dadas las condiciones favorables en las que algunos linajes podrían distribuirse adecuadamente en las ventanas de tiempo futuras. La diferencia observada respecto al incremento del área total entre los escenarios utilizados para modelar la distribución a futuro responde al hecho de que el B1 es un poco más conservador (asume menores impactos negativos y/o más lentos) y en el A2 el impacto negativo es mayor. Así, el B1 incluye un cierto nivel de mitigación de las emisiones y de soluciones mejor localizadas, mientras que el A2 supone un rápido crecimiento demográfico y económico, unido a la introducción de tecnologías nuevas y más eficientes (IPCC, 2007; CEPAL, 2009).

Interesante también es que sí se observan áreas que disminuyen a futuro y sufren pérdida considerable de tamaño, lo cual afecta desfavorablemente a otros linajes del complejo. Así, ante la complejidad mostrada por este grupo de ratones, se describen a continuación algunas características ecológicas particulares de cada linaje, que pueden estar asociadas a los patrones de cambio observados de área de distribución entre las proyecciones actuales y futuras.

Los resultados muestran que el tamaño del área de distribución se incrementa considerablemente para dos linajes, independientemente del escenario: *P. mexicanus* (68% para 2020, 48% en 2050 y 70% al 2080) y *P. phylombrius* (desde 10 hasta más del 100% dependiendo del escenario y el periodo). Estos linajes tienen, comparativamente entre los linajes estudiados, tamaños de área actuales de pequeña (8,246 km²) a mediana (17,613 km²), por lo que no parece ser un factor que determine el patrón de cambio a futuro. Lo que distingue a estos dos linajes es que el tipo de vegetación y altitud en que se distribuyen permiten la 'migración' hacia altitudes mayores y/o la presencia en el futuro del mismo tipo de vegetación. En particular, *P. mexicanus* se distribuye de los 500 a los 1700 msnm a lo largo de la Sierra Madre Oriental de México; la proyección a futuro de su distribución sigue una direccionalidad suroriente, coincidiendo con el bosque mesófilo de montaña de baja o mediana altitud que se localiza a lo largo de dicha cadena montañosa y en partes de la Sierra de los Tuxtlas de Veracruz. *P. phylombrius* tiene una distribución que alcanza una altitud mucho mayor que la de *P. mexicanus*, desde el nivel del mar hasta los 2500 m, lo cual puede estar relacionado con que no se observe fragmentación ni pérdida de hábitat significativas ante un probable cambio climático. Aunque este linaje actualmente está mayormente distribuido en montañas en bosque perennifolio de hoja ancha y alta temperatura (veranos fuertes), el incremento de su área de distribución proyectada a futuro es posible porque puede extenderse hacia las planicies y valles secos de bosque caducifolio que dominan en su distribución actual. Cabe mencionar que el incremento para este linaje no sigue un patrón de orientación, el aumento en la proyección se observa radialmente.

En contraste, se observan tres linajes para los cuales hay disminución del área de distribución, desde valores pequeños (*P. guatemalensis*; entre 20 y 30%, escenario A2), a moderados (*P. gymnotis*; 30 a 50%) a severos (*P. nicaraguensis*; 60 a 80%). *P. guatemalensis* es el linaje que tiene la distribución más restringida de los tres linajes, en

bosques perennifolios de hoja ancha en montañas de tierras altas y frías entre los 1700 hasta 3200 msnm. Estos son dos factores clave en la ecología de este linaje, cuyas características determinan que, ante un cambio en la temperatura y precipitación a futuro, estas áreas sufrirán disminuciones de tamaño y pérdida de hábitat al no existir altitudes mayores hacia donde extenderse. Las proyecciones de los seis escenarios futuros coinciden altamente en este linaje, localizándose en las tierras altas del norte de Chiapas y en el noroeste de Guatemala. Es importante resaltar que dentro de estas proyecciones se encuentran zonas protegidas y de reserva para conservación.

Las proyecciones para *P. gymnotis* son altamente coincidentes con los tipos de vegetación que habita (bosques perennifolios de hoja ancha, selvas tropicales lluviosas de montaña, bosque mesófilo de mediana altitud y alta precipitación). La pérdida a futuro para este linaje sigue una dirección suroriente sobre la costa sur del Pacífico de Chiapas, correspondiente a la Sierra Madre del Sur, continuando hacia Guatemala. Por el contrario, las proyecciones futuras para *P. nicaraguensis* no siguen un patrón específico, y el cambio que muestra es la fragmentación de las áreas respecto a la proyección actual. Es importante resaltar que *P. gymnotis* y *P. nicaraguensis* tienen la característica en común de que se distribuyen en zonas costeras, desde el nivel del mar hasta los 1700 y 2000 m, respectivamente, y que el tipo de vegetación que ocupan es siempreverde, con precipitaciones extremas; asimismo, son los dos linajes con mayor tamaño de área potencial actual (51,063 y 59,521 km², respectivamente). Estas condiciones las hacen altamente susceptibles a la pérdida de área a futuro, pues estar circunscritas a la costa limita la posibilidad de extender su distribución, aunado al hecho de que el tipo de vegetación al que están asociadas tiene variables ambientales muy específicas dada su naturaleza de lluvia extrema. Es factible también que estos linajes ya ocupen (potencialmente) la mayor parte del área que les es adecuada ambientalmente, por lo que el resultado predice que pierdan un alto porcentaje de dicha área con el cambio climático.

Finalmente, *P. zarhynchus* es el linaje que mantiene un tamaño de área relativamente constante (o que presenta el menor porcentaje de pérdida y sólo para el 2020). Su área de distribución potencial es la más pequeña de los seis linajes (3095 km²). Es probable que el tipo de vegetación en el que se distribuye, bosques perennifolios de hoja ancha en un rango de altitud de 1000 a 2900 msnm, los niveles extremadamente altos de precipitación que puede superar los 7000 mm anuales y la presencia de otro linaje (*P.*

guatemalensis) por parapatría en la misma área, sean factores que determinan el tamaño pequeño de área de distribución de este linaje. Los cambios en el área a futuro mantienen una dirección norte-noroeste, a lo largo de las montañas del norte de Guatemala, donde se localiza la porción de área de mayor tamaño y donde potencialmente existen las mejores condiciones ambientales para su distribución. El que a pesar del cambio climático proyectado se mantengan condiciones adecuadas en las montañas para este linaje, da como resultado que la proyección de su área de distribución se mantenga relativamente igual a futuro.

Se predice que el cambio climático en los trópicos originará condiciones climáticas significativamente diferentes a las actuales (Villers y Trejo, 2004; IPCC, 2007), por lo que es difícil predecir si las especies serán capaces de adaptarse. A pesar de ser un fenómeno global, el cambio climático se manifiesta de formas muy diferentes, por lo que no es posible predecir patrones iguales para diferentes sistemas (Thomas *et al.*, 2004; García *et al.*, 2014); sin embargo, un patrón que se reconoce más o menos general es que las especies que se distribuyen en rangos altitudinales extremos (e.g. de alta montaña) tenderán a reducir su área de distribución o incluso a desaparecer, dado que les será imposible ‘migrar’ a altitudes mayores (Parmesan y Yohe, 2003). Nuestros resultados apoyan lo anterior para los linajes *P. gymnotis*, *P. nicaraguensis* y *P. guatemalensis*, los cuales presentan una mayor amenaza de pérdida de área de distribución, tanto en el escenario A2 como en el B1, por lo que tienen entonces un mayor riesgo de extinción.

Por otro lado, los resultados de este trabajo muestran que otros linajes que también ocupan ambientes de montaña no disminuyen su área de distribución. Ello apoya que igualmente se pueden esperar patrones diferentes dada la diversidad que existe en el conjunto de variables ambientales que determinan el comportamiento potencial de un área de distribución. Así, se observa que bajo los escenarios modelados en este trabajo, el cambio de clima muestra una oportunidad para la persistencia de las áreas de distribución de ciertos linajes, en particular de incremento de tamaño y cierta ‘migración’ del área de distribución para *P. mexicanus* y *P. phylombrius*, y de poco cambio para *P. zarhynchus*.

Los resultados de este trabajo permiten tener una mejor aproximación para entender las implicaciones del cambio climático sobre un complejo de roedores endémicos y con distribuciones muy particulares de tipo de vegetación y de hábitat. Los resultados

generados tienen aplicaciones prácticas y pueden ser considerados para el diseño de estrategias de conservación. Conjunten información que muestra los efectos potenciales del cambio climático sobre las áreas de distribución de los linajes del complejo *P. mexicanus*, que puede servir de base para el diseño de estrategias y la implementación de áreas de conservación y de restauración de la vegetación natural. Es importante tener en cuenta que las actividades antrópicas representan un componente del geosistema, por lo tanto, al recomendar el diseño de estrategias de conservación y restauración de áreas de distribución de especies, debe considerarse también el espacio geográfico como una construcción social en donde se llevan a cabo actividades humanas, las que se relacionan directamente con el potencial ecológico y su extracción, y cuyos efectos impactan a la distribución de las especies. Debe considerarse asimismo que la disminución y desaparición de especies debida a la perturbación ejercida sobre el medio por las actividades humanas constituye uno de los conflictos ambientales más graves que debe enfrentar actualmente la humanidad (Wilson, 1988; May *et al.*, 1995).

VIII. Reflexiones finales

Este análisis muestra los posibles efectos del cambio climático en la distribución de seis linajes del complejo de roedores *P. mexicanus*. Es esencial considerar que en este trabajo no se consideró el uso de suelo en la región de estudio, dado que no se cuenta con información completa actual ni tampoco con proyecciones de cambio de uso de suelo a futuro, que permitieran tener un panorama de cómo será la modificación y transformación del hábitat a corto y largo plazo. Es altamente probable que en muchos casos las áreas donde nuestros resultados predicen que los linajes se podrían distribuir tanto actualmente como en el futuro, en realidad pueden ya ser áreas transformadas, donde ya no existe vegetación o donde las condiciones serán inviables como resultado de transformación del hábitat en el futuro. Por ello, el cambio del área de distribución para los linajes que se predice disminuirán el tamaño de su área puede en realidad ser todavía más grave; y aún para aquellos que se predice un incremento, éste puede ser menor si, por cambio de uso de suelo, dejan de existir las condiciones ambientales adecuadas.

Es importante también considerar que los tipos de vegetación donde se distribuyen los linajes de este complejo son ecosistemas fuertemente amenazados por el aumento de la temperatura como resultado del cambio climático. Además, éstos sufren fuertes

presiones por factores antropogénicos y altas tasas de deforestación, lo que se traducirá en reducciones cada vez más significativas en sus áreas de distribución. México presenta uno de los índices más altos de deforestación en Latinoamérica, lo que puede llevar a una pérdida de la mayor parte de la vegetación natural en pocas décadas (Challenger, 1998; FAO, 2001). Todos estos factores aumentan el riesgo de pérdida de hábitat y de extinción, lo que además pueden tener como consecuencia una disminución de la variabilidad genética, reduciendo la capacidad de los individuos para responder a cambios ambientales y su potencial de migración (Vázquez-Domínguez y Vega, 2006; Ballesteros-Barrera, 2008). El cambio climático representa una amenaza de grandes dimensiones para la biodiversidad. En el ejemplo particular de este trabajo, la posible migración de los linajes dependerá, además de los aspectos ya mencionados, de su capacidad de adaptación y de su potencial evolutivo.

Las áreas identificadas en este estudio como climáticamente viables para los linajes del complejo *P. mexicanus* en el futuro y que en la actualidad no cuentan con vegetación natural, representan probablemente áreas donde existe perturbación por efecto de actividades antrópicas, cuyos resultados se traducen en impactos adversos como la deforestación. Estas áreas son potenciales para llevar a cabo acciones de restauración, para que a futuro representen zonas de hábitat potencial para estos linajes (Sánchez-Cordero *et al.*, 2005) y, sin duda, para muchos otros taxa. Estas áreas viables también pueden ser utilizadas como una guía para planear visitas de campo y colectas que permitan identificar nuevos sitios ambientalmente viables, en particular donde los linajes no han sido reportados.

Este estudio pone de manifiesto la cada vez más urgente necesidad de implementar programas a corto, mediano y largo plazo para controlar las actividades humanas que ponen en riesgo a la biodiversidad. La disminución de las emisiones de gases de efecto invernadero y el aumento de reservas naturales y áreas protegidas, son medidas que pueden ayudar a atenuar los efectos del cambio climático. Aunque las dimensiones individuales de cambio pueden ser críticas para especies en particular, cada una de éstas proporciona sólo un aspecto de los muchos retos climáticos que enfrentamos. Es indudable que cuanto más entendamos las implicaciones del cambio climático, mejores estrategias podremos diseñar para preservar la biodiversidad.

Lo que hace importante a la Geografía en cuanto al estudio de la naturaleza y el ambiente, a diferencia de otras disciplinas, es que en principio, los geógrafos investigan un rango amplio e inusual de fenómenos incluidos en los tres significados del término naturaleza (el mundo no humano, la esencia de algo [naturaleza corporal y mental] y una fuerza inherente); y segundo, porque utilizan más de un paradigma cuando investigan sobre la naturaleza (desde lo físico, ambiental y humano) (Jiménez, 2009).

Para que el objetivo de la conservación se cumpla, no basta con asignar superficies mediante decreto gubernamental o por decisión privada y con ello resguardar sólo los componentes físicos y biológicos de dichos entornos, sino que se debe reconocer con igual importancia que en estos espacios existen sociedades que se han desarrollado en esos sitios, que llevan a cabo actividades productivas y que demuestran su saber para conservar sus tierras y sus recursos. Tanto el espacio como la naturaleza son productos históricos derivados de las relaciones sociales que inducen sus habitantes, por lo tanto no puede ni debe pensarse en una naturaleza intocada e intocable, alejada del sujeto social (Jiménez, 2009).

IX. Referencias bibliográficas

- Albert, T.M. 1988. Knowledge-Based Geographic Information Systems (KBGIS): New Analytic and Data Management Tools. *Mathematical Geology* 20: 1021-1035.
- Allouche, O., O. Steinitz, D. Rotem, A. Rosenfeld y R. Kadmon. 2008. Incorporating distance constraints into species distribution models. *Journal of Applied Ecology* 45: 599-609.
- Álvarez, T., P. Domínguez y J. A. Cabrales. 1984. Mamíferos de la Angostura, región central de Chiapas, México. *Instituto Nacional de Antropología e Historia* 24: 1-89.
- Anderson, R. P., M. Gómez-Laverde y T. Peterson. 2002. Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: insights from predictive models. *Global Ecology and Biogeography* 11: 131-141.
- Araújo, B M. y M. New. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 42-47.
- Aronoff, S. 1989. Geographic Information Systems: A Management Approach. WDL Publications, Ottawa, Canadá.

- Bálint, M., S. Domisch, C.H.M. Engelhardt, P. Haase, S. Lehrian, J. Sauer y C. Nowak, C. 2011. Cryptic biodiversity loss linked to global climate change. *Nature Climate Change* 1: 313-318.
- Ballesteros-Barrera C., E. Martínez-Meyer, H. Gadsden. 2007. Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution on two microendemic Lizards, genus *Uma*, of Northern Mexico. *Journal of Herpetology* 41: 733-740.
- Ballesteros-Barrera, C. 2008. Efecto del cambio climático global en la distribución de especies del desierto chihuahuense. Tesis de doctorado. Instituto de Biología. UNAM.
- Beruchashvili, N. y G. Bertrand. 2007. El geosistema o sistema territorial natural Pp. 97-137. En: Geografía del Medio Ambiente: El sistema GTP: Geosistema, Territorio y Paisaje. Universidad de Granada. España.
- Bradley, B.A. y E. Fleishman. 2008. Can remote sensing of land cover improve species distribution modelling? *Journal of Biogeography* 35: 1158-1159.
- Brook, B., R. Akçakaya, D. Keith, G. Mace, R.G. Pearson, et al. 2009. Integrating bioclimate with population models to improve forecasts of species extinctions under climate change. *Biology Letters* 5: 723-725.
- Brotons, L., S. Herrando y M. Pla. 2007. Updating bird species distribution at large spatial scales: applications of habitat modelling to data from long-term monitoring programs. *Diversity and Distributions* 13: 276-288.
- Calixto, P. E. 2009. Dinámica de la distribución geográfica de *Oryzomys coues* y *Ototylomys phyllotis* resultado del cambio climático. Tesis de licenciatura. FES Zaragoza. UNAM.
- Cawsey, E.M., M. P. Austin y Baker, B.L. 2002. Regional vegetation mapping in Australia: a case study in the practical use of statistical modeling. *Biodiversity and Conservation* 11: 2239-2274.
- CEPAL (Comisión Económica para América Latina y el Caribe). 2009. "Cambio climático y desarrollo en América Latina y el Caribe: una reseña". Santiago de Chile. Publicación de las Naciones Unidas.
- Chase, J.M. y M. Leibold. 2003. Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches. University Chicago Press, Chicago.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad, Instituto de Biología de la UNAM y Agrupación Sierra Madre S.C., México.

- CMNUCC. 1992. Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático.
[<http://unfccc.int>].
- CONABIO. 2014. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
[<http://www.conabio.gob.mx/>]
- Coudun, C., J.C. Gegout, C. Piedallu y J.C. Rameau. 2006. Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: An illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography* 33: 1750-1763.
- Cuesta, F., M.F. Peralvo y F.T. Van Manen. 2003. Andean bear habitat use in the Oyacachi River Basin, Ecuador. *Ursus* 14: 198-209.
- Daza, J., T. Castoe y C. Parkinson. 2010. Using regional comparative phylogeographic data from snake lineages to infer historical processes in Middle America. *Ecography* 33:343-354.
- Dawson, W.D. 2005. Peromyscine biogeography, Mexican topography and Pleistocene climatology. Pp.145-156. En: Sánchez-Cordero V. y Medellín R. (Eds.) Contribuciones Mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa. Instituto de Biología, UNAM-CONABIO, México.
- Díaz-Porras, D. 2006. Origen y evolución del concepto de nicho ecológico dentro del pensamiento científico. En: El nicho ecológico y la abundancia de las especies. Tesis de maestría. Instituto de Biología. UNAM. México.
- Early, R., B. Anderson y C.D. Thomas. 2008. Using habitat distribution models to evaluate large-scale landscape priorities for spatially dynamic species. *Journal of Applied Ecology* 45: 228-238.
- Elith J, C.H. Graham, R.P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier *et al.* 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- Elmasri, R. y S. B. Navathe. 2002. Fundamentos de Sistemas de bases de datos. Addison Wesley. Boston.
- Engler, R. y A. Guisan. 2009. MigClim: Predicting plant distribution and dispersal in a changing climate. *Diversity and Distributions* 15: 590-601.
- Escalante, A., C. Lakshmi y M. J. Solares. 2013. El cambio climático, un gran reto de sostenibilidad en: OIKOS, Publicación del Instituto de Ecología, UNAM. México. Disponible en: web.ecologia.unam.mx
- Escalante, T., D. Espinosa-Organista, J. J. Morrone y J. Llorente. 2003. De las bases de datos a los atlas biogeográficos. *Ciencia* 54: 71-76.

- FAO (Organization for Food and Agriculture of the United Nations).2001. Global forest resources assessment ISSN 0258-6150, FAO Forestry Paper 140. Electronically published on the internet, URL:<http://www.fao.org/forestry/fo/fra/index.jsp>.
- Felicísimo, A.M., A. Gómez y J. Muñoz .2005. Potencial distribution of forest species in dehesas of Extremadura (Spain). En: Sustainability of agrosilvopastoral systems-dehesa. Schnabel, S. y A. Ferreira (Eds). *GeoEcology* 37: 231- 246.
- Fernández-Eguiarte, A., R. Romero-Centeno y J. Zavala-Hidalgo. 2008. El Atlas Climático Digital de México. Reunión Anual.
- Ferrier, S. y A. Guisan. 2006. Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology* 43: 393-404.
- Flores, O. e I. Goyenechea. 2001. A comparison of hypotheses of historical biogeography for México and Central America, or in search of the lost pattern. Pp. 171-181. En: J. Jhonson, R. Webb y O. Flores Villela (Eds.). Mesoamerican herpetology: systematics, zoogeography, and conservation. The University of Texas at El Paso, EUA.
- Franklin, K. 1995 Predictive vegetation mapping: Geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography* 19: 474-499.
- Gaffney, P. M. 1975. Roots of the niche concept. *American Naturalist* 109: 490.
- García, R. A., M. Cabeza, C. Rahbek, y M.B. Araújo. 2014. Multiple Dimensions of Climate Change and Their Implications for Biodiversity. *Science* 344: 6183.
- Graham, M.H. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84: 2809-2815.
- Graham, C.H. y R.J. Hijmans. 2006. A comparison of methods for mapping species ranges and species richness. *Global Ecology and Biogeography* 15: 578-587.
- Guisan, A., J.P.Theurillat y F. Kienast. 1998. Predicting the potential distribution of plant species in an alpine environment. *Journal of Vegetation Science* 9: 65-74.
- Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.
- Guisan, A. y N.E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Gutiérrez-García, T. A. y E. Vázquez-Domínguez. 2011. Comparative phylogeography: designing studies while surviving the process. *BioScience* 61: 857-868.

- Gutiérrez-García, T.A. y E. Vázquez-Domínguez. 2012. Biogeographically dynamic genetic structure bridging two continents in the monotypic Central American rodent, *Otodylomys phyllotis*. *Biological Journal of the Linnean Society* 107: 593-610.
- Gutiérrez-García, T.A. y E. Vázquez-Domínguez. 2013. Consensus between genes and stones in the biogeographic and evolutionary history of Central America. *Quaternary Research* 79: 311-324.
- Hafner, M. 2006. Colecciones mastozoológicas de México. (C. Lorenzo, E. Espinoza, M. Briones y F. Cervantes editores) Instituto de Biología, UNAM/Asociación Mexicana de Mastozoología, AC. Pp. 11.
- Hampe, A. 2004. Bioclimate envelope models: What they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography* 13: 469-471.
- Heikkinen, R.K., M. Luoto, R. Virkkala, R.G. Pearson y J.H. Körber. 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography* 16: 754-763.
- Hernández, P. A., I. Franke, S.K. Herzog, V. Pacheco, L. Paniagua, H.L. Quintana y B.E. Young. 2006. Predicting species distributions in poorly-studied landscapes. *Biodiversity and Conservation* 17: 1353-1366.
- Hijmans R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones, A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Howell, N. 1989. Evolutionary conservation of protein regions in the protonmotive cytochrome b and their possible roles in redox catalysis. *Journal of Molecular Evolution* 29: 157-169.
- Houghton, J.T., B.A. Callander y S.K. Varney (Eds.). 1992. Climate Change 1992. The Supplementary report to the IPCC scientific assessment, WMO, UNEP, IPCC Cambridge University Press, Pp. 16.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium En: *Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Hutchinson, G.E. 1978. What is a niche? En: An introduction to population ecology. Yale University Press. Pp. 152-212.
- IPCC. 1997. Introducción a los modelos climáticos simples utilizados en el Segundo Informe de Evaluación del IPCC. Grupo Intergubernamental de Expertos sobre Cambio Climático. Disponible en: <<http://www.ipcc.ch>>

- IPCC. 2007. Climate Change 2007 –The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge University Press. Disponible en: <<http://www.ipcc.ch>>
- IPCC. 2007. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático [Equipo de redacción principal: Pachauri, R.K. y A. Reisinger. (directores de la publicación)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 104 págs.
- Jayat, J.P. y S. Pacheco. 2006. Distribución de *Necromys lactens* y *Phyllotis osilae* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) en el noroeste argentino: modelos predictivos basados en el concepto de nicho ecológico. *Mastozoología Neotropical* 13: 69-88.
- Jiménez, O. J. 2009. Geografía y conservación ambiental. Análisis de la construcción de espacios protegidos en el contexto del discurso ambiental global. Tesis de doctorado. Facultad de Filosofía y Letras. UNAM.
- Kadmon, R., O. Farber y A. Danin. 2004. Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. *Ecological Applications* 14: 401-413.
- Kalkvik, H. M., I.J. Stout, T. J. Doonan y C.L. Parkinson. 2012. Investigating niche and lineage diversification in widely distributed taxa: phylogeography and ecological niche modeling of the *Peromyscus maniculatus* species group. *Ecography* 35: 54-64.
- Kearney M. y W. Porter. 2009. Mechanistic niche modelling: Combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12: 334-350.
- Knutti, R. y J. Seadláček. 2013. Robustness and uncertainties in the new CMIP5 climate model projections. *Nature Climate Change*. 3: 369-373.
- Koleff, P. 1997. Introducción a las bases de datos en la biología comparada contemporánea. Publicaciones Docentes del Museo de Zoología. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Lackey, J.A. 1976. Reproduction, growth and development in the Yucatan deer mice, *Peromyscus yucatanicus*. *Journal of Mammalogy* 57: 638-655.
- Leathwick, J.R. 2002. Intra-generic competition among *Nothofagus* in New Zealand's primary indigenous forests. *Biodiversity and Conservation* 11: 2177-2187.
- López, J. 2005. Sistemas de información geográfica en estudios de geomorfología ambiental y recursos naturales. Facultad de Filosofía y Letras. UNAM. Pp. 14-18.
- Loisselle, B., C.A. Howell, C.H. Graham, J.M. Goerck, T. Brooks et al. 2003. Avoiding pitfalls of using species distributions models in conservation planning. *Conservation Biology* 17: 1591-1600.

- Magaña, V., C. Conde, O. Sánchez y C. Gay. 2000. Evaluación de escenarios regionales de clima actual y de cambio climático futuro para México. Pp.15-21 En: México: una visión hacia el siglo XXI. El cambio climático en México (Carlos Gay compilador). Instituto Nacional de Ecología/UNAM.
- Magaña, V.O. 2004. El cambio climático global: comprender el problema. En: Cambio climático: una visión desde México. (J. Martínez, A. Fernández Bermauntz compiladores). Pp. 18-27. Instituto Nacional de Ecología, México.
- Marmion, M., M. Parviainen, M Luoto, R.K. Heikkinen y W. Thuiller. 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 15: 59-69.
- Martínez-Meyer, E. 2005. Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions. *Biodiversity Informatics* 2: 42-55.
- Mateo, R.G., A.M. Felicísimo y J. Muñoz. 2010. Effects of the number of presences on the reliability and stability of MARS species distribution models: The importance of regional niche variation and ecological heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* 21: 908-922.
- Mateo, R.G. 2008. Modelos predictivos de riqueza de diversidad vegetal. Comparación y optimización de métodos de modelado ecológico. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid, España.
- Mateo, R.G., A.M. Felicísimo y J. Muñoz. 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural* 84:217-240.
- McGuffie, K. y Henderson-Sellers A. 2005. A Climate Modelling Primer. Third Edition. John Wiley & Sons. Ltd., Reino Unido.
- May, R.M., J.H. Lawton y N.E. Stork. 1995. Assessing extinction rates. Pp. 1-24. En: *Extinction rates* Lawton, J. H. y May, R.M. (eds.), Oxford University Press, Oxford.
- Morrone, J. J. y T. Escalante. 2009. Diccionario de Biogeografía. Facultad de Ciencias UNAM. México.
- Muñoz, J., y A.M. Felicísimo. 2004. A comparison between some statistical methods commonly used in predictive modeling. *Journal of Vegetation Science* 15: 285-292.
- Musser, G. y M. Carleton. 2005. Superfamily Muroidea. Pp. 894 -1531. En D. Wilson y D. Reeder (Eds.). *Mammal Species of the World, a taxonomic and geographic reference*. Volume 2, 3a. Edición. The John Hopkins University Press, Baltimore, EUA.
- O'Brien, E.M., 2006. Biological relativity to water-energy dynamics. *Journal of Biogeography* 33: 1868–1888.

- Ochoa-Ochoa, L.M., P. Rodríguez, F. Mora, O. Flores-Villela y R.J. Whittaker. 2012. Climate change and amphibian diversity in México. *Biological Conservation* 150: 94-102.
- Olivieri, S. T., J. Harrison y J. R. Busby. 1995. Data and information management and communication. En: *Global Biodiversity Assessment* (V. H. Heywood, Ed.). Pp. 611-670. Cambridge University Press, Cambridge.
- Osborne, P.E. y S. Suárez-Seoane. 2002. Should data be partitioned spatially before building large-scale distribution models? *Ecological Modelling* 157: 249-259.
- Pahari, K. y S. Murai .1999. Modelling for prediction of global deforestation based on the growth of human population. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 54: 317-324.
- Papes, M. y P. Gaubert. 2007. Modelling ecological niches from low numbers of occurrences: Assessment of the conservation status of poorly known viverrids (Mammalia, Carnivora) across two continents. *Diversity and Distributions* 13: 890-902.
- Parmesan C., G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:3 7-42.
- Parra-Olea, G., E. Martínez-Meyer y G. Pérez-Ponce de León. 2005. Forecasting climate change effects on Salamander distribution in highlands of Central Mexico. *Biotropica* 37: 202-208.
- Pearson, R.G. y T.P. Dawson. 2003. Predecing the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361-371.
- Pearson, R.G. y T.P. Dawson. 2004. Bioclimate envelope models: What they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography* 13: 469-476.
- Pearson, R.G., W. Thuiller, M.B. Araújo, E. Martinez-Meyer y L. Brotons. 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* 33: 1704- 1711.
- Pearson, R.G., C. Raxworthy, M. Nakamura y A.T. Peterson. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102–117.
- Pérez-Consuegra, S.G. y E. Vázquez-Domínguez. (en revisión). Mitochondrial diversification of the mountain mice of the *Peromyscus mexicanus* group in Mesoamerica: taxonomical and biogeographical implications. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*

- Peters, D. y R. Thackway. 1998. A new biogeographic regionalization for Tasmania. Technical Report NR002, Commonwealth of Australia, Parks and Wildlife Service, Hobart.
- Peterson, T.A., J. Soberón y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- Peterson, T.A., M.A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberón et al. 2002a. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416: 626-629.
- Peterson, T.A., C. Martinez-Campos, Y. Nakazawa y E. Martinez- Meyer. 2005. Time-specific ecological niche modeling predicts spatial dynamics of vector insects and human dengue cases. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 99: 647-655.
- Phillips, S.J., R.P. Anderson y R.P. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- Phillips, S.J. y M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.
- Purves, D.W., M.A. Zavala, K. Ogle, F. Prieto y J.M.R. Benayas. 2007. Environmental heterogeneity, bird-mediated directed dispersal, and oak woodland dynamics in Mediterranean Spain. *Ecological Monographs* 77: 77-97.
- Reid, F. 2006. Peterson Field Guides. Mammals of North America. Houghton Mifflin Company. Boston, Massachusetts, EUA.
- Reid, F. 2009. Mammals of Central America & Southeast México. Oxford University Press, Inc. New York, EUA.
- Richardson, D. M. y R. J. Whittaker. 2010. Conservation biogeography-foundations, concepts and challenges. *Diversity and Distributions* 16: 313-320.
- Rivera, E. y J. Amador. 2008. Predicción estacional del clima en Centroamérica mediante la reducción de escala dinámica. Parte I: Evaluación de los Modelos de Circulación General CCM3.6 y ECHAM4.5. *Revista de Matemática: Teoría y Aplicaciones* 15:131-173.
- Rodríguez A. Miriam I. 1994. Una alternativa del ordenamiento ecológico. Pp. 21-56. En: Geografía del Medio Ambiente. Volumen 24 de Ciencia y Técnicas. UAEM.
- Rodríguez-Tapia, J.G. y T. Escalante. 2006. Manejo e importancia de las bases de datos en colecciones biológicas. Pp. 127-144 En: Colecciones Mastozoológicas de México. (C.

- Lorenzo, E. Espinoza, M. Briones y F. Cervantes Editores) Instituto de Biología, UNAM/ Asociación Mexicana de Mastozoología.
- Rushton, S.P., S.J. Ormerod y G. Kerby. 2004. New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology* 41: 193-200.
- Sáez, C. G. 2009. *Caracterización de la distribución de especies de importancia biológica en el ordenamiento ecológico marino: evaluación de metodologías existentes y propuesta de agenda de investigación*. En: Ordenamiento ecológico marino. Visión integrada de la regionalización. A. Córdova, F. Rosete, G. Enríquez y B. Hernández (Compiladores). INE- SEMARNAT. México.
- Sánchez-Cordero V., V. Cirelli, M. Munguía, S. Sarkar. 2005. Place prioritization for biodiversity representation using species ecological niche modeling. *Biodiversity informatics* 2:11-23.
- Schurr F.M., G.F. Midgley, A.G. Rebelo, G. Reeves y P. Poschlod. 2007. Colonization and persistence ability explain the extent to which plant species fill their potential range. *Global Ecology and Biogeography* 16: 449-459.
- Skov, F. y F. Borchsenius. 1997. Predicting plant species distribution patterns using simple climatic parameters: A case study of Ecuadorian palms. *Ecography* 20: 347-355.
- Soberón, J., J. Llorente y H. Benitez. 1996. An International View of National Biological Surveys. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 83: 562-573.
- Soberón, J. y Peterson, A.T. 2004. Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* 359: 689-698.
- Soberón, J. y Peterson, A. T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
- Swenson, N.G. 2008. The past and future influence of geographic information systems on hybrid zone, phylogeographic and speciation research. *Journal of Evolutionary Biology* 21:421-434.
- Thomas C.D., A. Cameron, R.E. Green, M. Bakkenes, L.J. Beaumont, y C. Collingham. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145-148.
- Urbina-Cardona J.N. y R. D. Layola. 2008. Applying niche-based models to predict endangered-hybrid potential distributions: are neotropical protected areas effective enough? *Tropical Conservation Science* 4: 417-445.

- Urbina-Cardona, J. N. y O. Flores-Villela. 2010. Ecological-Niche Modeling and Prioritization of Conservation-Area Networks for Mexican Herpetofauna. *Conservation Biology* 24:1031-1041.
- Vázquez, D. 2005. Reconsiderando el nicho hutchinsoniano. *Ecología Austral* 15:149-158.
- Vázquez-Domínguez E. y R. Vega. 2006. ¿Dónde estamos y hacia dónde vamos en el conocimiento genético de los mamíferos mexicanos? Pp. 67-73 En: E. Vázquez-Domínguez y D.J. Hafner (Eds.) *Genética y mamíferos mexicanos: presente y futuro. New México Museum of Natural History and Science, Boletín 32, Albuquerque, New Mexico.*
- Vieites, D.R., K.C. Wollenberg, F. Andreone, J. Köhler, F. Glawe y M. Vences. 2009. Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 8267-8272.
- Villers L. e I. Trejo. 2004. Evaluación de la vulnerabilidad en ecosistemas forestales En: *Cambio climático: una visión desde México.* J. Martínez y A. Fernandez Bermauntz (Comp.). Instituto Nacional de Ecología, México.
- Watson, R.T., M.C. Zinyowera, R.H. Moss (Eds.). 1995. Climate change 1995. Impacts, Adaptations and mitigation of climate change: scientific - technical analyses. Contribution of Working Group II to the second assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, pp. 427-467.
- Whittaker, R.J. y R. Field. 2000. Tree species richness modelling: an approach of global applicability? *Oikos* 89, 399 - 402.
- Whittaker, R. J., M. B. Araújo, P. Jepson, R. J. Ladle, J. E. M. Watson y K. J. Willis. 2005. Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions* 11:3-23.
- Wilson E. O. 1988. The current state of biological diversity. Pp. 3-18. En: Wilson E. O. (ed.) *Biodiversity.* National Academy Press, Washington D.C.
- Zimmermann, N.E. y U. Breitenmoser. 2007. Potential distribution and population size of the Eurasian lynx *Lynx lynx* in the Jura Mountains and possible corridors to adjacent ranges. *Wildlife Biology* 13: 406-416.
- Zurell D., F. Jeltsch, C.F. Dormann y B. Schröder. 2009. Static species distribution models in dynamically changing systems: How good can predictions really be? *Ecography* 32: 733-744.

1. Glosario

Abiótico

No biótico. Perteneciente a los componentes del ambiente que no son biológicos, tales como agua, radiación solar, temperatura, minerales, etc.

Adaptación

Forma en la cual un organismo ha evolucionado hasta volverse apto en su forma de vida en términos de su comportamiento, ecología, fisiología, etc. También se refiere a las características de un organismo que mejoran sustancialmente su capacidad de sobrevivir y dejar más descendientes que las otras formas o fenotipos coexistentes.

Área de distribución geográfica

Superficie terrestre o acuática ocupada por un taxón, donde este taxón interactúa en forma no efímera con el ecosistema. El resultado de la inferencia acerca de cuál es el área de mayor probabilidad de que un determinado taxón esté presente a partir de las localidades donde ha sido recolectado o registrado. No existe una metodología estándar para dibujar las áreas de distribución geográfica, pero existen algunos criterios y métodos cuantitativos. Las áreas de distribución geográfica pueden ser clasificadas según su continuidad, como continuas, discontinuas o disyuntas. El estudio de las áreas de distribución incluye una fase descriptiva que puede incluir el análisis de la forma y posición (corología o aerografía); y otra analítica, que intenta explicar los procesos responsables de la delimitación de dichas áreas. Además de aplicarse a taxones, es posible referirse al área distribución geográfica de comunidades, biomas, faunas, floras y biotas.

Área de sumidero

Fracción del área de distribución geográfica de una especie, por lo general periférica, en la que la tasa de mortalidad rebasa la de natalidad (que con frecuencia puede ser nula).

Área de suministro

Fracción del área de distribución geográfica de una especie, en la cual las condiciones ecológicas son óptimas, por lo que la tasa de natalidad es mucho mayor que la de

mortalidad. De darse las condiciones oportunas, el área de suministro abastece otras fracciones del área.

Biogeografía

Ciencia que documenta y estudia los patrones espaciales y espacio-temporales de la biodiversidad. Su objeto de estudio es la distribución espacial de los seres vivos. Una vez que se reconocen los patrones que exhiben estas distribuciones espaciales, propone hipótesis acerca de los procesos que los generaron, y proporciona un sistema jerárquico de regionalización biótica de la superficie de la Tierra. Adicionalmente la biogeografía también propone criterios para la selección de sitios de conservación. La biogeografía es una ciencia de síntesis que incorpora datos, teorías y métodos de la ecología, la biología de poblaciones, la sistemática, la biología evolutiva y las ciencias de Tierra, entre otras. Algunos autores distinguen entre biogeografía ecológica e histórica, con base en los patrones y procesos que estudian, así como en las escalas espacio-temporales en que éstos ocurren.

Clado

Grupo monofilético o natural, es decir que incluye a todos los descendientes de un ancestro común.

Cladograma

Diagrama ramificado que especifica relaciones jerárquicas entre taxones, es decir el patrón resultante del proceso evolutivo. Los taxones terminales y los nodos internos son definidos por caracteres apomórficos compartidos o por una combinación particular de caracteres. Hay varios términos que podemos emplear para describir las partes de un cladograma: 1) raíz o nodo basal: es la base o punto de partida del cladograma; 2) nodos internos o componentes: son los puntos de ramificación del cladograma, es decir, que están conectados con dos o más nodos o taxones terminales; 3) ramas internas o internodos: son los segmentos que unen nodos internos entre sí; 4) ramas terminales: son los segmentos que unen nodos internos y taxones terminales; y 5) taxones terminales: son los taxones situados en los extremos de las ramas terminales, es decir están conectados por un solo nodo interno (o con la raíz).

Depredación

Comportamiento de animales llamados depredadores, que matan a otros animales, sus presas.

Diversidad alfa

Número de especies (riqueza) de una muestra territorial o punto. También llamada diversidad puntual. Un punto es la extensión mínima en términos de espacio y tiempo que contiene una muestra del conjunto de un ensamble funcional (o comunidad); así entonces, la diversidad alfa es el número de especies que tiene una comunidad en un punto determinado.

Endemismo

Patrón biogeográfico que se refiere a la existencia de taxones restringidos a un área determinada.

Especie

El término especie se refiere tanto a una categoría taxonómica como a una entidad biológica. Esta entidad biológica, la unidad de muchos estudios evolutivos, ha sido definida lo largo de la historia de muy diversos modos. Algunos conceptos de especie son los siguientes: (1) biológico: una especie es un grupo de poblaciones naturales, genéticamente similares, interfértiles y aisladas reproductivamente de otros grupos semejantes; (2) evolutivo: una especie es un linaje de poblaciones que evoluciono separadamente de otros linajes y que posee papeles y tendencias evolutivas propias; (3) de selección: una especie es un sistema de individuos que se mantienen como una unidad cohesiva a causa de un conjunto de presiones de la selección natural, que balancean las fuerzas desorganizadoras de las mutaciones y recombinación génica; (4) ecológico: una especie es un linaje que evoluciona separadamente de otros linajes y que posee su propio nicho ecológico; y (5) cladístico o filogenético: una especie es una muestra menor de organismos que autopetúan, la cual se detecta por uno o más caracteres apomórficos.

Filogenia

Historia evolutiva de un taxón. Se deduce a partir de un cladograma.

Parapatría

Distribución de dos o más poblaciones o taxones contiguos pero no superpuestos.

Patrón

Un patrón es una regularidad o repetición en la naturaleza que, aunque imperfecta, permite establecer comparaciones y ensayar predicciones. Los estudios biogeográficos se focalizan en descripción de patrones en la distribución geográfica de las especies y taxones superiores, y en la puesta a prueba de las hipótesis que expliquen dichos patrones. Por ejemplo, en muchos taxones se observa una disminución progresiva en el número de especies en las comunidades cuando se procede desde el ecuador hacia los polos. Este gradiente latitudinal en la riqueza de especies es quizá uno de los patrones más comúnmente observados en la naturaleza, aunque existen excepciones en algunos taxones que poseen valores máximos de riqueza de especies en latitudes intermedias. En general, los científicos investigan las relaciones entre los patrones y los procesos. En biogeografía, el primer paso es identificar los patrones y después se establecen hipótesis sobre los procesos (agentes causales) que los originaron. Puesto que la existencia de un patrón se diagnostica por recurrencia o repetición de datos independientes con respecto a una o más variables, la biogeografía intenta diagnosticar esos patrones respecto al espacio o tiempo.

Patrón de distribución

Fenómeno que representa el reconocimiento de similitudes y regularidades entre las áreas de distribución de un conjunto de organismos presentes en un área a partir de una misma época.

Proceso

Un proceso es el conjunto de las fases sucesivas de un fenómeno natural o artificial. La ocurrencia de patrones de diversidad en el espacio y en el tiempo tiene su explicación en un proceso o procesos generales. Se ha propuesto que el objetivo fundamental de la biogeografía consiste en la definición de patrones y la identificación de sus fenómenos causales, es decir, de los procesos que los originaron. El desarrollo de los procesos precede a la formación de los patrones, pero un biogeógrafo primero requiere identificar el patrón y posteriormente averigua los agentes causales que lo han configurado. Existen básicamente cuatro procesos generadores de los patrones biogeográficos: (1) abióticos a gran escala; por ejemplo, movimientos de las placas tectónicas y cambios en el nivel del

mar, en el clima y la circulación oceánica; (2) abióticos locales: incluyen perturbaciones como incendios, inundaciones, huracanes y erupciones volcánicas; (3) bióticos: procesos de adaptación, extinción y especiación; y (4) ecológicos: interacciones bióticas como depredación, competencia y dispersión.

Simpatría

Distribución de dos o más taxones en la misma localidad o área.

Taxón

Grupo de seres vivos considerados como una unidad de cualquier categoría en una clasificación. Por ejemplo, *Homo sapiens*, primates o el reino Animal. No debemos confundir un taxón con la categoría que se le asigna, es decir el rango o nivel en una clasificación jerárquica, ya que a un mismo taxón se le pueden asignar categorías diferentes, de acuerdo con el criterio del autor que lo analice. Por ejemplo, un mismo grupo de especies puede ser considerado como un género por un autor, como una tribu por otro y como una familia por un tercero.

La definición del glosario se basó en:

Morrone, J. J. y T. Escalante. 2009. Diccionario de Biogeografía. Facultad de Ciencias UNAM. México.

2. Base de datos

Núm.	Linaje	Longitud	Latitud	País	Estado/ Departamento	Municipio / localidad
1	<i>P. mexicanus</i>	-96.86064	19.792	México	Veracruz	Misantla
2	<i>P. mexicanus</i>	-96.86797	19.81439	México	Veracruz	Misantla
3	<i>P. mexicanus</i>	-98.2233	20.3911	México	Hidalgo	Tutotepec
4	<i>P. mexicanus</i>	-96.8067	18.7131	México	Veracruz	Ojo de Agua
5	<i>P. mexicanus</i>	-96.91846	18.618592	México	Veracruz	Zongolica
6	<i>P. gymnotis</i>	-90.72782	14.35605	Guatemala	Escuintla	Palín
7	<i>P. gymnotis</i>	-91.18177	14.54985	Guatemala	Sololá	Santiago Atitlán
8	<i>P. gymnotis</i>	-91.04852	14.57502	Guatemala	Chimaltenango	Pochuta
9	<i>P. gymnotis</i>	-92.70504	15.389805	México	Chiapas	Mapastepec
10	<i>P. gymnotis</i>	-91.98222	17.50917	México	Chiapas	Palenque
11	<i>P. gymnotis</i>	-93.36181	16.883403	México	Chiapas	Ocozucuaatla
12	<i>P. gymnotis</i>	-93.30413	16.90065	México	Chiapas	Berriozábal
13	<i>P. gymnotis</i>	-95.1011	18.325	México	Veracruz	Catemaco
14	<i>P. gymnotis</i>	-95.1083	18.3333	México	Veracruz	Catemaco
15	<i>P. nicaraguensis</i>	-85.91805	14.95722	Honduras	Olancho	Agalta
16	<i>P. nicaraguensis</i>	-85.91750	14.97472	Honduras	Olancho	Agalta
17	<i>P. nicaraguensis</i>	-86.73333	15.08330	Honduras	Olancho	Agalta
18	<i>P. nicaraguensis</i>	-85.95694	14.99361	Honduras	Olancho	Agalta
19	<i>P. nicaraguensis</i>	-86.37054	12.98515	Nicaragua	Estelí	Estanzuela
20	<i>P. nicaraguensis</i>	-87.11670	14.20000	Honduras	Distrito Central	La Tigra
21	<i>P. nicaraguensis</i>	-83.78000	9.91000	Costa Rica	Cartago	Capellades
22	<i>P. nicaraguensis</i>	-83.98000	10.43000	Costa Rica	Puntarenas	Puntarenas
23	<i>P. nicaraguensis</i>	-83.68330	9.90000	Costa Rica	Cartago	Turrialba
24	<i>P. guatemalensis</i>	-91.5062	15.805	Guatemala	Huehuetenango	San Mateo Ixtatán
25	<i>P. guatemalensis</i>	-90.78811	15.46208	Guatemala	Sta. Cruz del Quiché	Lajchimmel
26	<i>P. guatemalensis</i>	-91.15421	15.54765	Guatemala	Sta. Cruz del Quiché	Nebaj
27	<i>P. guatemalensis</i>	-92.3379	15.4311	México	Chiapas	Motozintla
28	<i>P. guatemalensis</i>	-91.82686	14.97361	Guatemala	San Marcos	San Marcos
29	<i>P. guatemalensis</i>	-91.8269	14.9736	Guatemala	San Marcos	San Marcos
30	<i>P. guatemalensis</i>	-92.8056	15.6553	México	Chiapas	El triunfo

31	<i>P. phylombrius</i>	-88.2167	13.75	El Salvador	Morazán	Maiguera
32	<i>P. phylombrius</i>	-88.65	14.5333	Honduras	Lempira	Celaque
33	<i>P. phylombrius</i>	-89.7812	14.4041	Guatemala	Jutiapa	Suchitán
34	<i>P. phylombrius</i>	-88.6666	14.5333	Honduras	Gracias a Dios	Celaque
35	<i>P. phylombrius</i>	-88.63	14.55	Honduras	Gracias a Dios	Celaque
36	<i>P. phylombrius</i>	-89.9379	13.8368	El Salvador	Ahuachapán	Imposible
37	<i>P. phylombrius</i>	-89.3803	14.5047	Guatemala	Chiquimula	Trifinio
38	<i>P. phylombrius</i>	-89.6722	14.8419	Guatemala	Chiquimula	Chiquimula
39	<i>P. zarhynchus</i>	-91.5706	15.9631	Guatemala	Huehuetenango	Yalambojoch
40	<i>P. zarhynchus</i>	-91.4999	16.0061	Guatemala	Sta. Cruz del Quiché	Ixcán
41	<i>P. zarhynchus</i>	-91.30717	15.94613	Guatemala	Huehuetenango	Laguna Maxbal
42	<i>P. zarhynchus</i>	-91.7269	16.1350	México	Chiapas	La Trinitaria
43	<i>P. zarhynchus</i>	-91.1000	15.7258	Guatemala	Sta. Cruz del Quiché	Xaclbal
44	<i>P. zarhynchus</i>	-90.6623	15.5363	Guatemala	Sta. Cruz del Quiché	Chicamán
45	<i>P. zarhynchus</i>	-92.5047	16.8700	México	Chiapas	Tzontehuitz
46	<i>P. zarhynchus</i>	-93.1228	17.1928	México	Chiapas	Tapalapa

3. Árbol filogenético

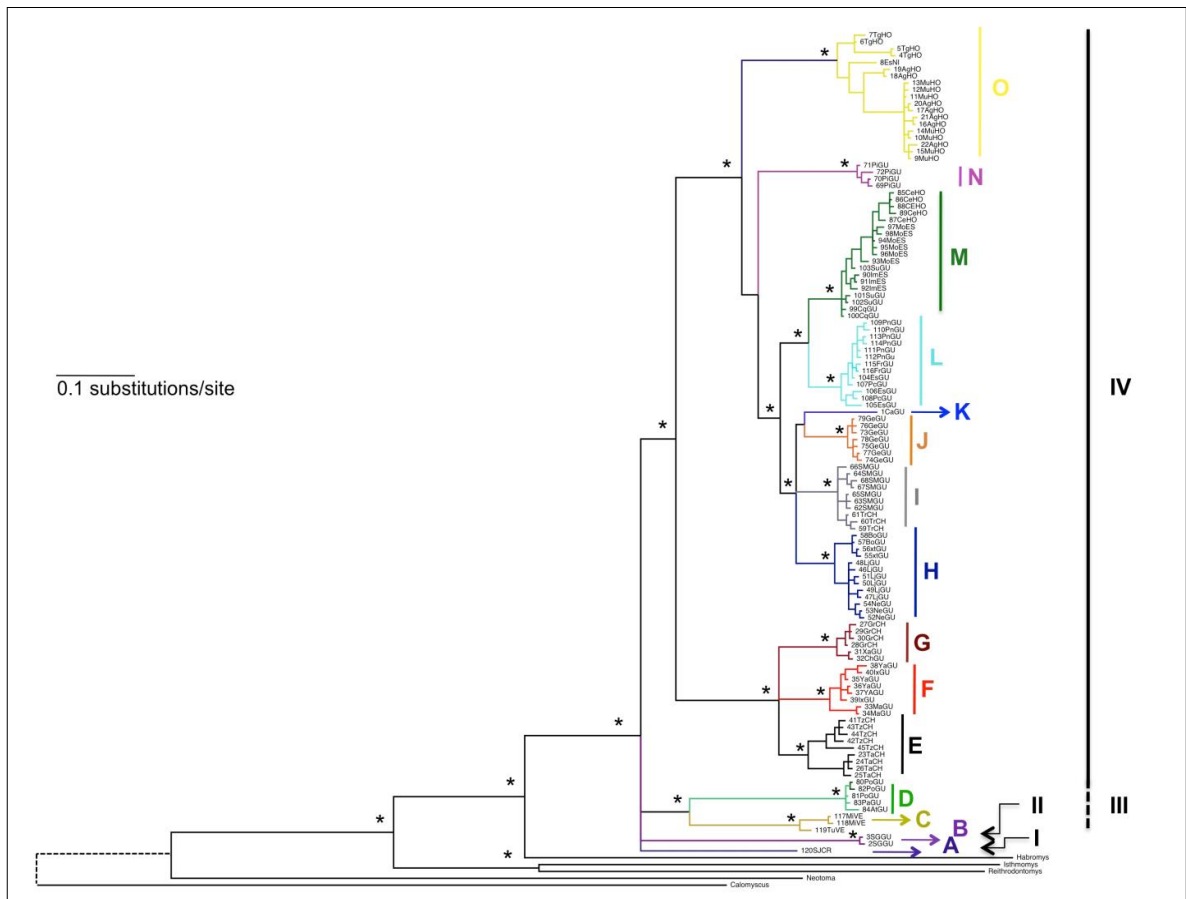


Figura 11. Árbol filogenético obtenido por el método de inferencia Bayesiana, basado en secuencias del gen citocromo *b* del grupo *Peromyscus mexicanus* a lo largo de su distribución en América Central Nuclear. Se muestran cuatro clados principales (I-IV) y 15 linajes; éstos últimos señalados con líneas y códigos (A-O) de colores diferentes. El asterisco (*) arriba de las ramas indica la probabilidad posterior (> 0.9) y la línea punteada representa la ubicación de la especie utilizada como grupo externo, *Calomyscus*, para la cual la longitud de la rama no está a escala. La agrupación de linajes con base en la clasificación de las especies en las que se basó el presente estudio corresponden a: *P. mexicanus* (linaje C), *P. guatemalensis* (H, I), *P. phylombrius* (M), *P. zarhynchus* (E, F, G, K), *P. gymnotis* (D) y *P. nicaraguensis* (A, O).