



Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

**INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA**

**DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN**

**Vulnerabilidad de la tortuga del Bolsón (*Gopherus flavomarginatus*)
frente el cambio climático y variaciones ambientales del
microhábitat**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE DOCTOR EN CIENCIAS
EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**

PRESENTA

Jorge Luis Becerra López

Director: Dr. Aurelio Ramírez Bautista

2016



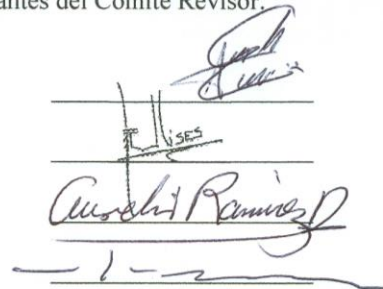
ICBI-D/1027/2016

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
PRESENTE.

Por este conducto le comunico que después de revisar el trabajo titulado **“Vulnerabilidad de la tortuga del Bolsón (*Gopherus flavomarginatus*) frente al cambio climático y variaciones ambientales del microhábitat”**, que presenta el alumno del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación **M. en C. Jorge Luis Becerra López**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

PRESIDENTE	Dr. Gerardo Sánchez Rojas
SECRETARIO	Dr. Ulises Romero Méndez
VOCAL	Dr. Aurelio Ramírez Bautista
SUPLENTE	Dr. Numa P. Pavón Hernández



Sin otro particular, reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración

ATENTAMENTE
 “Amor, Orden y Justicia”
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, Octubre 24 de 2016.

DR. ORLANDO ÁVILA POZOS
 DIRECTOR DEL ICBI



Ciudad del Conocimiento
 Carretera Pachuca - Tulancingo km. 4.5
 Colonia Carboneras
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184
 Tel. +52 771 7172000 exts 2231, Fax 2109
 direccion_icbi@uaeh.edu.mx

www.uaeh.edu.mx

DEDICATORIA

Dedico este trabajo y agradezco a Dios por haberme acompañado y guiado a lo largo de mi carrera, por ser mi fortaleza en los momentos de debilidad y por brindarme una vida llena de aprendizajes, experiencias y sobretodo felicidad.

A mis padres Jorge Luis Becerra Lara y Juana María López Alvarado por apoyarme en todo momento, por los buenos valores que me han inculcado, y sobre todo por ser un excelente ejemplo de vida.

A mis hermanos Jesús, Omar, Bricia y Brenda por ser una parte muy importante de mi vida, por haberme apoyado en las buenas y en las malas, sobre todo por su paciencia y amor incondicional.

Al Dr. Ulises Romero Méndez por su gran apoyo y motivación durante mis estudios de licenciatura, maestría y ahora doctorado, y con quien he llegado a formar una valiosa amistad.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por las becas otorgadas para realizar mis estudios de posgrado y estancias de investigación en el extranjero.

“Cuando alguien que de verdad necesita algo, lo encuentra, no es la casualidad quien lo procura, sino él mismo. Su propio deseo y su propia necesidad le conducen a ello”.
(Hermann Hesse, 1877-1962)

AGRADECIMIENTOS

En principio quiero agradecer al Dr. Aurelio Ramirez Bautista por brindarme la oportunidad de realizar este trabajo bajo su coordinación. A los doctores Numa Pavón Hernandez, Gerardo Sánchez Rojas y Ulises Romero Méndez por sus valiosos comentarios y sugerencias que han permitido mejorar sustancialmente este trabajo, gracias por su tiempo no sólo en el aspecto académico sino también en el personal.

Agradezco de manera muy especial a Edith Esparza Estrada y Mirsha Rojas Domínguez por siempre estar en la mejor disposición de leer mi trabajo y dar sus comentarios al respecto.

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	3
Introducción general	5
Objetivo general	9
Objetivos particulares	9
Hipótesis general	10
Descripción de la especie	11
Capítulo I	
Revisión de las técnicas para el modelado de la distribución de las especies	19
Capítulo II	
Diversidad del nicho climático de las especies del género <i>Gopherus</i> y su vulnerabilidad ante el cambio climático	41
Capítulo III	
Effect of climate change on halophytic grasslands loss and its impact in the viability of <i>Gopherus flavomarginatus</i> Legler (1959)	71
Capítulo IV	
Plant cover effect on Bolson tortoise (<i>Gopherus flavomarginatus</i> : <i>Testudinidae</i>) burrow use	98
Capítulo V	
Discusión y conclusión general	114

ÍNDICE DE FIGURAS

Capítulo I

Figura 1. Ejemplo de Nicho Grinnelliano.. 23

Figura 2. Diagrama BAM..... 24

Capítulo II

Figura 1. Modelos de idoneidad de hábitat de las especies *G. agassizii*, *G. morafkai* y *G. evgoodei*..... 55

Figura 2. Modelos de idoneidad de hábitat de las especies *G. flavomarginatus*, *G. berlandieri* y *G. polyphemus*..... 56

Capítulo III

Figure 1. Distribution of gain and loss of the halophytic grassland in an area of 32,300 km²..... 79

Figure 2. Habitat suitability models of the halophytic grasslands projected for Chihuahuan Desert..... 81

Capítulo IV

Figure 1. *Gopherus flavomarginatus* (Bolson tortoise)..... 100

Figure 2. Distribution of the centroids for the situation Bolson tortoise burrows during the summer season..... 104

Figure 3. Relation between landcover and inner burrow substrate temperature for *Gopherus flavomarginatus* burrows..... 105

ÍNDICE DE TABLAS

Capítulo II

Tabla 1. Nivel de traslape climático entre las especies del género <i>Gopherus</i>	52
Tabla 2. Método de partición de datos para el modelado de las especies del género <i>Gopherus</i>	53
Tabla 3. Tasa de cambio en la disponibilidad de hábitat en el nicho potencial para las especies del género <i>Gopherus</i>	54
Tabla 4. Tasa de cambio en la disponibilidad de hábitat en el nicho realizado para las especies del género <i>Gopherus</i>	54

Capítulo III

Table 1. Habitat suitability for distribution of <i>G. flavomarginatus</i> considering the different climatic scenarios assessed.....	80
Table 2. Change rate of the habitat suitability area for halophytic grassland for Chihuahuan Desert considering current and future climatic conditions (2050 and 2070)	80

Capítulo IV

Table 1. Descriptive statistics of environmental factors for active, inactive , and abandoned burrows.	103
Table 2. Discriminant canonical function 1 scores with relation to burrow entrance width, height, air temperature inside the burrow, air temperature outside, relative humidity inside, relative humidity outside, substrate temperature inside, plant cover, and substrate pH.....	104

Resumen

En el presente trabajo se evaluaron algunos aspectos ecológicos (por ejemplo: distribución espacial, hábitat, microhábitat, ocupación de madrigueras) que están directamente asociados con la vulnerabilidad de *Gopherus flavomarginatus* ante las variaciones ambientales que pueden presentarse en el futuro ocasionadas por el cambio climático global, así como los efectos de las variaciones microambientales en el microhábitat en su microhábitat. Los objetivos de este estudio fueron (1) evaluar las técnicas para el modelado de la distribución potencial de las especies, (2) evaluar la dinámica del nicho climático de *Gopherus flavomarginatus* y su vulnerabilidad ante el cambio climático, (3) examinar el posible impacto de la pérdida de pastizal halófilo en la viabilidad de la tortuga del Bolsón, y (4) analizar la ocupación de madrigueras de esta especie con relación a la variación del microhábitat. Para esto se llevó a cabo la revisión de diferentes técnicas de modelado de nicho ecológico; la dinámica de nicho climático de esta tortuga se evaluó empleando el análisis de traslape de nicho, y su vulnerabilidad ante el cambio climático fue analizada con base en el modelado de nicho ecológico. Así también se modeló la disponibilidad de hábitat del pastizal halófilo y se evaluaron los factores ambientales de temperatura del aire, humedad relativa y temperatura del sustrato dentro y fuera de las madrigueras, así como la cobertura vegetal alrededor de éstas para establecer su importancia en la ocupación de estas estructuras por la tortuga del Bolsón. Los resultados señalan que más allá de la técnica empleada en el modelado de distribución de especies, la adecuada selección de variables climáticas y el número de registros geográficos son los factores fundamentales para un modelado óptimo, la que dependerá del conocimiento acerca de la ecología de la especie a modelar. Asimismo, antes de modelar a una especie, es necesario conocer la capacidad

evolutiva de su nicho climático, ya que el modelado de distribución de especies asume que el nicho climático no cambia o cambia lentamente a través del tiempo. Sin embargo, si el nicho climático de una especie no es estático en áreas de interés o periodos de tiempo relativamente cortos (decenas o cientos de años), es posible que permita invalidar los modelos de distribución de especies para aquellos grupos taxonómicos que presenten una dinámica del nicho climático relativamente amplia. Los resultados de este estudio indican que *G. flavomarginatus* presenta una dinámica del nicho climático baja, lo que la hace susceptible a los eventos de cambio climático. Sin embargo, la tortuga del Bolsón ha persistido a través de variaciones climáticas del último Máximo Glacial, Holoceno Medio y clima actual, aunque su rango de distribución ha disminuido de manera drástica, ocupando en la actualidad únicamente 6,000 km² de la región del Bolsón de Mapimí. Por lo que debe considerarse a esta zona geográfica como un refugio post-glacial que le proporciona las condiciones ambientales a esta tortuga para su persistencia a través de los diferentes escenarios climáticos. Sin embargo, las evidencias de este estudio indican que, más allá de la influencia de los factores ambientales en la degradación del hábitat en el área de distribución actual de esta tortuga, las actividades antrópicas son el factor principal que está influyendo en su degradación. Asimismo, los resultados también señalan que en el área de estudio, el incremento en la temperatura dentro de las madrigueras y su consecuente abandono está correlacionado con la pérdida de la cobertura vegetal. Por lo tanto, considerando que las expectativas de cambio climático para los años 2050 y 2070 muestran una relativa estabilidad en este refugio post-glacial, se infiere que la pérdida del hábitat, y en consecuencia el aumento de la vulnerabilidad de la tortuga del Bolsón ante el cambio climático, dependerán del cambio de uso de suelo.

Abstract

In this study were assessed some ecological aspects (v. gr., spacial distribution, habitat, micro habitat, burrows occupation) that are directly associated to the vulnerability of *Gopherus flavomarginatus* face of environmental variations that may occur in the future caused by global climatic change as well as effect of microenvironment variations in the microhabitat. The objectives of this study were: (1) to assess the modeling techniques of the potential distribution of the species, (2) to assess the dynamic of the climatic niche of *G. flavomarginatus* and its vulnerability face to the climatic change, (3) to analyze the possible impact of the loss of halophytic grassland in the viability of Bolson tortoise, and (4) to analyze occupation of the burrows by this species according to the variation of the microenvironment. For this, were reviewed the different modeling ecological niche techniques; dynamic of the climatic niche of this turtle was assessed by analysis of niche overlap, and its vulnerability face climatic change was analyzed based in ecological niche modeling. As well also was modeled the habitat availability of halophytic grasslands and were assessed air temperature, relative humidity and temperature of substrate inside and outside of the burrows, as well as vegetation cover around them to establish its importance in the occupation of this shelters by the Bolson tortoise. Results showed that beyond the technique used in the species distribution modeling, proper selection of climatic variables and the number of geographic records are the key factors for optimal modeling, which will depend of knowledge about species modeling ecology. Besides, before modeling a species, we need to know the evolving capacity of its climatic niche, since species distribution modeling assumes that climatic niche does not change or changes slowly over time. However, if the climatic niche of a species is not static in areas of interest or short time

periods (tens or hundreds of years) that possibly allow invalidate species distribution models for those taxonomic groups that represent a relatively wide dynamic climate niche. Results of this study showed that *G. flavomarginatus* has a low dynamic of climatic niche, which it makes susceptible to climatic change events. However, Bolson tortoise has persisted through climatic variations of the last Glacial Maximum, Middle Holocene and current climate, although its distribution range has decreased dramatically, occupying at present 6, 000 km² of the region Bolson de Mapimí. Therefore, this geographic area should be considered as a post-glacial refuge that provides environmental conditions to this turtle for its persistence through different climatic scenarios. However, the evidences of this study indicate that, beyond the influence of the environmental factors on habitat degradation in the current distribution area of this turtle, anthropogenic activity is the main factor that is influencing on degradation. Moreover, results also indicate that in the study area, the increase in temperature within borrows and its consequent abandonment is correlated with loss of vegetation cover. Therefore, considering that expectations of climate change for the years 2050 and 2070 show a relative stability in this post-glacial refuge, it refers that habitat loss and in consequence an increase in the vulnerability of the Bolson tortoise face to the climatic change will depend on change in land use.

Introducción general

Los rápidos cambios climáticos ocurridos durante los últimos 30 años a nivel mundial han provocado numerosas variaciones en la distribución y abundancia de las especies (Chapin et al., 2000; Walther et al., 2002; Parmesan y Yohe, 2003; Root et al., 2003). Esto coincide con el incremento de extinciones locales en las poblaciones de varias especies de reptiles ocurrido en las dos últimas décadas (Pounds et al., 1999; Sinervo et al., 2010). Sin embargo, se ha mencionado que los efectos del cambio climático en el declive de poblaciones de reptiles han sido poco explorados; pero hay evidencias que indican que los impactos de estas variaciones ambientales pueden ocurrir con mayor intensidad en las especies que presentan la determinación del sexo dependiente de la temperatura, como en especies de cocodrilos y en algunas de tortugas (Godfrey et al., 1999; Ballesteros-Barrera et al., 2007).

Trabajos recientes han mencionado que las respuestas de las especies a estas variaciones ambientales dependerán en gran medida de sus adaptaciones específicas y tolerancias climáticas (Tingley et al., 2009; Stewart et al., 2010). Por lo que, algunas especies persistirán ante estas variaciones, mientras que otras verán limitada su viabilidad ante estas condiciones cambiantes (Holt y Gomulkiewicz, 2004). Esta amenaza del cambio climático a la biodiversidad puede ser analizada desde la perspectiva del conservadurismo del nicho climático (Lavergne et al., 2010), entendiendo este concepto como la tendencia de una especie a retener ciertas características del nicho fundamental (tolerancias climáticas) de su ancestro a través del tiempo (Wiens et al., 2010). Dentro de este marco, se ha comentado que, si el nicho fundamental de una especie no es lo suficientemente amplio para adaptarse a las nuevas condiciones ambientales, las especies con un fuerte

conservadurismo del nicho climático deberán emigrar o extinguirse; mientras que las especies evolutivamente más plásticas (cambiantes) pueden potencialmente adaptarse (Holt, 1990).

Por otra parte, un factor importante que influye en las extinciones locales en poblaciones de reptiles es la fragmentación del hábitat (de Chazal y Rounsevell, 2009; Sinervo et al., 2010; Wiens et al., 2010), al respecto se ha mencionado que esta situación se ha observado con frecuencia en especies con hábitos especialistas (Gascon et al., 1999). Dentro de este marco, se ha señalado que cuando los individuos de una especie no presentan una capacidad de dispersión que les permita colonizar nuevas áreas geográficas con una idoneidad de hábitat adecuada o no presenten una amplia gama de tolerancias fisiológicas, entonces lo más probable es que ocurra la extinción de la misma (Holt, 1990; Kattan y Murcia, 2003; Brooks et al., 2004; Uezu et al., 2005; Wilcox y Thurow, 2006). Por esta razón, el conocer el impacto del cambio climático en el hábitat de una especie especialista, permite evaluar desde un punto de vista de interacciones su viabilidad ante las variaciones ambientales (Tylianakis et al., 2008; Gilman et al., 2010). Esto bajo el criterio de que las interacciones bióticas contribuyen a determinar la distribución de las especies (Bascompte, 2009).

Para evaluar el efecto del cambio climático en la viabilidad de las especies, se han utilizado metodologías que permiten modelar los requerimientos climáticos de las especies (Nix, 1986; Austin et al., 1990; Carrol et al., 1999; Stockwell y Peters, 1999). Este campo, conocido como modelado de nichos ecológicos o del espacio climático de las especies, se fundamenta en los principios de la teoría del nicho ecológico, propuesta desde principios del siglo XX (Grinnell, 1917). El nicho ecológico se puede entender como las condiciones ambientales bajo las cuales las poblaciones de las especies pueden prosperar

indefinidamente sin la necesidad de inmigración de individuos de otras poblaciones (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957). Este concepto se refiere a los límites de tolerancia de las especies tanto a las condiciones climáticas como a las de sus especies interactuantes (densidad de competidores, presas, entre otros.). Por lo tanto, el nicho de una especie determina en gran medida su distribución y su abundancia.

Un principio general de esta teoría, señala que las especies tienden a mantener sus nichos constantes por largo tiempo, incluso millones de años (conservadurismo del nicho); es decir, que las especies cambian sus requerimientos bióticos y abióticos pero de manera muy lenta; entonces, ante las alteraciones climáticas de gran magnitud, las especies generalmente “siguen” en el espacio geográfico donde permanecen las condiciones ambientales a las que están adaptadas (Peterson et al., 1999). Partiendo de este criterio, una de las aplicaciones más recientes de los modelos de nicho ecológico es la creación de escenarios predictivos de distribuciones potenciales en distintos periodos de tiempo (proyecciones hacia el pasado o futuro) como respuesta al cambio climático global (Guisan y Theurillat, 2001; Bakkenes et al., 2002; Peterson et al., 2002; Martínez-Meyer et al., 2004; Aráujo et al., 2006).

El pronóstico obtenido acerca de la reducción o la expansión de las áreas adecuadas para la especie, bajo los escenarios del impacto del cambio del clima, pueden ayudar a identificar las tendencias de riesgo de extinción que se pueden esperar para las especies. Sin embargo, es necesario considerar que tales modelos dan resultados estáticos que revelan donde existirán sitios con las condiciones ambientales convenientes para las especies en un futuro climáticamente cambiante, pero no consideran explícitamente todos los procesos que conducen a los cambios predichos. De esta manera, los mapas resultantes son la expresión geográfica del nicho ambiental y no toman en cuenta restricciones históricas, barreras

geográficas o interacciones bióticas (Soberón y Peterson, 2005).

Con base en los elementos señalados, en el presente estudio se modela la distribución potencial de la tortuga del Bolsón (*Gopherus flavomarginatus*), así como la del pastizal halófilo (*Hilaria mutica*), elemento indispensable en el hábitat de esta tortuga, ya que este pastizal constituye alrededor del 60 % de la dieta de la tortuga del Bolsón y presenta una asociación aparentemente obligatoria con esta tortuga (Aguirre et al., 1979). Por otra parte, se evalúan las variaciones del microhábitat en relación con la ocupación de madrigueras de la tortuga del Bolsón. Lo que permitirá obtener un marco de referencia de la posible respuesta de esta especie a las variaciones ambientales, así como la de su posible vulnerabilidad ante el efecto de el cambio climático; existen diferentes definiciones acerca de la vulnerabilidad de las especies ante el cambio climático respaldadas por distintas comunidades científicas y legitimadas o deslegitimadas por instituciones cuyo poder para la ejecución de políticas o la financiación de programas y proyectos varía (Grimmond, 2007; Ligeti, 2007; Warren et al., 2006). En el presente estudio se toma como base que la vulnerabilidad de una especie ante el cambio climático está sustentada por dos factores: i) su capacidad para mantener poblaciones en su área de distribución actual a pesar del cambio en las condiciones ambientales (persistencia), y ii) el potencial para colonizar zonas actualmente deshabitadas pero que serán climáticamente favorables en el futuro (migración; Williams et al., 2008; Bellard et al., 2012).

Objetivo general

Evaluar la vulnerabilidad de *Gopherus flavomarginatus* frente a las variaciones ambientales en su microhábitat y al cambio climático.

Objetivos particulares

- 1.- Analizar las técnicas para el modelado de la distribución de las especies.
- 2.- Analizar la dinámica del nicho climático de *Gopherus flavomarginatus* y su vulnerabilidad ante el cambio climático.
- 3.- Examinar el posible impacto de la pérdida del pastizal halófilo en la viabilidad de *Gopherus flavomarginatus*.
- 4.- Analizar la ocupación de madrigueras de *Gopherus flavomarginatus* con relación a la variación del microhábitat.

Hipótesis general

Considerando que la amenaza global del cambio climático a la biodiversidad, puede ser evaluada desde la perspectiva del conservadurismo de nicho climático (Wiens et al., 2010). Donde si las tolerancias climáticas de una especie no son lo suficientemente amplias para aclimatarse a las nuevas condiciones ambientales, entonces, las especies con un fuerte conservadurismo de nicho climático deberán emigrar a zonas geográficas que cumplan con los requerimientos de su nicho fundamental o extinguirse, mientras que, las especies evolutivamente más cambiantes pueden potencialmente adaptarse a las nuevas condiciones ambientales (Holt, 1990). Por lo tanto, considerando que la teoría señala que el nicho de una especie tiende a mantenerse sin cambiar (Wen, 1999; Rice et al., 2003), o solo cambiar lentamente a través de cientos o millones de años (Webb et al., 2002; Ackerly, 2004), lo que disminuye la capacidad de adaptación ante nuevas condiciones ambientales; este estudio propone que la respuesta más probable de *Gopherus flavomarginatus* a los cambios ambientales en su microhábitat y a los cambios climáticos que acontecen dentro de la región del Desierto Chihuahuense, consistirán principalmente en movimientos espaciales de sus poblaciones, retrayendo su distribución geográfica, comprometiendo la viabilidad de la especie.

Descripción de la especie

Dentro de las tortugas de este género, *G. flavomarginatus* es la especie menos conocida, sus individuos presentan dimorfismo sexual en su fase adulta y llegan a medir hasta 46 cm de longitud (Aguirre et al., 1984). Los individuos adultos de esta especie pasan alrededor de un 99 % de su vida dentro de sus madrigueras y permanecen solo el 1 % fuera de ellas, ya sea para termorregular (asoleo); la época de actividad para esta especie corresponde a la estación de verano (Adest et al., 1989). La especie alcanza la madurez sexual a los 15 o 20 años, cada puesta es de tres a nueve huevos; en cada estación, pueden tener de una a tres puestas (1.3 en promedio), aunque en algunos años la reproducción no ocurre (Lemos-Espinal y Smith, 2007); presenta una supervivencia de menos de 5% al llegar a la madurez sexual; el tiempo de reemplazo es más de la mitad de un siglo (van Dijk y Flores-Villela, 2007).

En la actualidad, la distribución geográfica de la especie está limitada a los 50,000 km² del Bolsón de Mapimí. Sin embargo, la especie ocupa únicamente 6,000 km² de esta región (Lemos-Espinal y Smith, 2007). En consecuencia, debido a la distribución geográfica restringida, a su deficiente capacidad reproductiva y a la disminución de sus poblaciones, desde 1978 la tortuga del Bolsón está incluida en la Norma Oficial Mexicana 059 (SEMARNAT, 2010) y en la ley de especies en peligro de extinción de Estados Unidos de Norteamérica (U.S. Fish and Wildlife Service (USFWS), 1978) como “en peligro de extinción”. Asimismo, se encuentra en la Lista Roja de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) en la categoría de “vulnerable” (Van Dijk y Flores-Villela, 2007), y en el Apéndice I (“en peligro de extinción”) de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 2010).

Referencias

- Ackerly, D.D. 2004. Adaptation, niche conservatism, and convergence: comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *American Naturalist*, 163: 654–671.
- Adest, G.A., G. Aguirre-Léon, D.J. Morafka, y J.V. Jarchow. 1989. Bolson tortoise (*Gopherus flavomarginatus*) conservation: I. Life history. *Vida Silvestre Neotropical*, 2: 7-13.
- Aguirre, G., D.J. Morafka, y G.A. Adest. 1997. Conservation strategies for the Bolson tortoise, *Gopherus flavomarginatus*, in the Chihuahuan Desert. In: Proceedings: conservation, restoration, and management of tortoises and turtles – An International Conference, New York Turtle and Tortoise Society, New York, New York.
- Aguirre, G., G.A. Adest, y D.J. Morafka. 1984. "Home range and movement patterns of the Bolson tortoise, *Gopherus flavomarginatus*." *Acta Zool. Mex. Nueva Ser.* 1: 1-28.
- Araújo, M. B., W. Thuiller, y R. G. Pearson. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33: 1712-1728.
- Austin, M.P., A.O. Nicholls, y C. R. Margules. 1990. Measurement of the realized qualitative niche: Environmental niches of five Eucalyptus species. *Ecological Monographs*, 60: 161-177.
- Bakkenes, M., J.R.M. Alkemade, F. Ihle, R. Leemansand y J. B. Latour. 2002. Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology*, 8: 390–407.
- Ballesteros-Barrera, C., E. Martínez-Meyer, y H. Gadsden. 2007. Effects of land- cover transformation and climate change on the distribution of two microendemic lizards, genus *Uma*, of northern Mexico. *Journal of Herpetology*, 41: 732-739.

- Bascompte, J. 2009. Disentangling the web of life. *Science*, 325:416–419.
- Bellard, C., C. Bertelsmeier, P. Leadley, W. Thuiller, y F. Courchamp. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15:365-377.
- Brooks, D.R., A.P. Dowling, M.G.P. van Veller, E.P. Hoberg. 2004. Ending a decade of deception: a valiant failure, a not so valiant failure and a success story. *Cladistics*, 20: 32–46.
- Carroll, C., W.J. Zielinski, y R.F. Noss. 1999. Using presence-absence data to build and test spatial habitat models for the fisher in the Klamath Region, U.S.A. *Conservation Biology*, 13: 1344-1359.
- Chapin, F.S.III., E.S. Zavaleta, V.T. Eviner, R.L. Naylor, P.M. Vitousek, H.L. Reynolds, D.U. Hooper, S. Lavorel, O.E. Sala, S.E. Hobbie, M.C. Mack, y S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234-242.
- Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES). En vigor a partir del 24 de junio de 2010 (<http://www.cites.org> consultado el 11 de abril de 2014).
- de Chazal, J., M.D.A. Rounsevell. 2009. Land-use and climate change within assessments of biodiversity change: A review. *Global Environmental Change*, 19: 306–315.
- Gascon, C., T.E. Lovejoy, R.O. Bierregaard Jr., J.R. Malcolm, P.C. Stouffer, H. Vasconcelos, W.F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher, y S. Borges. 1999. Matrix habitat and species persistence in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, 91: 231-239.
- Gilman, J. B., J.F. Burkhart, B.M. Lerner, E.J. Williams, W.C. Kuster, P.D. Goldan, P.C. Murphy, C. Warneke, C. Fowler, S.A. Montzka, B.R. Miller, L. Miller, S.J. Oltmans, T.B. Ryerson, O.R. Cooper, A. Stohl, y J.A. de Gouw. 2010. Ozone

- variability and halogen oxidation within the Arctic and sub-Arctic springtime boundary layer, *Atmos. Chem. Phys.*, 10, 10223–10236, doi:10.5194/acp-10-10223-2010, 2010.
- Godfrey, M.H., A.F. D’Amato, M.A. Marcovaldi, y N. Mrosovsky. 1999. Pivotal temperature and predicted sex ratios for hatchling hawksbill turtles from Brazil. *Canadian Journal of Zoology*, 77: 1465-1473.
- Grinnell, J. 1917. Field test of theories concerning distributional control. *The American Naturalist*, 51: 115-128.
- Grimmond, Sue. 2007. Urbanization and Global Environmental Change: Local Effects of Urban Warming. *The Geographical Journal*, 173 (1): 83-88.
- Guisan, A. y J. P. Theurillat. 2001. Assessing alpine plant vulnerability to climate change: A modeling perspective. *Integrated Assessment*, 1: 307-320.
- Holt, R. D., y R. Gomulkiewicz. 2004. Conservation implications of niche conservatism and evolution in heterogeneous environments. In R. Ferrière, U. Dieckmann, and D. Couvet, eds. *Evolutionary conservation biology*, pp. 244–264. Cambridge University Press, Cambridge.
- Holt, R.D., 1990. The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 311-315.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22:415-427.
- Kattan, G.H., y C.Murcia. 2003. A review and synthesis of conceptual frameworks for the study of forest fragmentation. In *How landscapes change: Ecological Studies*, eds. G.A. Bradshaw & P.A. Marquez, Vol. 162. Springer–Verlag. Berlin, Deutschland, pp. 183–200.

- Lavergne, S., N. Mouquet, W. Thuiller, y O. Ronce. 2010. Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41- 41.
- Lemos-Espinal, J.A., y H. Smith. 2007. Anfibios y Reptiles del estado de Coahuila, México. UNAM-CONABIO. 550p.
- Ligeti, Eva. 2007. *Cities Preparing for Climate Change: A Study of Six Urban Regions*. Toronto: Clean Air Partnership.
- Martínez-Meyer, E., A.T. Peterson, y W.W. Hargrove. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 13:305-314.
- Nix, H. A. 1986. A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. In *Atlas of Elapid Snakes of Australia*, ed. R. Longmore, pp. 4–15. Australian Flora and Fauna Series No. 7.
- Parmesan, C., y Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37-42.
- Peterson, A. T., J. Soberón, y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285: 1265-1267.
- Peterson, A. T., M. A. Ortega- Huerta, J. Bartley, J. Sánchez-Cordero, J. Soberón, R.H. Buddemeier, y D.R.B. Stockwell. 2002. Future projections form Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, 416: 626-629.
- Pounds, J.A., M.P.L. Fogden, y J.H. Campbell. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398: 611-615.
- Root T.L., J.T. Price, K.R. Hall, S.H. Schneider, C. Rosenzweig y J.A. Pounds. 2003.

- Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421: 57-60.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2001. Norma Oficial Mexicana (NOM-059-ECOL-2001). Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación (6 de marzo del 2002), México, D. F.
- Sinervo, B., F. Mendez-De la Cruz, D.B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagran-Santa Cruz, R. Lara-Resendiz, N. Martínez-Méndez, M.L. Calderon-Espinosa, R.N. Mesa-Lázaro, H. Gadsden, L.J. Avila, M. Morando, I.J. De la Riva, P. Victoriano Sepulveda, C.F. Duarte Rocha, N. Ibargüengoyta, C. Aguilar Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T.A. Oksanen, D. Chapple, A. Bauer, W. Branch, J. Clobert, y J.W. Sites Jr. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and Altered thermal niches. *Science*, 328: 894-899.
- Soberón, J. y A.T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and specie's distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2:1-10.
- Stewart, J.R., A.M. Lister, I. Barnes, y L. Dalén. 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277: 661–671.
- Stockwell, D. R., y D. Peters. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, 32:143–158.
- Tingley, M.W., W.B. Monahan, S.R. Beissinger, y Moritz C. 2009. Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 19637–19643.

- Tylianakis, J.M., R.K. Didham, J. Bascompte, D.A. Wardle. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11: 1351–1363.
- Uezu, A., J.P. Metzger, y J.M. Vielliard. 2005. The effect of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biol Conserv*, 123:507–519.
- USFWS (United States Fish and Wildlife Service). 1978. Endangered and threatened wildlife and plants. Proposed Endangered Status for the Bolson tortoise. *Federal Register*, Vol. 43, No. 187. 43692-43693.
- Van Dijk, P.P. y O. Flores-Villela. 2007. *Gopherus flavomarginatus*. In: IUCN 2009. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.2.
- Walther, G.R., E. Post, P. Convery, A. Menzel, C. Parmesan, T.J.C. Beebee, J-C Fromentin., O. Hoegh-Guldberg, y Bairlein F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389-395.
- Warren, Rachel, N. W. Arnell, Robert J. Nicholls, P. E. Levy y Jeff Price. 2006. Understanding the Regional Impacts of Climate Change: Research Report Prepared for the Stern Review on the Economics of Climate Change. Norwich: Tyndall Centre for Climate Change-University of East Anglia.
- Webb, C.O. et al. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 475–505.
- Wen, J. 1999. Evolution of eastern Asian and eastern North American disjunct distributions in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30: 421–455.
- Wiens, J.J., D.D. Ackerly, A.P. Allen, B.L. Anacker, L.B. Buckley, H.V. Cornell, E.I. Damschen, T.J. Davies, J.A. Grytnes, S.P. Harrison et al. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13:

1310–1324.

Wilcox, B. P., y T. L. Thurow. 2006. Emerging issues in rangeland ecohydrology: vegetation change and the water cycle. *Rangeland Ecology & Management*, 59:220–224.

Williams, S.E., L.P. Shoo. J.L. Isaac. A.A. Hoffmann, y G.Langham. 2008. Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *Plos Biology*, 6:2621-2626.

Capítulo I

Revisión de las técnicas para el modelado de la distribución de las especies

Jorge Luis Becerra-López^{1*}, Ulises Romero-Méndez² y Aurelio Ramírez-Bautista¹

¹Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carretera Pachuca-Tulancingo, Km. 4.5, Ciudad del Conocimiento, Colonia Carboneras, 42184 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. Teléfono (01 771) 71 72 000 y Fax: (52) (771) 71 72 112.

²Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez del Estado de Durango. Av. Universidad s/n, Fraccionamiento Filadelfia, 35010 Gómez Palacio, Durango, México.

Correspondencia: biologo.jlbl@gmail.com*

Resumen

En los últimos años se ha generalizado una nueva herramienta que permite analizar objetivamente los patrones espaciales de presencia de organismos, los modelos de distribución de especies. Estos modelos se basan en procedimientos estadísticos y cartográficos que a partir de datos reales de presencia permiten inferir zonas potencialmente idóneas en función de sus características ambientales. Los datos de colecciones de historia natural pueden ser utilizados para este fin adquiriendo así una nueva utilidad. En este trabajo se hace una revisión sobre la variedad de métodos utilizables, sus potencialidades e inconvenientes y los factores limitantes que influyen en la interpretación de los modelos de distribución.

Palabras clave: patrones espaciales, modelos de distribución de especies.

Abstract

In the last years a new tool has become widely used in ecological studies: species distribution models. These models analyze the spatial patterns of presence of organisms objectively by means of statistical and cartographic procedures based on real data. They infer the presence of potentially suitable areas according to their environmental characteristics. Data stored in natural history collections can be used for this purpose, which gives new opportunities to use to these types of data. In this paper we review the variety of methods used, their potential and weaknesses, and the limiting factors that influence the interpretation of species distribution models.

Key words: spatial patterns, species distribution models.

Publicado: Revista Científica Biológico Agropecuaria 5(7): 1514-1525. ISSN: 2007-6940.

Introducción

En las últimas décadas se ha despertado el interés en el análisis de la relación entre las especies y su hábitat, y gracias al reciente desarrollo de los sistemas de información geográfica (SIG) y a las técnicas estadísticas aplicadas, ha permitido la expansión de nuevas herramientas para la investigación en biología, lo que hace posible que los estudios de selección de hábitat puedan extenderse a la realización de modelos que predicen la distribución de especies (Soberón y Nakamura, 2009).

Los modelos de distribución de especies están en pleno desarrollo y expansión con nuevos métodos y estrategias para su tratamiento e interpretación (Wilson et al., 2005, Elith et al., 2006, Ferrier y Guisan, 2006). Asimismo, son una de las áreas de investigación con mayor desarrollo en el campo de la biogeografía de la conservación (Richardson y Whittaker, 2010). Entendiendo este campo de estudios como la aplicación del conjunto de principios, teorías y análisis de la biogeografía a problemas concernientes a la conservación de la biodiversidad (Whittaker et al., 2005). Por ejemplo, existe una gran cantidad de trabajos a diferentes escalas espaciales y temporales acerca de la distribución de las especies de diferentes grupos biológicos, donde se documentan los patrones, las formas, los tamaños y el solapamiento de dicha área (Maciel–Mata et al., 2015). Por ejemplo, mamíferos de Norteamérica (Hall, 1981), reptiles (Smith y Taylor, 1950), aves (Orme et al., 2006), y árboles tropicales de México (Pennington y Sarukhán, 2005).

La capacidad predictiva de los modelos de distribución de especies, tanto para proyectar el espacio geográfico-ecológico en el pasado y en el futuro, ha generado nuevas técnicas y herramientas, proporcionando dinamismo a la disciplina de la biogeografía (Guisan y Thuiller, 2005). Como consecuencia, se han incrementado en la literatura científica contribuciones metodológicas y teóricas significativas para el modelado de la

distribución de especies.

En este trabajo sintetizamos la información más relevante sobre los modelos de distribución de especies; por lo que, se ha partido de las principales revisiones publicadas a la fecha. Por ejemplo, si se desea profundizar en la parte más técnica, se pueden consultar las principales revisiones publicadas hasta el momento (Guisan y Zimmermann, 2000; Elith, 2002; Rushton et al., 2004; Guisan y Thuiller, 2005; Soberon y Peterson, 2005; Araújo y Guisan, 2006; Peterson, 2006; Hirzel y Lay, 2008; Jiménez-Valverde et al., 2008; Elith y Leathwick, 2009; Mateo et al., 2011; Zimmermann et al., 2010).

El nicho ecológico y la distribución de especies

Las primeras ideas acerca de los parámetros que determinan la distribución de las especies fueron desarrolladas por Grinnell (1917) en dos publicaciones donde considera que los animales ocupan áreas definidas con rangos de variables acorde a las características corporales. El autor analizó el ambiente donde se desarrolla el “cuitlacoche californiano” o *California Thrasher (Toxostoma redivivum)* y argumentó que el nicho ocupado de esta especie se basa en el comportamiento de éste y la dependencia a tipos específicos de vegetación.

Por otro lado, Elton (1927), en su libro “Animal ecology” la base de su teoría ecológica fue que la ecología se encarga de estudiar la actividad de los animales en su medio ambiente. La visión del nicho, para este autor, se orienta hacia cómo un organismo afecta al medio, ya sea consumiendo recursos o sirviendo como recurso a los niveles tróficos mayores. De esta manera, para Elton el nicho es el lugar que ocupa un individuo en el medio biótico; considerando su relación con el alimento, competidores y depredadores. Más tarde, Hutchinson (1957) describió el espacio donde se distribuye una especie al que llamó nicho fundamental (NF) y lo formuló matemáticamente como el hipervolumen

multidimensional que considera n variables (físicas y biológicas). El autor dedujo que los componentes del hipervolumen definen las propiedades ecológicas que permiten a las especie existir “indefinidamente”. En este sentido, la consideración de la “existencia indefinida” de la especie se tornaba ambigua.

Como una propuesta novedosa y basada en diversas concepciones del nicho ecológico, Soberón y Nakamura (2009) definen dos tipos de nicho: Eltoniano y Grinnelliano. El primero refiere al espacio con interacciones ecológicas y consumo de recursos, mientras que el segundo está determinado por variables que no interactúan con otras y cambian poco (scenopoéticas). Estos autores proyectaron el nicho Grinnelliano en dos niveles, el ambiental (A) y el geográfico (B), y se apoyaron en la definición de Hutchinson sobre el NF (Figura 1). Aquí se encuentra un subconjunto de combinaciones ambientales que Jackson y Overpeck (2000) denominaron nicho potencial (NP), el cual es la intersección de las variables ambientales y el nicho fundamental ($A \cap NF$). Como parte del NP, el nicho realizado (NR) representa los sitios que las especies ocupan actualmente.

La distribución de especies se representa mediante el diagrama conocido como “BAM” (biotic, abiotic and movements; Figura 2). Este contempla las interacciones bióticas (B), ambientales o abióticas (A) y el movimiento (M) de una especie durante un intervalo de tiempo en el espacio geográfico (G). La región donde las condiciones biológicas son favorables es representada como la intersección de B y M e indica el área donde las especies tienen acceso de acuerdo con las capacidades de movilización y la estructura de las barreras del medio. La zona denotada como G_0 muestra el área de distribución actual para las especies y los puntos en ésta representan los lugares donde se les ha encontrado. Finalmente, la distribución potencial (GI) es el área que puede ser ocupada si ocurren cambios en la dispersión poblacional (Soberón y Peterson, 2005;

Soberón y Nakamura, 2009; Peterson et al., 2011). Bajo estos supuestos, la distribución potencial puede considerarse como el espacio geográfico con posibilidad de ser ocupado por las especies cuando las condiciones ambientales y biológicas son idóneas y si ocurren cambios en la dispersión, la cual limita la distribución actual.

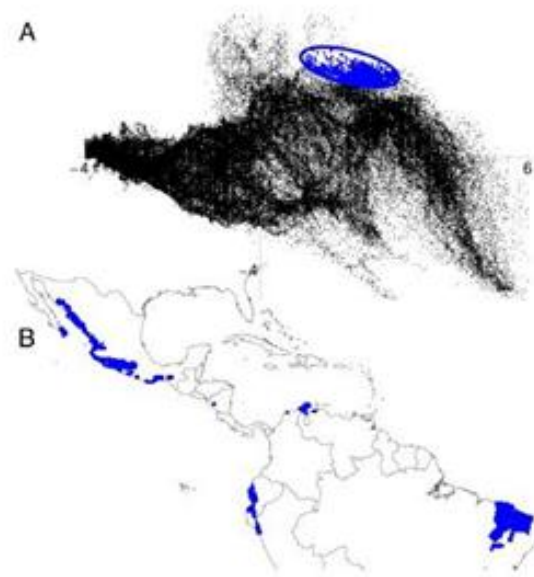


Figura 1. Ejemplo de Nicho Grinnelliano. A. Cada punto negro representa una combinación de variables, la elipse azul muestra el nicho fundamental y los puntos contenidos en ella son el nicho potencial. B. Proyección geográfica del nicho potencial. Tomada de Soberón y Nakamura (2009).

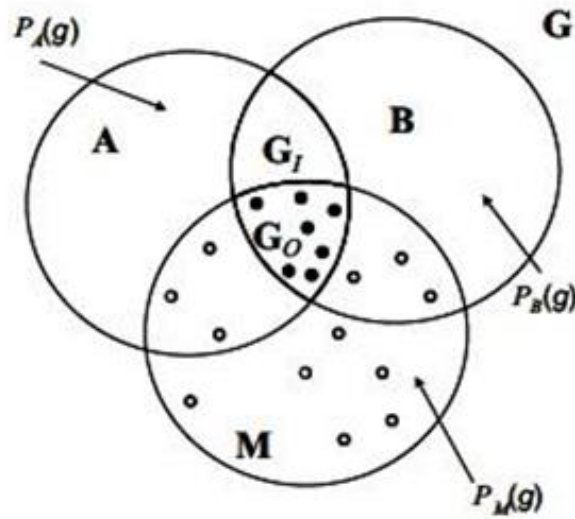


Figura 2. Diagrama BAM. B representa las interacciones bióticas, A las interacciones ambientales o abióticas y M el movimiento de una especie durante un intervalo de tiempo en el espacio geográfico representado por G, G_0 representa el área de distribución actual para las especies y los puntos en ésta representan los lugares donde se les ha encontrado. Finalmente, G_I indica la distribución potencial. Imagen tomada de Soberón y Nakamura (2009).

Modelado de nicho ecológico

En la bibliografía científica, el modelado de nicho ecológico ha recibido denominaciones diferentes en función de su interpretación; por ejemplo, modelos de nicho (niche models), modelos de idoneidad (suitability models) o modelos predictivos del hábitat (predictive habitat distribution models). Al respecto, Soberón y Nakamura (2009) mencionan que todos estos son sinónimos de acuerdo a la utilidad, ya sea que predigan el hábitat de las especies o posibles áreas de distribución, tienen como propósito ubicar lugares adecuados para la supervivencia de las poblaciones por la identificación de los requerimientos ambientales. Al respecto, Mateo et al. (2011) mencionan que últimamente se están unificando criterios y el término más frecuentemente utilizado es “modelos de

distribución de especies” (species distribution models) que se reflejan cartográficamente en un mapa de idoneidad de hábitat o de hábitat potencial (habitat suitability maps).

Para llevar a cabo el modelo de distribución de una especie, es necesario el uso de registros geográficos, variable dependiente, obtenidos a partir de su distribución conocida. Esta variable dependiente puede ser dicotómica (presencia/ausencia), aunque algunos programas pueden trabajar solo con datos de presencia. De esta manera, se espera que con el uso de alguna variable independiente, las que pueden ser cuantitativas (por ejemplo, temperatura o elevación) o nominales (por ejemplo, litología o uso de suelo), más la variable dependiente se genere un valor numérico para cada punto del terreno. Este valor refleja directa o indirectamente la idoneidad de hábitat para la presencia de la especie en función de los valores locales de las variables independientes (Guisan y Zimmermann, 2000; Elith y Leathwick, 2009). De acuerdo a lo anterior, Kearney y Porter (2009) y Wiens et al. (2010) comentan que la idoneidad de hábitat 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, estos indicadores pueden ser utilizados de manera individual o en combinación.

Variables dependientes

Las principales fuentes para obtener localidades (registros) de presencia de las especies son las colecciones científicas de especímenes biológicos y redes de información sobre biodiversidad (Soberón y Nakamura, 2009; Soberón, 2012). Estos datos suelen presentar algunos inconvenientes: (1) solo registran datos de presencia y no de ausencia; (2) un porcentaje variable pero significativo presenta errores de georreferenciación e identificación taxonómica (Margules y Pressey, 2000; Soberón y Peterson, 2004; Rowe, 2005; Edwards et al., 2006; Papes y Gaubert, 2007), y (3) están colectados con diferentes

fines y por diferentes recolectores, sin una estrategia común de muestreo, por lo que, en muchas ocasiones son una representación sesgada de la distribución de la especie (Reddy y Dávalos, 2003; Soberón y Peterson, 2004; Papes y Gaubert, 2007; Schulman et al., 2007). Por lo que, se recomienda llevar a cabo una minuciosa depuración de los datos geográficos a fin de eliminar los registros potencialmente erróneos.

Se considera que mientras mayor sea el número de localidades, se amplía y precisa el rango de variables, pues se ha documentado que cantidades altas de presencias aumenta la significancia de los datos, tanto en el modelaje como en la validación (Peterson et al., 2002; Peterson et al., 2011). Sin embargo, Anderson (2003) (Citado por Phillips et al., 2006) menciona que la intensidad y el método de muestreo varían a lo largo del área de estudio, lo que puede inducir a correlación espacial entre localidades del mismo sitio.

Variables independientes

Las variables independientes más comúnmente usadas son las variables climáticas, generadas normalmente a partir de la interpolación de datos de estaciones climatológicas y utilizando la elevación como covariable (Hijmans et al., 2005; Soria-Auza et al., 2010; Felicísimo et al., 2011) e información sobre edafología, litología y geología, que representan la dependencia de la vegetación con el tipo de sustrato (Mateo et al., 2011).

Las escalas de manejo de la información, en las coberturas ambientales para los modelos de nicho ecológico, se describen en el estudio de Mackey y Lindenmayer (2001). Estos autores mencionan que el uso de coberturas climáticas, como la precipitación y temperatura son adecuadas en escalas globales y mesoescalas; la vegetación, la topografía y algunos regímenes de temperatura pueden influir de manera directa en la distribución de los animales en topoescalas, y finalmente, consideran que los tipos de vegetación bien definidos tienen importante influencia en nanoescalas.

Técnicas de modelación

Se pueden distinguir cuatro grandes familias de técnicas de modelación de la distribución geográfica de las especies: Las relacionadas a modelos estadísticos de regresiones (Modelos Lineales Generalizados, GLM), Modelos Aditivos Generalizados (GAM), los métodos de clasificación (Random Forest; RF), Boosted regresión trees (BRT), los métodos de envoltura climática o “métodos de sobre” (BIOCLIM, ENFA) y aquéllos basados en algoritmos específicos (GARP, MAXENT). Además, se puede incluir como un nuevo enfoque aquellos programas que utilizan ensambles de técnicas (combinan mas de una de estas técnicas de modelado) para obtener modelos de consenso, buscando disminuir los sesgos y limitaciones propias del uso en forma individual de las técnicas estadísticas mencionadas.

Modelos estadísticos de regresiones. Los métodos basados en regresiones logísticas múltiples, necesitan datos de presencia y ausencia, han sido los más utilizados para modelar (Guisan et al., 2002), ya que permiten establecer de forma clara el modelo estadístico que describe la relación entre las variables descriptivas y la presencia conocida de las especies. Además, en las evaluaciones comparativas entre técnicas de modelación, estos métodos han sido identificados como una de las técnicas de mejor resultado en la proyección sobre el espacio geográfico del modelo final (Elith et al., 2006).

Métodos de clasificación. Estos métodos necesitan datos de presencia y ausencia, se basan en clasificaciones basadas en reglas, donde se asigna una clase para cada combinación de las variables predictivas que generan el modelo de distribución (Guisan y Zimmermann, 2000). Algunas de las técnicas que se encuentran dentro de esta categoría, por ejemplo, Random Forest (Breiman, 2001), se han identificado como las de mejores resultados al momento de discriminar la importancia de las variables para la definición del

modelo final (Prasad et al. 2006), pero a su vez, la caracterización del conjunto de reglas que define el modelo final es muy compleja, por lo que se hace difícil de interpretar.

Métodos de envoltura climática. Estos métodos sólo necesitan datos de presencia, se basan en el establecimiento de combinaciones de rangos de valores mínimos y máximos, entre las variables utilizadas para la definición del nicho. Donde se define un espacio o “envoltura climática” en que se da la combinación de valores deseada, dentro del espacio n-dimensional de las variables (Busby, 1991). Este es el enfoque más antiguo de modelación, pero se ha ido abandonando con el tiempo, debido a que ofrece una definición muy poco flexible del espacio ambiental, sin tomar en cuenta los distintos tipos de interacciones que se dan entre las variables (por ejemplo, colinealidad) o el efecto de la distancia geográfica entre las presencias (autocorrelación espacial).

Algoritmos específicos para generar modelos de distribución. En los últimos años ha tomado fuerza el uso de técnicas basadas en algoritmos específicos (máxima entropía, algoritmos genéticos), estos algoritmos necesitan datos de presencia y pseudoausencia. Estas técnicas han significado un aumento exponencial en el número de publicaciones y estudios asociados a la modelación de la distribución geográfica de las especies y ecosistemas, por la facilidad de su aplicación y la rapidez con que se pueden obtener resultados. En este contexto destaca el software MaxEnt (Phillips et al., 2006; Elith et al., 2011) que, usando un algoritmo de máxima entropía, logra resultados robustos en términos de la proyección espacial de la distribución, especialmente cuando se cuenta con pocos datos de presencias, sin embargo, la relevancia de las variables ambientales y su evaluación estadística se mantiene en discusión (Peterson et al., 2007). A pesar de esto, se ha masificado en los últimos años, siendo utilizado en prácticamente todas las aplicaciones de modelos de distribución (Baldwin, 2009). Existen también algunos casos en que MaxEnt ha

sido utilizado desde un enfoque de modelación de ecosistemas (Thuiller et al., 2005; Deblauwe et al., 2008; Riordan y Rundel, 2009).

Ensamblajes de técnicas. Una reciente aproximación es utilizar “ensamblajes de técnicas” (Araujo y New, 2007; Marmion et al., 2009), con el objetivo de disminuir las incertidumbres asociadas a los modelos de distribución, especialmente en relación a la validez estadística de los resultados. BIOMOD (Thuiller, 2009) es un ejemplo de ensamble de técnicas, que permite aplicar a la vez nueve técnicas de modelación. Es un software programado en el lenguaje estadístico R que ha sido utilizado principalmente para analizar proyecciones de la distribución actual bajo escenarios de cambio climático, análisis del nivel de protección actual y futuro de especies con problemas de conservación (Le Maître et al., 2008; Barbet - Massin et al., 2009; Parviainen et al., 2009; Marini et al., 2010).

Validación del modelo

El análisis más empleado en la bibliografía, para la validación de modelos de nicho ecológico, es el AUC o área bajo la curva ROC. Este análisis muestra la representación gráfica de la capacidad discriminativa de un modelo para todos sus posibles puntos de corte, y necesita que los datos que se evalúan sean de presencia/ausencia. El gráfico ROC (generado a partir del análisis estadístico AUC) muestra el eje de las ordenadas que representa el error de omisión, ya que corresponde a la sensibilidad o casos positivos bien clasificados, y el eje de las abscisas, que hace referencia al error de comisión, representa el complementario de la especificidad (1-especificidad), o falsos positivos. El estadístico derivado es el área bajo la curva ROC o AUC en su acrónimo inglés, este es equivalente al estadístico U de Mann-Whittney, ya que en realidad, corresponde a la probabilidad de que, tomado al azar un par de casos, uno presencia y otro ausencia (o pseudo-ausencia), el modelo adjudique a la presencia un valor mayor de idoneidad o probabilidad, y esto para

todos los posibles pares en la muestra. El valor de AUC está comprendido entre 0-1; un valor de 1 indica que todos los casos se han clasificado correctamente, uno con valor de 0.5, indica que el modelo no es diferente de clasificar los casos al azar; valores menores a 0.5 indican que el modelo es poco predictivo, ya que clasifica erróneamente más casos que el azar. Las mayores ventajas del AUC son: (1) la posibilidad de usarlo para comparar cualquier método, sea cual sea el tipo de valores de salida (probabilidad, idoneidad, puntuaciones, entre otros), debido a que no depende de presupuestos paramétricos, y sólo necesita que las distribuciones de estos valores sean monotónicas; (2) sus resultados son independientes de la prevalencia; y (3) es una medida independiente del punto de corte, ya que su valor se genera utilizando todos los posibles puntos de cortes (Mateo *et al.*, 2011).

Algunas de las limitaciones de la curva ROC y su estadístico derivado, el AUC, necesitan que los datos de entrada sean de presencia/ausencia, y en número mayor a las 15-20 presencias únicas, ya que con valores menores puede incrementar artificialmente la consistencia del modelo (Veloz, 2009 citado en Mateo *et al.*, 2011). Para juegos de datos en los que contamos con muy pocas presencias, una alternativa es utilizar un test binomial para calcular la probabilidad de que un número determinado de presencias esté incluido en la proporción de área predicha (Mateo *et al.*, 2011). Con este método tenemos el inconveniente de que los modelos originales –cuyos valores de idoneidad son continuos– deben ser transformados a modelos de presencia/ausencia utilizando un punto de corte; la elección de éste debe ser decidida por el investigador, y la elección del que normalmente se utiliza por defecto (i.e., 0.5) no es adecuada. Un punto de corte que puede resistir cualquier crítica es aquel que deja fuera un porcentaje determinado de presencias (p.ej., entre el 5 y el 10 %), y que se obtiene fácilmente solo con interceptar las presencias con los valores de idoneidad del modelo. Una vez transformado el modelo original a uno de

presencia/ausencia, el test binomial calculará si la probabilidad de clasificar correctamente las presencias consideradas es menor o igual que si lo hubiéramos hecho al azar teniendo en cuenta la proporción de área predicha por el modelo (Mateo et al., 2011).

Conclusiones

Los modelos de distribución de especies representan información que sintetiza relaciones entre especies y variables ambientales que serían difíciles de interpretar o incluso de apreciar por otros medios. Es una técnica en evolución y en creciente desarrollo, que está aportando nuevas herramientas para abordar preguntas asociadas a la distribución espacial y temporal de las especies. En este sentido, la biogeografía se ha visto beneficiada por estas técnicas, desarrollando el enfoque predictivo de la disciplina, en términos de proyecciones hacia el pasado, actuales y futuras.

La capacidad de construir modelos más realistas está limitada por nuestra comprensión de los sistemas ecológicos y por los datos disponibles, siempre insuficientes. En este contexto, Peterson et al. (2002; 2011) señalan que cantidades altas de puntos geográficos de presencias, aumenta la significancia de los datos tanto en el modelaje como en la validación. Al respecto, surgen diferentes debates acerca de si el filtrado en el número de registros geográficos de presencia de una especie reduce los efectos del sesgo de muestreo, favoreciendo el rendimiento del modelado de nicho. En este sentido, Boria et al. (2014) mencionan que en el trabajo realizado con *Microgale cowani*, mamífero de la familia Tenrecidae, el filtrado espacial de los conjuntos de datos de ocurrencia condujo a una reducción y un aumento en el rendimiento del modelado de nicho. Sin embargo, Varela et al. (2014) mencionan que el filtro geográfico no aumenta el rendimiento del modelo e incluso lo disminuye en algunas circunstancias.

La posible explicación a las discrepancias de los autores podría deberse a que al utilizar el filtro geográfico se descartan puntos con información climática (no repetitiva) relevante, y los puntos geográficos seleccionados para el análisis de modelado tienden a tener condiciones climáticas similares. En consecuencia, el filtro geográfico podría ser conveniente en ambientes climáticos homogéneos, lo que permitiría eliminar la redundancia de información climática similar evitando caer en un error de colinealidad. De esta manera, las especies que viven en entornos climáticos heterogéneos podrían verse afectados negativamente por el uso de este tipo de filtro. Por otra parte, Varela et al. (2014) mencionan que el filtro de las variables climáticas mejora los resultados del modelado de nicho. Este resultado indica que, al menos en algunas circunstancias, los investigadores pueden ser capaces de aumentar el rendimiento del modelo llevando a cabo el filtrado de las variables ambientales.

En conclusión, a pesar de estas limitaciones, un elevado número de estudios han demostrado la utilidad del modelado de nicho ecológico en campos, en los que pocas técnicas nos pueden brindar ayuda para entenderlos, como predecir la presencia de especies aún no descritas (Raxworthy et al., 2003) o para modelar la distribución de especies en el pasado (Martínez-Meyer y Peterson 2006). Por lo tanto, estos modelos deben considerarse como un acercamiento útil y mejorable y como una herramienta aplicable a otros problemas actuales, por ejemplo, la previsión de los potenciales impactos del cambio climático en la distribución de las especies (Pearson y Dawson 2004). Esto sin perder de vista que el rendimiento del modelado dependerá de la técnica empleada, así como de su interpretación, la que debe ser aplicada en función a las características de la especie y de su hábitat.

Referencias

- Anderson, R. 2003. Real vs. artefactual absences in species distributions: tests for *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae) in Venezuela. En: Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Phillips, S., R. Anderson y R. Schapire. 2006. *Ecological Modelling*, 190: 231 - 259.
- Araújo, M. B. y A. Guisan. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33:1677-1688.
- Araujo, M. B. y M. New. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 42-47.
- Baldwin, R. A. 2009. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. *Entropy*, 11: 854-866.
- Barbet-Massin, M., B. A. Walther, W. Thuiller, C. Rahbek y F. Jiguet. 2009. Potential impacts of climate change on the winter distribution of Afro-Palearctic migrant passerines. *Biology Letters*, 23: 248-251.
- Boria, R. A., L. E. Olson, S. M. Goodman y R. P. Andersona. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, 275: 73-77.
- Breiman, L. 2001. Random forest. *Machine Learning*, 45: 5-32.
- Busby, J. R. Bioclim A. bioclimate analysis and prediction system. In: Margules, C. R. y Austin, M. P. (eds.). *Nature conservation: cost effective biological surveys and data analysis*. Canberra: CSIRO, 1991, p. 64-68.
- Deblauwe, V., N. Barbier, P. Couteron, O. Lejeune y J. Bogaert. 2008. The global biogeography of semi-arid periodic vegetation patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 17:715-723.

- Edwards, J. T. C., D. R. Cutler, N. E. Zimmermann, L. Geiser y G. G. Moisen. 2006. Effects of sample survey design on the accuracy of classification tree models in species distribution models. *Ecological Modelling*, 199: 132-141.
- Elith, J. y J. Leathwick. 2009. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Reviews for Ecology, Evolution and Systematics*, 40:677-697.
- Elith, J. 2002. Quantitative methods for modeling species habitat: Comparative performance and an application to Australian plants. In S. Ferson y M. Burgman (Eds.), *Quantitative methods for conservation biology*, 39–58. New York: Springer-Verlag.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. S. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz y N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.
- Elith, J., S. Phillips, T. Hastie, M. Dudik, Y. Chee y C. A. Yates. 2011. Statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17: 43-57.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. Sedgwick and Jackson, London.
- Felicísimo A. M., J. Muñoz, C. Villalba y R. G. Mateo. 2011. Análisis de impactos y vulnerabilidad de la flora y vegetación españolas ante el cambio climático. Oficina Española de Cambio Climático, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, Madrid, España. 530 pp.

- Ferrier, S. y Guisan, A. 2006 Spatial modelling of Biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*, 43: 393–404.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk*, 34: 427–433.
- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
- Guisan, A., J. R. Edwards y T. Hastie. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distribution: Setting the scene. *Ecological Modelling*, 157: 89-100.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*. New York: John Wiley and Sons.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25:1965–1978.
- Hirzel, A. H. y G. L. Lay. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45 1372-1381.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*, 22: 415–427.
- Jackson, S. T. y J. T. Overpeck. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the Late Quaternary. *Paleobiology*, 26:194-220.
- Jiménez-Valverde, A., J. M. Lobo y J. Hortal. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 14:885-890.
- Kearney, M. y W. P. Porter. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological

- and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12: 334–350.
- Le maître, D. C., W. Thuiller y L. Schonegevel. 2008. Developing an approach to defining the potential distributions of invasive plant species: a case study of *Hakea* species in South Africa. *Global Ecology and Biogeography*, 17:569-584.
- Maciel-Mata, C. A., N. Manríquez-Morán, P. Octavio-Aguilar y G. Sánchez-Rojas. 2015. El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta Universitaria*, 25: 3-19.
- Mackey, B. y D. Lindenmayer. 2001. Towards a hierarchical framework for modelling the spatial distribution of animals. *Journal of Biogeography*, 28: 1147 – 1166.
- Margules, C. R. y R. L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nature*, 405: 243-252.
- Marini, M. A., M. Barbet-Massin, J. Martínez, N. P. Prestes y F. Jiguet. 2010. Applying ecological niche modelling to plan conservation actions for the Red-spectacled Amazon (*Amazona pretrei*). *Biological Conservation*, 143:102-112.
- 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. y A. T. Peterson. 2006. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography* 33: 1779-1789.
- 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.
- Orme, C. D. L., R. G. Davies, V. A. Olson, G. H. Thomas, T. S. Ding, P. C. Rasmussen, R. S. Ridgeley, A. J. Stattersfield, , Bennett, P. M., I. P. F. Owens, T. M. Blackburn y

- J. K. Gaston. 2006. Global patterns of geographic range size in Birds. *PLoS Biology*, 4:1276-1283.
- 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.
- Parviainen, M., M. Luoto y R. K. Heikkinen. 2009. The role of local and landscape level measures of greenness in modelling boreal plant species richness. *Ecological Modeling*, 220: 2690- 2701.
- Pearson R. G. y T. P. Dawson. 2004. Bioclimate envelope models: What they detect and what they hide - response to Hampe. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 469-476.
- Pennington, T. y J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. México: Fondo de Cultura Económica.
- Peterson, A. T. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics*, 3:59-72.
- Peterson, A. T., J. Soberón, R. Pearson, R. Anderson, E. Martínez - Meyer, M. Nakamura y M. Bastos. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. New Jersey: Princeton University Press. U. S. A. 316.
- Peterson, A. T., M. Pape y M. Eaton. 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: A comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, 30:550-560.
- Peterson, A. T., V. Sanchez-Cordero, C. Ben Beard y J. M. Ramsey. 2002. Ecologic niche modeling and potential reservoirs for Chagas disease, Mexico. *Emerging*

- Infectious Diseases, 8:662-667.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling*, 190:231-259.
- Prasad, A. M., L. R. Iversen y A. Liaw. 2006. Newer classification and regression tree techniques: Bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems*, 9:181-199.
- Raxworthy, C. J., E. Martinez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G. E. Schneider et al. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature Biotechnology*, 21: 837-841.
- Reddy, S. y L. M. Dávalos. 2003. Geographical sampling bias and its implications for conservation priorities in Africa. *Journal of Biogeography*, 30: 1719-1727.
- Richardson, D. M. y R. J. Whittaker. 2010. Conservation biogeography-foundations, concepts and challenges. *Diversity and Distributions*, 16: 313-320.
- Riordan, E. C. y P. W. Rundel. 2009. Modelling the distribution of a threatened habitat: the California sage scrub. *Journal of Biogeography*, 36: 2176-2188.
- Rowe, R. J. 2005. Elevational gradient analyses and the use of historical museum specimens: A cautionary tale. *Journal of Biogeography*, 32:1883-1897.
- Rushton, S. P.; S. J. Ormerod y G. Kerby. 2004. New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology*, 41:193–200.
- Schulman, L., T. Toivonen y K. Ruokolainen. 2007. Analysing botanical collecting effort in Amazonia and correcting for it in species range estimation. *Journal of Biogeography*, 34:1388-1399.
- Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1950. An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico exclusive of the snakes. *Bulletin of the United States National Museum*,

- 199: 1-253.
- Soberón, J. y A. T. Peterson. 2004. Biodiversity informatics: Managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 359: 689-698.
- Soberón, J. y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2:1-10.
- Soberón, J. y M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *PNAS*. 106: 19644 – 19650.
- Soberón, J. 2012. Nichos y Áreas de Distribución. CONABIO. <https://sites.google.com/site/nichesandareasofdistribution/sobre-losautores/jorge-soberon> (Mayo de 2012).
- Soria-auza, R. W., M. Kessler, K. Bach, P. M. Barajas-Barbosa, M. Lehnert et al. 2010. Impact of the quality of climate models for modelling species occurrences in countries with poor climatic documentation: A case study from Bolivia. *Ecological Modelling*, 221: 1221-1229.
- Thuiller, W., B. Lafourcade, R. Engler y M. Araujo. 2009. BIOMOD a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32:369-373.
- Thuiller, W., D. M. Richardson, P. Pysek, G. F. Midgley, G. O. Hughes y M. Rouget. 2005. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, 11:2234-2250.
- Varela S., R. P. Anderson, R. García-Valdés y F. Fernández-González. 2014. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*, 37:1084–1091
- Veloz, S. D. 2009. Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy

- for presence-only niche models. *Journal of Biogeography*, 36: 2290-2299.
- 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.
- Wiens J. J., D. D. Ackerly, A. P. Allen, B. L. Anacker, L. B. Buckley, H. V. Cornell, E. I. Damschen, T. J. Davies, J. A. Grytnes, S. P. Harrison et al. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13: 1310–1324.
- Wilson, K. A., M. I. Westphal, H. P. Possingham y J. Elith. 2005. Sensitivity of conservation planning to different approaches to using predicted species distribution data. *Biological Conservation*, 122: 99-112.
- Zimmermann, N. E., T. C. Edwards, C. H. Graham, P. B. Pearman y J. C. Svenning. 2010. New trends in species distribution modelling. *Ecography*, 33:985-989.

Capítulo II

Diversidad del nicho climático de las especies del género *Gopherus* y su vulnerabilidad ante el cambio climático

Jorge Luis Becerra-López^{1*}, Jose Daniel Anadón-Herrera y Aurelio Ramírez-Bautista¹

¹Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carretera Pachuca-Tulancingo, Km. 4.5, Ciudad del Conocimiento, Colonia Carboneras, 42184 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.

²Department of Biology, Queens College, City Univ. of New York, 65-30 Kissena Blvd, Flushing, NY 11367, USA.

* Corresponding author: biologo.jlbl@gmail.com

Resumen

Actualmente existe una gran preocupación acerca de que el cambio climático pueda ser uno de los más grandes impulsores de la pérdida de biodiversidad mundial, con impactos en la distribución biogeográfica de las especies. Al respecto, los modelos de distribución de especies son una de las herramientas más utilizadas para evaluar las amenazas de estas variaciones ambientales. Por lo tanto, los objetivos de este trabajo fueron evaluar la vulnerabilidad de las especies del género *Gopherus* (*G. morafkai*, *G. agassizii*, *G. evgoodei*, *G. flavomarginatus*, *G. berlandieri* y *G. polyphemus*) frente al cambio climático, y para ello se evaluó la capacidad evolutiva del nicho climático de estas especies y su disponibilidad de hábitat frente a diferentes escenarios climáticos. Los resultados de similitud climática señalan que *G. morafkai* y *G. evgoodei* presentan similitud ($P = 0.01$ y $P = 0.01$, respectivamente), mientras que los modelos de disponibilidad de hábitat para el año 2070 para las especies *G. polyphemus*, *G. flavomarginatus*, *G. morafkai* and *G. evgoodei* indican una reducción del nicho realizado de 99.931, 91.606, 62.522 y 61.071 %, respectivamente. Estas evidencias sugieren que dentro del género existe una dinámica del nicho climático. Sin embargo, esta dinámica es baja, lo que las hace vulnerables frente al acelerado cambio climático que actualmente está ocurriendo, porque no serán capaces de adaptarse a estas variaciones ambientales en tan poco tiempo.

Palabras clave: Cambio climático, biodiversidad, nicho climático

Abstract

Currently there is a great concern about climate change because it could be one of the drivers of the global biodiversity loss, with impact in the biogeographic distribution of the species. According that, distribution models species are one of the tools more used to assess the threats facing these environmental variations. Therefore, the goal of this study is to assess the vulnerability of the species of the genus *Gopherus* (*G.morafkai*, *G. agassizii*, *G. evgoodei*, *G. flavomarginatus*, *G. berlandieri* y *G. polyphemus*) facing the climatic change, and for that was assessed the evolving capacity of the climatic niche of these species and their availability habitat facing different climatic scenarios. Results of the climatic similarity note that *G. morafkai* and *G. evgoodei* showed similarity ($P = 0.01$ y $P = 0.01$, respectively), while models of the habitat suitability for the year 2070 for the species *G. polyphemus*, *G. flavomarginatus*, *G. morafkai* and *G. evgoodei* pointed out a reduction of the realized niche of 99.931, 91.606, 62.522 y 61.071, %, respectively. These evidences allow suggest that within the genus there is a dynamic of the climatic niche. However, this dynamic is slow, which it makes them vulnerable facing to accelerated climatic change that currently is occurring, because they are enable to adapt to these environmental variations in so short a time.

Key words: Climatic Change, biodiversity, climatic niche

Este manuscrito no ha sido sometido a revisión para su publicación.

Introducción

Actualmente existe una gran preocupación acerca del cambio climático debido a que éste puede ser uno de los más grandes impulsores en la pérdida de la biodiversidad mundial (Sala et al., 2000; Thomas et al., 2004), con impactos en los rangos geográficos de las especies, fenología y fisiología (Parmesan, 2006). En este contexto, se ha señalado que las especies amenazadas son las que presentan una mayor vulnerabilidad ante el cambio climático (Brook et al., 2008). Esta característica representa uno de los mayores desafíos para la biología de la conservación, lo que nos obliga a revisar herramientas y principios basados en cómo las especies pueden ser capaces de responder al cambio climático.

Como consecuencia de lo anterior, los estudios argumentan que las medidas de conservación deben tener en cuenta cómo el cambio climático ha proliferado en los últimos años (Hannah et al, 2002; Akçakaya et al, 2006; Thomas et al, 2011). Al respecto, los modelos de distribución de especies son una de las herramientas más empleadas para la evaluación de las amenazas y vacíos de conservación de especies (McMahon et al, 2011). No obstante, su aplicación no se limita a la ciencia de la conservación, ya que pueden emplearse para inferir aspectos ecológicos y evolutivos sobre los grupos de interés, debido a su amplio alcance y capacidad predictiva a diversas escalas espacio-temporales (Kareiva et al., 2008).

La mayoría de estos modelos de distribución potencial se apoyan en algoritmos que delimitan el nicho climático de las especies. En este sentido, una aproximación al nicho climático de una especie o cualquier grupo taxonómico puede ser de gran utilidad para entender numerosos aspectos sobre su historia natural e historia evolutiva, e incluso, para encontrar patrones ecológicos que expliquen su vulnerabilidad (Heller y Zavaleta, 2009). Conscientes de esta utilidad, en el presente trabajo se pretende modelar y detallar el nicho

climático de las seis especies del género *Gopherus* (*G. agazzisii*, *G. berlandieri*, *G. flavomarginatus*, *G. morafkai*, *G. evgoodei* y *G. polyphemus*) bajo los escenarios climáticos del Último Máximo Glacial, Holoceno Medio, condiciones climáticas actuales y condiciones climáticas futuras (2070).

Con base en lo anterior, los objetivos del estudio son: (1) describir y estimar la dimensión del nicho climático de las seis especies del género, con el fin de entender los principales factores ambientales que favorecen su presencia; (2) evaluar la diversidad del nicho climático en el género y el grado de solapamiento entre las especies para inferir su grado de especificidad ambiental y su vulnerabilidad a las perturbaciones asociadas al cambio climático; y (3) evaluar la vulnerabilidad de cada población a partir de la relación entre la amplitud de su nicho y la extensión de su rango geográfico, su flexibilidad ecológica y su ubicuidad.

Materiales y métodos

Datos de presencia.

Los datos geográficos de ocurrencias de las seis especies del género *Gopherus* (*Gopherus flavomarginatus*, *G. berlandieri*, *G. polyphemus*, *G. agazzisii*, y *G. morafkai*) fueron obtenidos a partir de información científica publicada, información generada por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), así como de la base de datos del Fondo Mundial de Información en Biodiversidad (GBIF; <http://www.data.gbif.org>). Los registros con coordenadas poco confiables (de acuerdo a la distribución conocida de las especies) fueron eliminados de la base de datos, para esto en el programa Google Earth fueron visualizados estos registros geográficos y se eliminaron aquellos que no coincidieran con la distribución conocida de cada una de las especies evaluadas. En total, las seis especies del género *Gopherus* generaron un conjunto de datos con 614 puntos de presencia.

Variables climáticas

La información climática se obtuvo a partir de las 19 capas del Clima Actual disponibles en WorldClim database versión 1.4 (Hijmans et al. 2005). Estas capas climáticas contienen los promedios de las condiciones meteorológicas registradas desde 1950-2000 con una resolución espacial de 2.5 arc-min. Para la selección de las variables ambientales, empleando el Software ArcMap 10.1, se estableció un polígono mínimo convexo para el género *Gopherus* (Figura 1), en el que se generaron 5,000 puntos geográficos de manera aleatoria, a los que se les agregó información de las 19 variables ambientales del Clima Actual.

Con la información generada se llevó a cabo un análisis de correlación bivariada con el fin de disminuir la multicolinealidad entre las variables de entrada (Merow et al.

2013; Varela et al., 2014). Para las variables que se encontraron correlacionadas ($r > 0,7$) se eligió la variable que presentara mayor variación o la que representara mayor significado biológico para las especies. Al realizar este procedimiento, fueron seleccionadas seis variables climáticas, como temperatura máxima del mes más caliente (bio5), temperatura mínima del mes más frío (bio6), temperatura media del trimestre más seco (bio9), precipitación del mes más húmedo (bio13), estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación) (bio15), y precipitación del trimestre más húmedo (bio16). Esto bajo el entendido de que el clima establece los contornos más amplios de la distribución de las especies (Araújo y Peterson, 2012). Por lo tanto, la elección adecuada de las variables climáticas basado en la biología de las especies en estudio, juega un papel importante para un modelado robusto (Ward, 2007).

Traslape de nicho climático

La comparación del nicho climático, entre las seis especies del género *Gopherus*, se llevó a cabo usando el marco analítico propuesto por Broennimann et al (2012), empleando la librería ecospat (Broennimann et al., 2015) en el software estadístico R, y. para esto se utilizaron las variables ambientales retenidas en el análisis de correlación bivariada. Para el procesamiento de los datos, el espacio ambiental es dividido en celdas, cada celda representa un vector único de las condiciones del medio ambiente que se presenta en uno o más sitios en el espacio geográfico. Una función de densidad de Kernel se emplea para calcular la densidad del número de ocurrencias y número de sitios con condiciones ambientales particulares para cada celda del espacio ambiental. Posteriormente, el solapamiento de nicho en el espacio ambiental es medido usando una versión revisada de la métrica D (Schoener, 1970), este índice toma un valor de 0 que indica no solapamiento hasta 1 que indica que los modelos son idénticos; para finalmente llevar a cabo las pruebas

de similitud de nicho de acuerdo a lo propuesto por Warren et al. (2008). La aleatorización se realiza mediante la densidad de ocurrencia de Kernel, al azar, dentro del área de distribución de la especie A, y es comparado con las condiciones climáticas del área de distribución de la especie B. Este proceso es repetido 100 veces en ambas direcciones (A vs B y B vs A) para la construcción de una distribución nula de D valores, el cual puede ser comparado con el actual D valor.

Cuando el valor de solapamiento es significativo ($p < 0.05$), basado en la prueba de dos colas, la hipótesis nula de que dos organismos no son similares puede ser rechazada. En este sentido, es posible que la significancia en la similitud del nicho se presente para la especie A vs B, pero no al revés. La posible explicación a este fenómeno es que el nicho en el espacio ambiental de la especie A es más heterogéneo o potencialmente más amplio comparado con el de la especie B, de esta manera la especie B no puede ocurrir en la mayoría de las condiciones ambientales de la especie A. Por lo tanto, A vs B resultan en una similitud significativa, mientras que la especie B vs A dará lugar al rechazo de la hipótesis (Nakazato et al., 2010).

Modelado de nicho climático

Se implementó el modelado en MaxEnt 3.3.3k (Phillips et al., 2006) dentro de la biblioteca “Dismo” (Hijmans et al., 2013) en el software estadístico R, versión 3.1.3. MaxEnt genera mapas de idoneidad del hábitat a escala de cero (baja idoneidad) a uno (alta idoneidad) (Elith et al., 2011). Para la calibración del modelo, la elección de: i) área accesible (background o M); ii) el tipo de variables que MaxEnt construye (features), y iii) el tipo de salida del modelo (raw, cumulative, logistic), afectan las inferencias que se realicen del mismo (Merow et al., 2013). La calibración adecuada es especialmente importante para los conjuntos de datos que sufren de sesgo de muestreo, y para estudios que

requieren modelos de transferencia a través del espacio o el tiempo, por ejemplo, las respuestas al cambio climático (Elith et al., 2010; Moreno-Amat et al., 2015).

La calibración de los métodos para las seis especies del género *Gopherus* se llevó a cabo en su respectivo ámbito geográfico nativo, delimitado por un polígono mínimo convexo generado con los registros recopilados para cada especie y considerando las variables climáticas definidas anteriormente. Para esto, se utilizó la librería “ENMeval” (Muscarella et al., 2014) en el software estadístico R. Los modelos calibrados fueron evaluados mediante el cálculo del coeficiente de información de Akaike estandarizado (AICc), el modelo con menor AICc fue elegido como el de mejor ajuste para cada una de las especies (considerando el método de partición de datos, puntos de fondo, número máximo de réplicas, el tipo de características para el análisis de datos (tipo de regresión), el multiplicador para el modelado de cada una de las especies del género *Gopherus*, el número de registros empleado para cada modelo y el porcentaje de registros geográficos que se dejaron fuera para la validación de cada modelo). El AICc, proporciona información sobre la calidad relativa de un modelo (Warren y Seifert, 2011). Debido a que el AICc se calcula utilizando el conjunto de datos, no se ve afectado por el método elegido para la partición de datos (Muscarella et al., 2014).

La información obtenida de los modelos calibrados para los polígonos mínimos convexos de cada especie, fue proyectada para México y Estados Unidos, considerando los cuatro escenarios propuestos para el Último Máximo Glacial, los 10 escenarios propuestos para el Holoceno Medio, Clima Actual y los 19 escenarios propuestos para el año 2070, este último bajo la concentración de gases de efecto invernadero RCP85. El número de repeticiones para cada modelo fue de 100 réplicas (número máximo de repeticiones permitido por nuestra potencia de cálculo) (Dambach y Rödder, 2011).

Con base a los criterios propuestos por Elith et al. (2010), se obtuvo un modelo promedio de las 100 réplicas para cada escenario climático mencionado. Posteriormente, se generaron mapas binarios (presencia-ausencia) para cada modelo realizado. Para ello, fue necesario evaluar el punto de corte de acuerdo a la sensibilidad y especificidad de la curva ROC, siendo Maximum training sensitivity plus specificity, el cual mostró las mejores características para cada uno de los modelos. Finalmente, para evaluar el impacto del cambio climático en el área de idoneidad de las especies del género *Gopherus*, se obtuvo el porcentaje de cambio de las áreas de idoneidad del nicho realizado y nicho potencial de cada especie entre escenarios climáticos utilizando la siguiente fórmula: % de cambio = $[(S1 - S0) / S0] * 100\%$, donde $S0$ es la superficie total que ocupan en el país según el escenario base y $S1$ es la superficie total que ocupan en el país bajo las condiciones de cambio (Gutiérrez y Trejo, 2014).

Resultados

Análisis de traslape de nicho climático.

La equivalencia de nicho climático fue significativa ($P < 0.05$) entre las especies del género *Gopherus*, lo que lleva a rechazar la hipótesis nula que indica que las especies son ecológicamente similares. Sin embargo, el análisis de similitud climática de dos colas señala que solo *G. morafkai* ($P = 0.01$) y *G. evgoodei* ($P = 0.01$) presentaron similitud. Por otra parte, *G. morafkai* presentó diferencias significativas al ser comparada con *G. agassizii* ($P = 0.02$ y $P = 0.47$), *G. berlandieri* ($P = 0.009$ y $P = 0.19$) y *G. polyphemus* ($P = 0.02$ y $P = 0.96$). Asimismo, *G. berlandieri* fue significativa al ser comparado con *G. evgoodei* ($P = 0.01$ y $P = 0.19$) (Tabla 1).

Calibración del modelo.

Se obtuvo una calibración independiente para cada modelo, donde el multiplicador (betamultiplier) fue de 1.5 a 2.5, indicando una complejidad media para los modelos. Las funciones empleadas para cada modelo fueron las combinaciones de las características (feature) linear (L), quadratic (Q), hinge (H), product (P) y threshold (T); mientras que la característica "Remove duplicate" eliminó los puntos redundantes para cada pixel (ver Tabla 2).

Modelos de idoneidad de hábitat.

Todos los modelos presentaron valores de AUC superiores a 0.9, lo que indica bajos niveles de comisión y omisión. Por otra parte, en lo que respecta a la idoneidad de hábitat del nicho potencial, del Último Máximo Glacial al Holoceno Medio *G. agassizii*, *G. berlandieri* y *G. flavomarginatus* presentaron una contracción en la idoneidad de hábitat de -27.307, -53.026 y -25.113 %, respectivamente; Mientras que *G. evgoodei*, *G. morafkai* y *G. polyphemus* mostraron una expansión de 125.729, 38.362 y 182.888%,

respectivamente; del Holoceno Medio al Clima Actual solo *G. berlandieri* presentó contracción en su idoneidad de hábitat (-29.082), el resto de las especies mostraron una expansión; mientras que para el el año 2070, solo *G. polyphemus* presenta una disminución de idoneidad de hábitat (-87.141), el resto de las especies mostró una expansión (Tabla 3, Figura 1 y 2).

Por otra parte, en lo que respecta a la idoneidad de hábitat del nicho realizado, solamente el área de idoneidad de hábitat de *G. agassizii* y *G. flavomarginatus* presentaron contracción (-2.839 y -1717.09 %, respectivamente) del Último Máximo Glacial al Holoceno Medio, el resto de las especies presentó una expansión en la idoneidad de hábitat para estos escenarios climáticos; del Holoceno Medio al Clima Actual todas las especies presentaron una expansión en la idoneidad de hábitat. Sin embargo, para el año 2070 *G. flavomarginatus*, *G. evgoodei*, *G. morafkai* y *G. polyphemus* presentan una drástica disminución en la idoneidad de hábitat del nicho realizado (-91.060, -61.071, -62.522 y -99.931, respectivamente), el resto presentó una expansión (Tabla 4, Figura 1 y 2).

Tabla 1. La tabla señala el nivel de traslape climático (D) y su significancia (P.D.) entre las especies del género *Gopherus* bajo un análisis de dos colas. El orden de comparación es especie uno (columna uno) vs especie dos (fila uno).

	<i>G.agassizii</i>	<i>G. morafkai</i>	<i>G. evgoodei</i>	<i>G. flavomarginatus</i>	<i>G. berlandieri</i>	<i>G. polyphemus</i>
<i>G. agassizii</i>	-	D=0.27 D.P.=0.47	D=0.06 D.P.=0.61	D=0.03 D.P.=0.39	D=0.11 D.P.=0.22	D=0.020 D.P.=0.58
<i>G. morafkai</i>	D=0.27 D.P.=0.02	-	D=0.45 D.P.=0.009	D=0.03 D.P.=0.21	D=0.28 D.P.=0.009	D=0.02 D.P.=0.02
<i>G. evgoodei</i>	D=0.06 D.P.=0.21	D=0.45 D.P.=0.009	-	D=0.02 D.P.=0.16	D=0.39 D.P.=0.19	D=0.01 D.P.=0.56
<i>G. flavomarginatus</i>	D=0.03 D.P.=0.30	D=0.03 D.P.=0.43	D=0.02 D.P.=0.46	-	D=0.057 D.P.=0.60	D=0 D.P.=1
<i>G. berlandieri</i>	D=0.11 D.P.=0.31	D=0.28 D.P.= 0.19	D=0.39 D.P.=0.01	D=0.057 D.P.=0.40	-	D=0.08 D.P.=0.01
<i>G. polyphemus</i>	D=0.020 D.P.=0.42	D= 0.02 D.P.=0.96	D=0.01 D.P.=0.33	D=0 D.P.=1	D=0.08 D.P.=0.13	-

Tabla 2. La siguiente tabla muestra el método de partición de datos, puntos de fondo, número máximo de repeticiones, el tipo de características para el análisis de datos, el multiplicador para el modelado de cada una de las especies del género *Gopherus*, el número de registros empleado para cada modelo y el porcentaje de registros geográficos que se dejaron fuera para la validación de cada modelo.

Métricas	<i>Gopherus agazzisii</i>	<i>G. berlandieri</i>	<i>G. flavomarginatus</i>	<i>G. morafkai</i>	<i>G. evgoodei</i>	<i>G. polyphemus</i>
Método	block	Block	block	block	block	block
Puntos de fondo	10000	10000	10000	10000	10000	10000
Réplicas	100	100	100	100	100	100
Aleatorización	True	True	True	True	True	True
Máximo de repeticiones	500	500	500	500	500	500
Tipos de características	LQHPT	LQHPT	LQHPT	LQH	L	LQHPT
Multiplicador	2.5	2	2	2	1.5	1.5
Remover duplicados	True	True	True	True	True	True
Presencia de registros usados para entrenamiento	100	118	56	71	29	240
Prueba al azar	20%	20%	20%	20%	20%	20%

Tabla 3. La siguiente tabla muestra la tasa de cambio de la disponibilidad de hábitat en el nicho potencial para las seis especies del género *Gopherus*.

	Último Máximo Glacial	Holoceno Medio	Clima Actual	Modelo 2070
<i>Gopherus agassizii</i>	222,607.212	161,817.833	229,992.377	483,860.144
	Tasa de cambio (%)	-27.307	42.130	110.380
<i>G. berlandieri</i>	271,876.783	127,708.791	905,67.285	386,287.042
	Tasa de cambio (%)	-53.026	-29.082	326.519
<i>G. flavomarginatus</i>	50,835.136	38,068.612	77,415.566	81,990.327
	Tasa de cambio (%)	-25.113	103.357	5.909
<i>G. evgoodei</i>	74,219.517	167,535.473	208,199.884	425,526.953
	Tasa de cambio (%)	125.729	24.272	104.383
<i>G. morafkai</i>	144,006.795	199,251.318	315,370.801	622,468.457
	Tasa de cambio (%)	38.362	58.277	97.376
<i>G. polyphemus</i>	82,375.392	233,030.508	329,604.57	42,380.807
	Tasa de cambio (%)	182.888	41.442	-87.141

Tabla 4. La siguiente tabla muestra la tasa de cambio en la disponibilidad de hábitat en el nicho realizado para las seis especies del género *Gopherus*.

	Último Máximo Glacial	Holoceno Medio	Clima Actual	Modelo 2070
<i>Gopherus agassizii</i>	72218.253	70167.425	99343.516	121486.214
	Tasa de cambio (%)	-2.839	41.580	22.289
<i>G. berlandieri</i>	10897.483	198018.114	211514.836	263443.754
	Tasa de cambio (%)	-1717.099	6.815	24.550
<i>G. flavomarginatus</i>	0	6127.982	13449.704	1128.903
	Tasa de cambio (%)	6127882	119.480	-91.606
<i>G. evgoodei</i>	18730.96	19394.457	41430.612	16128.112
	Tasa de cambio (%)	3.542	113.620	-61.071
<i>G. morafkai</i>	2641.407	65809.329	94926.644	35576.464
	Tasa de cambio (%)	2391	44.244	-62.522
<i>G. polyphemus</i>	4883.141	219995.834	271618.382	186.514
	Tasa de cambio (%)	97.780	19.005	-99.931

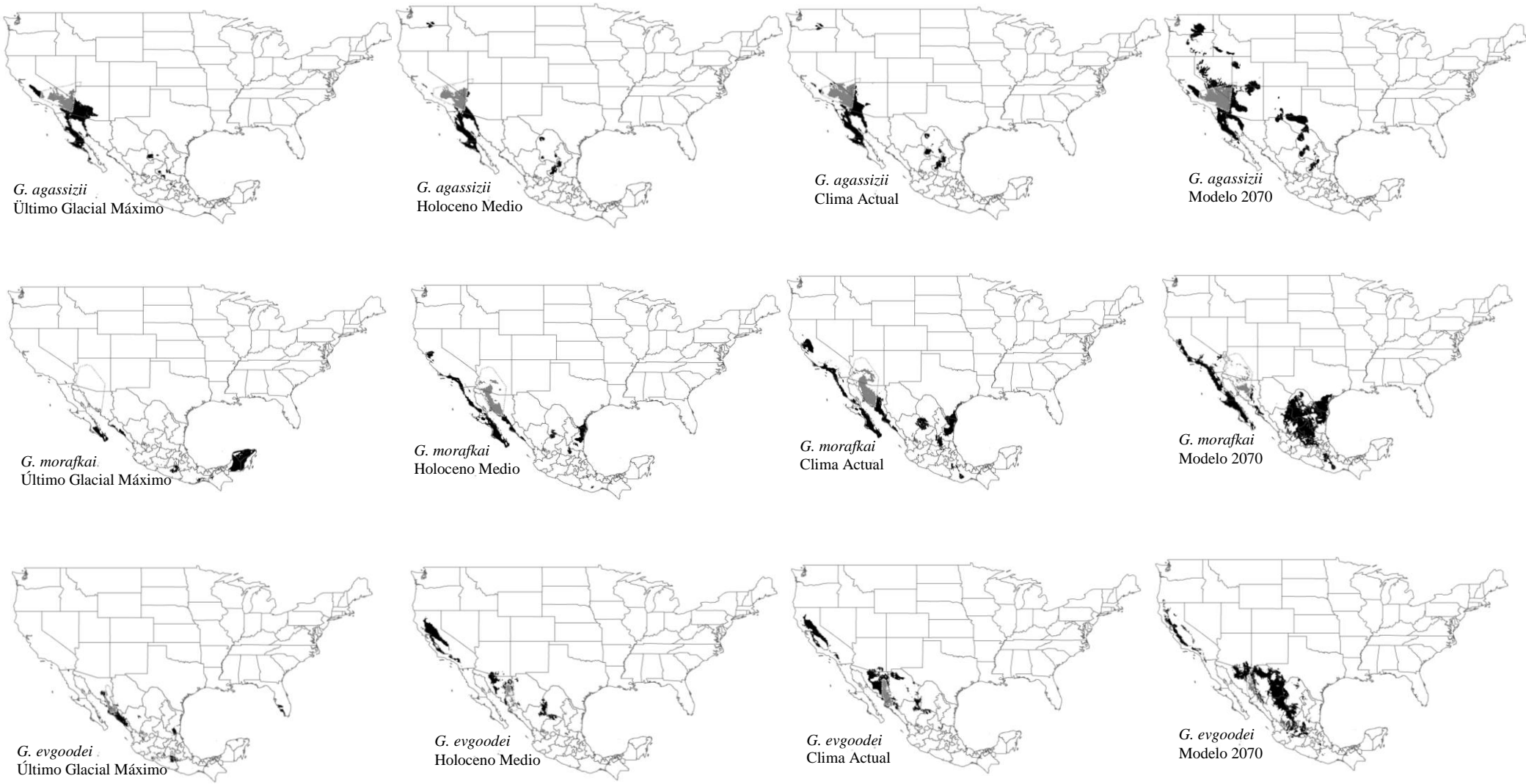


Figura 1. Modelos de idoneidad de hábitat de las especies *G. agassizii*, *G. morafkai* y *G. evgoodei*. En color negro se señala la idoneidad de hábitat del nicho potencial, mientras que en color gris se indica la idoneidad de hábitat del nicho realizado.



Figura 2. Modelos de idoneidad de hábitat de las especies *G. flavomarginatus*, *G. berlandieri* y *G. polyphemus*. En color negro se señala la idoneidad de hábitat del nicho potencial, mientras que en color gris se indica la idoneidad de hábitat del nicho realizado.

Discusión

Se ha mencionado que el conservadurismo de nicho es la tendencia de una especie a retener ciertas características del nicho fundamental de su ancestro a través del tiempo en escalas evolutivas (Wiesn et al., 2010). Al respecto, el análisis de traslape de nicho, obtenido en el presente estudio, señala que solo hubo similitud en el nicho climática entre *G. morafkai*, especie asociada a climas semiáridos (Edwards et al., 2016), y *G. evgoodei*, especie asociada a selva seca y zonas de transición entre selva seca y matorral desértico (Edwards et al. 2016). De acuerdo a la interpretación del análisis de similitud propuesta por Warren et al. (2008), para evaluar el conservadurismo de nicho climático, los resultados sugieren que *G. morafkai* podría ocurrir en ciertas áreas de distribución de *G. evgoodei*, donde las condiciones ambientales son similares y viceversa. Esta interpretación coincide con lo señalado por Edwards et al. (2016), quienes reportan la presencia de ambas especies en zonas de transición entre selva seca y matorral desértico en el estado de Sonora, México. Ante esta situación, es posible señalar que estas dos especies conservan ciertos rasgos climáticos en común respecto a su ancestro, permitiéndoles una distribución simpátrica en esta zona de transición.

Por otra parte, a pesar de que las especies del género se encuentran en hábitats con características similares, donde *G. agassizii* se encuentra asociada a matorral desértico en climas áridos (Van Devender 2002; Dickinson et al. 2002); *G. berlandieri* a matorral desértico en climas semiáridos (Rose y Judd 1982); *G. flavomarginatus* a matorral desértico micrófilo en climas semiáridos (Becerra-López et al., 2014), y *G. morafkai* a matorral desértico en climas semiáridos y zonas de transición entre selva seca y matorral desértico (Edwards et al. 2016), los resultados señalan que el análisis de similitud entre estas especies no presentó diferencias significativas, en al menos una de las dos colas. Al respecto,

Warren et al. (2008) menciona que se debe considerar que el nicho climático de dos especies será similar sólo si la prueba presenta valores estadísticos significativos en ambas colas. Bajo este criterio, es posible mencionar que entre las especies señaladas, los nichos climáticos no son similares.

Una interpretación alterna ante la ausencia de diferencias significativas en alguna de las dos colas, es la propuesta por Nakazato et al. (2010), quien menciona que cuando el espacio ambiental de la especie A es más heterogéneo o potencialmente más amplio comparado con el de la especie B, la especie B no podrá ocurrir en la mayoría de las condiciones ambientales de la especie A. Por lo tanto, A vs B resultan en una similitud significativa, mientras que la especie B vs A dará lugar al rechazo de la hipótesis. Al respecto, los resultados indican que el nicho climático de *G. morafkai* presentó diferencias significativas al ser comparado con el de *G. agassizii*, *G. berlandieri* y *G. polyphemus* (especie distribuida en dunas de playa rodeadas de pino, encino o matorrales (Cox, 1987)) y que el nicho climático de *G. berlandieri* presentó diferencias significativas al ser comparado con el de *G. polyphemus*. Por lo tanto, considerando las interpretaciones propuestas por Warren et al. (2008) y Nakazato et al. (2010), es posible señalar que el análisis de traslape de nicho, obtenido en el presente estudio, da evidencias de una diversificación del nicho climático de las especies del género *Gopherus*, donde *G. morafkai* y *G. polyphemus* son las especies con mayor heterogeneidad climática en sus nichos, lo que les permite ocupar espacios del nicho climático de las especies mencionadas.

Respecto a la diversificación del nicho climático, se ha reportado que en especies estrechamente relacionadas que ocupan nichos similares, estos nichos pueden divergir en relación a como el tiempo evolutivo va aumentando (Fleagle y Reed, 1999; Anderson et al., 2004; Swenson et al., 2006; Johnson y Stinchcombe, 2007). Este patrón concuerda con

diversos estudios en plantas de Costa Rica (Chazdon et al., 2003) y anfibios neotropicales (Wiens et al., 2006). Sin embargo, Revell et al. (2008) mencionan que diferentes escenarios evolutivos pueden generar resultados contrastantes. Asimismo, Kozak y Weins (2006) mencionan que el conservadurismo de nicho (evidenciado por traslape de nicho) dentro de pares de especies de salamandras de Norte América ha generado la selección de climas particulares durante periodos de fluctuaciones climáticas, ocasionando el aislamiento de las especies.

En relación al marco señalado, Van Devender y Mead (1978) mencionan que durante el pleistoceno ocurrieron variaciones climáticas que contribuyeron a diferenciar las cuatro regiones de Norte América (Desierto de Mohave, Desierto de Sonora, Desierto Chihuahuense, y el matorral espinoso de Tamaulipas), ocasionando desplazamientos bióticos que influyeron en la diferenciación entre la herpetofauna de los cuatro desiertos respectivos. Al respecto, las evidencias fósiles señalan que durante el pleistoceno las especies del género *Gopherus* presentaron una distribución simpátrica local; por ejemplo, los registros fósiles de *G. agassizii* coinciden con el área de distribución actual de esta especie; sin embargo, también se han encontrado en la costa suroeste de California, sur de Nuevo México y extremo oeste de Texas. En el caso de *G. flavomarginatus* los registros fósiles se sitúan en el sur de Arizona, oeste de Texas, oeste de Durango y en Aguascalientes, separadas del área de distribución actual; los registros de Arizona se encuentran entre las localidades fosilíferas y en medio del área de distribución actual de *G. agassizii*. Respecto a *G. berlandieri*, las localidades con registros fósiles no son ocupadas por el área de distribución actual, si no que se encuentran en Aguascalientes, Hidalgo, y en la parte sur de Puebla. Por el contrario, dentro de dicha área se han encontrado registros de especies como *G. polyphemus* y *G. donlaloii* (extinta); mientras que para *G. polyphemus*, los

registros fósiles ocurren en el sur de Florida y parte central y sur de Texas, fuera del área de su distribución actual (Mooser, 1980; Bramble, 1982; Morafka, 1988).

Por lo tanto, es posible mencionar que, aunque la distribución actual de las seis especies pueda estar influenciada por factores biogeográficos, sus rangos de distribución están regidos, en mayor medida, por los cambios climáticos que contribuyeron a diferenciar las cuatro regiones desérticas de Norte América; promoviendo el aislamiento de estas especies debido a la selección de climas particulares. Sin embargo, a pesar de que las especies del género *Gopherus* presentan una capacidad evolutiva en su nicho fundamental, para adecuarse a nuevos entornos climáticos, las evidencias señalan que esta evolución ocurre de manera lenta. Al respecto, se ha mencionado que las especies que presentan una baja o nula tasa de cambio en el nicho fundamental presentarán una mayor vulnerabilidad ante el cambio climático (Peterson, 2002; Graham et al 2004; Tomas 2004; Levin 2005), nuestros datos muestran que este género de tortugas están en este caso.

Por otra parte, los resultados de los modelos de idoneidad de hábitat muestran que las especies en estudio experimentan una notable diversidad en la dinámica de rangos post-glaciales, incluyendo rangos de expansión y contracción en el nicho potencial y realizado. Al respecto, trabajos recientes señalan que la respuesta de las especies al cambio climático, depende en gran medida a sus adaptaciones específicas y a la amplitud de su nicho fundamental (Tingley et al., 2009; Loarie et al., 2009; Wiens et al., 2010). Este enfoque ha dado lugar al reconocimiento de especies adaptadas a climas templados y fríos con dinámicas de sus rangos opuestas en respuestas al cambio climático (Stewart et al., 2010). Mientras que otras siguen el modelo clásico de refugios durante el periodo interglacial y amplían durante periodos glaciales (Anadón et al., 2015). Esta dinámica de rangos post-glaciales en bajas latitudes ha sido soportada en los últimos años con ejemplos de

contracción de rangos (Canestrelli et al., 2007; Bisconti et al., 2011; de Pous et al., 2011). Lo que no coincide con los resultados obtenidos en el modelado de idoneidad de hábitat del presente estudio, debido a que el nicho potencial y realizado de estas especies señala una expansión y contracción a través de los escenarios climáticos evaluados. Una posible explicación a esta característica de expansión y contracción en el nicho potencial y realizado de las especies estudiadas, es la importancia de la precipitación en la viabilidad de las poblaciones de las especies del género *Gopherus* (Germano y Bury, 1994), ya que se ha documentado que en aquellas especies limitadas por la precipitación y no la temperatura, las respuestas al cambio climático (por ejemplo: ciclos glaciales) podrían ser más impredecibles (Anadón et al., 2015). En consecuencia, las proyecciones realizadas para el año 2070 deberán ser tomadas con suma cautela. Sin embargo, las perspectivas del cambio climático para la viabilidad de las especies del género señalan que *G. flavomarginatus*, *G. polyphemus*, *G. morafkai* y *G. evgoodei* son las especies que presentan una mayor vulnerabilidad ante la pérdida de áreas de idoneidad en su nicho realizado para el año 2070. Asimismo, considerando la persistencia de las especies estudiadas a través del Último Máximo Glacial, Holoceno Medio y Clima Actual es posible señalar a las áreas de distribución actual de las especies de este género, como refugios post-glaciales.

En conclusión, podemos señalar que dentro del género *Gopherus* existe una dinámica del nicho climático. Sin embargo, esta dinámica es lenta, lo cual las hace vulnerables ante el acelerado cambio climático que actualmente está ocurriendo, ya que no presentan la capacidad de adaptarse a estas variaciones ambientales en tan corto tiempo. Bajo este criterio, *G. flavomarginatus* es la especie que presenta el mayor grado de vulnerabilidad, esto considerando el limitado rango geográfico que ocupa, lo cual da evidencias de su baja capacidad de adaptación. Por lo tanto, la supervivencia de esta

especie y la del resto de las especies del género dependerá de la conservación del hábitat en sus rangos de distribución actual, los cuales deben ser considerados como refugios post-glaciales para este género.

Referencias

- Akçakaya, H. R., S.H.M. Butchart, G. M. Mace, S.N. Stuart, y C. Hilton-Taylor. 2006. Use and misuse of the IUCN Red List criteria in projecting climate change impacts on biodiversity. *Global Change Biology*, 12: 2037–2043.
- Anadón, J.D., E. Graciá, F. Botella, A. Giménez, S. Fahd y U. Fritz. 2015. Individualistic response to past climate changes: niche differentiation promotes diverging Quaternary range dynamics in the subspecies of *Testudo graeca*. *Ecography*, 38: 001–011.
- Anderson, C. A., N. L. Carnagey, M. Flanagan, A. J. Benjamin, J. Eubanks, y J. C. Valentine. 2004. Violent video games: Specific effects of violent content on aggressive thoughts and behavior. *Advances in Experimental Social Psychology*, 36: 199–249.
- Araújo, M. B., y A. T. Peterson. 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, 93: 1527–1539.
- Becerra-López, J.L., U. Romero-Méndez, J. D. Anadón-Herrera, y C. García-De La Peña. 2014. Modelo de nicho potencial de las madrigueras de *Gopherus flavomarginatus* en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85:1870-3453.
- Bisconti, R. et al. 2011. Multiple lines of evidence for demographic and range expansion of a temperate species (*Hyla sarda*) during the last glaciation. *Molecular Ecology*, 20: 5313-5327.
- Bramble, D.M. 1982. *Scaptochelys*. Generic revisión and evolution of gopher tortoise. *Copeia*, 4:102-109.
- Broennimann O., M.C. Fitzpatrick, P.B. Pearman, B. Petitpierre, y L. Pellissier, et al. 2012

- Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 481–497. Available: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x> Accessed 9 March 2012.
- Broennimann, O., B. Petitpierre, C. Randin, R. Engler, V. D. Cola, F. Breiner, M. D'Amén, L. Pellissier, J. Pottier, D. Pio, R. G. Mateo, W. Hordijk, A. Dubuis, D. Scherrer, N. Salamin, y A. Guisan. 2015. ecospat: Spatial Ecology Miscellaneous Methods. R package version 1.1. URL <http://CRAN.R-project.org/package=ecospat>.
- Brook, B.W., 2008. Synergies between climate change, extinctions and invasive vertebrates. *Wildlife Research*, 35: 249–252.
- Canestrelli, D. et al. 2007. Phylogeography and historical demography of the Italian treefrog, *Hyla intermedia*, reveals multiple refugia, population expansions and secondary contacts within peninsular Italy. *Molecular Ecology*, 16: 4808–4821.
- Chazdon, R.L., S. Careaga, C. Webb, y O. Vargas. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs*, 73: 331–348.
- Cox, J. 1987. The breeding bird survey in Florida: 1969-1983. *Fla. Field Nat.*, 15, 29-56.
- Dambach, J., and D. Rödder. 2011. Applications and future challenges in marine species distribution modeling. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 21: 92-100.
- de Pous, P. et al. 2011. Elusive but widespread? The potential distribution and genetic variation of *Hyalosaurus koellikeri* (Gunther, 1873) in the Maghreb. *Amphibia-Reptilia*, 32:385–397.
- Dickinson, V.M., J.L. Jarchow, M.H. Trueblood, y J.C. deVos. 2002. Are free-ranging Sonoran desert tortoises healthy? Pages 242–264 in Van Devender, T.R. (ed.), *The*

- Sonoran desert tortoise: Natural history, biology, and conservation, University of Arizona Press and Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson, Arizona.
- Edwards, T., A. Karl, M. Vaughn, P. Rosen, C. Meléndez Torres, y R. W. Murphy. 2016. The desert tortoise trichotomy: Mexico hosts a third, new sister-species of tortoise in the *Gopherus morafkai*–*G. agassizii* group. *ZooKeys*, 562: 131-158.
- Elith, J., M. Kearney, y S. Phillips. 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 330-342.
- Elith, J., S. J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y. E. Chee, y C. J. Yates. 2011. A statistical of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17: 43-57.
- Esri Inc. 2012. ArcGis Help 10.1, Overlay analysis approaches. http://resources.arcgis.com/en/help/main/10.1/index.html#/Overlay_analysis_approaches/009z000000rt000000/http://resources.arcgis.com/en/help/main/10.1/index.html#/Overlay_analysis_approaches/009z000000rt000000/. Last accessed 01 january 2016.
- Fleagle, J.G. y K.E Reed. 1999, Phylogenetic and temporal perspectives on primate ecology, in: J.G. Fleagle, C.H. Janson, y K. E. Reed, eds., *Primate Communities*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 92–115.
- GBIF, 2012. Recommended practices for citation of the data published through the GBIF Network. Version 1.0 (Authored by Vishwas Chavan), Copenhagen: Global Biodiversity Information Facility. Pp.12, ISBN: 87-92020-36-4. Accessible at http://links.gbif.org/gbif_best_practice_data_citation_en_v1.
- Germano, D. J. y R. B. Bury. 1994. Research on North American tortoises: A critique with suggestions for the future. Pp. 187-204. In: Germano, D. and B. Bury (eds.). *Biology of North American Tortoises*. National Biological Survey, Fish and Wildlife Research 13.

- Graham, C.H. et al. 2004. New developments in museumbased informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 497–503.
- Gutiérrez E., y I. Trejo. 2014. Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 179-188.
- Hannah, L., G.F. Midgley, y D. Millar, 2002. Climate change-integrated conservation strategies. *Global Ecology and Biogeography*, 11: 485–495.
- Heller, N.E., E.S. Zavaleta. 2009. Biodiversity management in the face of climate change: a review of 22 years of recommendations. *Biological Conservation*, 142:14–32.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.
- Hijmans, R. J., S. Phillips, J. Leathwick, y J. Elith. 2013. dismo: species distribution modeling version 0.8-5. URL: <http://CRAN.Rproject.org/package=dismo>.
- Johnson, M.T.J. y J.R. Stinchcombe. 2007. An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 250–257.
- Kareiva, P., A. Chang, y M. Marvier. 2008. Development and conservation goals in World Bank projects. *Science*, 321:1638-1639.
- Kozak, K.H., y J.J. Weins. 2006. Does niche conservatism promote speciation? a case study in North American salamanders. *Evolution*, 60:2604–2621.
- Levin, D.A. 2005. Isolate selection and ecological speciation. *Systematic Botany*, 30:233–241.
- Loarie, S.R., P.B. Duffy, H. Hamilton, G.P. Asner, C.B. Field, y D.D. Ackerly. 2009. The velocity of climate change. *Nature*, 462: 1052–1055.

- McMahon, S.M., S.P. Harrison, W.S. Armbruster, P.J. Bartlein, C.M. Beale, M.E. Edwards, et al. 2011. Improving assessment and modelling of climate change impacts on global terrestrial biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 26: 249–259.
- Merow, C., M. J. Smith, y J. A. Silander. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36: 1058-1069.
- Mooser, O. 1980. Pleistocene fossil turtles from Aguascalientes, State of Aguascalientes. *Universidad Nacional Autonoma de México, Instituto de Geología, Revista*. 4:63-66.
- Morafka, D.J. 1988. Historical biogeography of the Bolson tortoise. *Annals of the Carnegie Museum*, 57:47-72.
- Moreno-Amat, E., R.G. Mateo, D. Nieto-Lugilde, N. Morueta-Holme, J.C. Svenning, y I. García-Amorena. 2015. Impact of model complexity on cross-temporal transferability in Maxent species distribution models: An assessment using paleobotanical data. *Ecological Modelling*, 312: 308-317.
- Muscarella, R., Galante, P.J., Soley-Guardia, M., Boria, R.A., Kass, J.M., Uriarte, M. y Anderson, R.P. 2014. ENMeval: an R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MAXENT ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 1198– 1205.
- Nakazato T, D.L. Warren, y L.C. Moyle. 2010. Ecological and geographic modes of species divergence in wild tomatoes. *American Journal of Botany*, 97: 680-693.
- Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary response to recent climatic change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 637-669.
- Peterson, A.T., M.A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sanchez Cordero, J. Soberon, R.H. Buddemeier, y D.R.B. Stockwell. 2002. Future projections for Mexican faunas under

- global climate change scenarios. *Nature*, 416, 626–629.
- Phillips, S.J., R.P. Anderson, y R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231–259.
- Revell, L.J., L.J. Harmon, y D.C. Collar. 2008. Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. *Systematic Biology*, 57: 591–601.
- Rose, F.L., y F.W. Judd. 1982. Biology and status of Berlandier's tortoise (*Gopherus berlandieri*). Pages 57–70 in R. B. Bury, editor. North American tortoises: conservation and ecology. U.S.D.I. Fish and Wildlife Service Wildlife Research Report 12.
- Sala, O.E., I.F.S. Chapin, J.J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber Sanwald, L.F. Huenneke, R.B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D.H. Lodge, H.A. Mooney, , M. Oesterheld, , N. Leroy Poff, , M.T. Sykes, , B.H. Walker, , M. Walker, D.H. Wall. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770–1774.
- Schoener, T.W.1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51: 408–418.
- Stewart, J.R., A.M. Lister, I. Barnes, y L. Dale'n, 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277: 661–671.
- Swenson, N.G.2006. GIS-based niche models reveal unifying climatic mechanisms that maintain the location of avian hybrid zones in a North American suture zone. *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 717–725.
- Thomas, C.D. et al. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, 427: 145–148.
- Thomas, C.D., A. Cameron, R.E. Green, M. Bakkenes, L.J. Beaumont, Y.C. Collingham,

- B.F.N. Erasmus, M.F. de Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A.S. van Jaarsveld, G.F. Midgley, L. Miles, M.A. Ortega-Huerta, A.T. Peterson, O.L. Phillips, S.E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, 427: 145–148.
- Thomas, C.D., J.K. Hill, B.J. Anderson, S. Bailey, C.M. Beale, R.B. Bradbury, C.R. Bulman, H.P.Q. Crick, F. Eigenbrod, H. Griffiths, W.E. Kunin, T.H. Oliver, C.A. Walmsley, K. Watts, N.T. Worsfold, y T. Yardley. 2011. A framework for assessing threats and benefits to species responding to climate change. *Methods in Ecology and Evolution*, 2: 125–142.
- Tingley M.W., W.B. Monahan, S.R. Beissinger, y C. Moritz. 2009. Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 19637–19643.
- Van Devender, R. W. 1978. Growth ecology of a tropical lizard, *Basiliscus basiliscus*. *Ecology*, 59: 1031-1038.
- Van Devender, T. R. 2002. Deep history of immigration in the Sonoran Desert Region. Pp. 5-24 in B. Tellman (ed.), *Invasive Exotic Species in the Sonoran Region*. University of Arizona Press, Tucson.
- Van Devender, T.R., y J.I. Mead. 1978 Early Holocene and late Pleistocene amphibians and reptiles in Sonora Desert packrat middens. *Copeia*, 3:464-475.
- Varela, S., R. P. Anderson, R. García-Valdés, y F. Fernández-González. 2014. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*, 37: 1084-1091.
- Ward, D. F. 2007. Modelling the potential geographic distribution of invasive ant species in New Zealand. *Biological Invasions*, 9: 723–735.

- Warren, D.L., Glor R.E., Turelli M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62: 2868–2883doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x.
- Warren, D.L., R.E. Glor, M. Turelli. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62: 2868–2883.
- Wiens, J. J., C.H. Graham, D.S. Moen, S.A. Smith, y T.W. Reeder. 2006. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *American Naturalist*, 168:579–596.
- Wiens, J.J., D.D. Ackerly, A.P. Allen, B.L. Anacker, L.B. Buckley, H.V. Cornell, E.I. Damschen, T.J. Davies, J.A. Grytnes, S.P. Harrison, B.A. Hawkins, R.D. Holt, C.M. McCain, y P.R. Stephens. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13:1310-1324.
- Wiens, J.J., D.D. Ackerly, A.P. Allen, B.L. Anacker, L.B. Buckley, H.V. Cornell, E.I. Damschen, T.J. Davies, J.A. Grytnes, S.P. Harrison, B.A. Hawkins, R.D. Holt, C.M. McCain, y P.R. Stephens. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13: 1310-1324.

Capítulo III

Effect of climate change on halophytic grasslands loss and its impact in the viability of *Gopherus flavomarginatus* Legler (1959)

Jorge Luis Becerra-López^a, Ulises Romero-Méndez^b; Numa P. Pavón^a; Gerardo Sánchez-Rojas^a and Aurelio Ramírez-Bautista^{a*}

^aInstituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carretera Pachuca-Tulancingo, Km. 4.5, Ciudad del Conocimiento, Colonia Carboneras, 42184 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.

^bFacultad de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez del Estado de Durango. Av. Universidad s/n, Fraccionamiento Filadelfia, 35010 Gómez Palacio, Durango, México.

* Corresponding author: ramibautistaa@gmail.com

Abstract

The decrease of the habitat is one of the main factors that affect the survival of *G. flavomarginatus*. This study assesses the halophytic grasslands loss over a period of 30 years in the distribution area of the Bolson tortoise and the effects of climate change on the habitat suitability of this grasslands and its possible impact in this tortoise. Grassland loss was assessed by an analysis of symmetric differences and the habitat suitability model was carried out by the method of overlapping layers raster. Our results showed a grassland loss of 63.7%; however, our current habitat suitability model points out that much of the grassland loss has occurred where the environmental conditions are suitable. These results suggest that anthropic activity is a main factor on the habitat disturbance in the study area. Likewise, the models for years 2050 and 2070 under the criteria RCP26, RCP45, and RCP60, suggest that anthropic activity will continue be the main cause of the grassland loss. Therefore, considering the association between the Bolson tortoise and grassland halophyte *Hilaria mutica*, which comprises around 60% of its diet, the viability of the Bolson tortoise depends largely on strategies aimed at protecting the soil that allow the presence of this grassland.

Keywords: *Gopherus flavomarginatus*; spatial distribution; climate change; halophytic grasslands.

In review: Biological Conservation.

Introduction

Climate influences plant and animal distributions due to their requirements related to temperature and humidity (Parmesan and Yohe, 2003; Root et al., 2005; Walther et al., 2005; Lavergne et al., 2006). It has been documented that when climatic factors are extreme, these can exceed the level of tolerance of species, preventing the optimal expression of their life cycles (Gutiérrez and Trejo, 2014). Each species has a tolerance interval to diverse environmental factors (Walther et al., 2002; Hardy, 2003; Dawson and Spannagle, 2009); therefore, its distribution depends on their potential niche and their biological interactions.

Climate change and change of land use are two of the factors that most affect natural systems (Burroughs, 2001; Shafer et al. 2001; Iverson et al. 2008; Harsch et al. 2009; IPCC, 2014). The effect of the climate change is more severe on arid and semiarid ecosystems (Grime et al., 2008) than it is on humid and semihumid ecosystems. Thereon, it has been mentioned that facing loss of vegetation of the arid zone, the presence and animal behavior that feed on desert plants could be modified, generating a decrease in the distribution area and in size of their the populations (Gandiwa and Zisadza, 2010). The effects of the transformation of the vegetation, however, are not uniform for all animal species (Fahrig, 2003). Species' response to environmental change will be determined by their morphological (i.e., body size), ecological (feeding habits, habitat selection; nesting sites), and behavioral characteristics (foraging time, general activity). Therefore, there are species with negative responses by decreasing its abundance and/or its distribution, as well local extinction (Midgley et al., 2007), and other species with positive responses reflected in increasing their abundance and expanding their distribution (Stotz et al., 1996; Thomas et al., 2004; Moritz et al., 2008; Lara et al., 2012).

To assess the effect of the climate change on species distribution ecological niche modeling has been used employing different environmental variables and mathematical algorithms that try to simulate the climate niche of a species and represent it geographically on a map (Parmesan, 2006; Mckenney et al., 2007). In most of the studies, in large spatial scales, have been used only climatic variables for predicting spatial distribution of the species (Araújo and Peterson, 2012; Anadón et al., 2015). In some cases, dealing with local spatial scales, ground and orography variables have been included (Guisan and Hofer 2003, Pearson et al. 2004, Anadón et al. 2007, Marini et al. 2010, Kreakie et al. 2012), for example, the dependence of herbivores specialized on some plants (Kissling et al., 2007). Nevertheless, it is very difficult to determine spatial data of biological interactions; and for this reason the studies where the interactions are used to assess the distribution area of the species are very scarce (Pearson and Dawson, 2003).

Chihuahan desert grasslands provide important resources as habitats and food for sustaining a very rich animal diversity (Vickery et al., 1999). The degradation of grasslands, however, is one of the main causes of biodiversity loss on a global scale (Gavilán, 2008). Given this situation, endemic or native species are the most vulnerable (Contreras-Balderas et al., 2003). *Gopherus flavomarginatus* is an endemic tortoise species of the Bolson of Mapimí zone of the Chihuahuan Desert in north-central México. The Bolson tortoise is considered endangered by IUCN Red List (2015). This species inhabits halophytic grasslands of *Hilaria mutica* on which it feeds, presenting an apparently mandatory association (Aguirre et al., 1979). Therefore, there exists a close interaction between the presence of the grassland and that of the tortoise.

Historically, the Bolson tortoise was distributed from the southwestern USA to the center of México. It is currently confined, however, to the area known as the Bolson of

Mapimí (Lemos-Espinal and Smith, 2007). Considering the few dispersal capacity of the Bolson tortoise and its dependence on the halophytic grass *H. mutica*, it would be expect to a reduction of this grassland brought about by climate change in the Bolson of Mapimí, which would have a strong impact on the viability of the tortoise. Therefore, the goals of this study are: (i) to estimate the change in halophytic grasslands from 1980-2013 period on the current distribution range of *G. flavomarginatus*, (ii) to estimate the projected effect to 2070 of climate change on the distribution of halophytic grasslands distribution in the Chihuahuan Desert, and (iii) to assess the possible impact of the halophytic grasslands changes on the viability of *G. flavomarginatus*.

Materials and methods

Study area

The Chihuahuan Desert (CD) has an approximate area of 507,000 km² and elevations from 800 to 2500 m-asl; it extends from central México northward to southern Texas, Arizona, and New México. The mean annual precipitation varies from 175 mm to 400 mm. The characteristic vegetation is microphyllous desert scrub, desert scrub rosette, desert crasicaule scrub, and grasslands, among others (Rzedowski, 1978). About 80% of the soils are derived from calcareous materials (Sutton, 2000). Halophytic grasslands of *H. mutica* are distributed throughout the Chihuahuan Desert, whereas the tortoise occurs only in the central zone, in the region known as Bolson of Mapimí, where the Mapimí Biosphere Reserve is located (Lemos-Espinal and Smith, 2007).

Zonification of the distribution area of the Bolson tortoise

Sixty one records of *G. flavomarginatus* were identified. With these points we delimited a Minimum Convex Polygon (MCP) of 15,895.5 km² that represents the distributional area of the Bolson tortoise. This polygon then was zoned according to the

densities of the geographic points using the clustering K-means method (Software CrimeStat V. 3.0; 2002).

Influence of the environmental factors on distribution of halophytic grassland

In order to identify loss and gain areas of halophilic grasslands (1980-2013) we used a symmetric difference analysis (Software ArcMap V. 10.1; ESRI, 2012). The analysis was performed by using a Minimum Convex Polygon of 32,300 km² (MCP2) product of add a buffer zone of 10 km around the perimeter of MCP. To this quadrant was added information of land use and vegetation distribution (INEGI, 1991, 2013). Likewise, we provided current environmental data (19 climatic layers) with a spatial resolution of 2.5 minutes (~5 km²), obtained from Worldclim (Hijmans et al., 2005); The bioclimatic variables of Worldclim reflect aspects of temperature and precipitation and have been used successfully for niche models (Jezkova et al., 2009; Davis et al., 2007).

Subsequently, within the area of 32,300 km² were settled 232 quadrants out of 100 km² each one. In each quadrant we added the corresponding value for each bioclimatic variable, as well as the information of presence and absence of the halophytic grasslands. In order to identify the bioclimatic variables that explain the presence and absence of the halophytic grasslands in the study area, we used an analysis of discriminant factors (canonical) under the generalized linear model. All analyses were realized using the software R (version 3.1.3.).

Habitat suitability models

For modeling the habitat suitability of halophytic grasslands under current climatic conditions we used the retained bioclimatic variables in the discriminant analysis. The selected variables were annual mean temperature, mean diurnal range, minimum temperature of the coldest month, annual precipitation, and precipitation of wettest quarter;

as well as substrate texture data (INEGI, 2004). Based on these variables we performed an analysis of frequencies with the purpose of obtaining their tolerance range (maximum and minimum). Later, the habitat suitability was modeled using an Additive Overlay Analysis of layer raster routine (ArcMap V. 10.1), which delimits the potential habitat suitability of one species based on knowledge of its environmental tolerance limits. To these are given a weighting according to the importance of the layer and abundance of the points on the polygon, and the cells are extracted from the raster layer by a logical search. Outlet layers contain only the values of the cells or pixels extracted from the input layer and output layers that were used in the superposition processes.

The same process was used for modeling habitat suitability for the scenario of the climatic change to 2050 and 2070. We used data as scenarios of the climatic change corresponding to the extrapolated with the model Beijing Climate Center Climate System Model (BCC-CSM1-1, this was chosen at random from a group of 19 climate models) for the years 2050 and 2070 under different Representative Concentration Pathways (RCP), RCP26 (RCP26 = +2.6 W/m²), RCP45 (RCP45 = +4.5 W/m²), RCP60 (RCP60 = +6.0 W/m²), and RCP85 (RCP85 = +8.5 W/m²) were used as scenarios of the climatic change. Under the scenario RCP26 a minor intensity of the effects of the climate changes is expected, while with the scenario RCP85 the intensity will be greater (Weyant et al., 2009). The emergence of new technologies and recent assumptions about socioeconomic development, as well as observations of environmental factors such as land use and land cover change have been considered in this new generation of scenarios (Moss et al., 2010; Rogelj et al., 2012; van Vuuren et al., 2012). The RCPs explicitly explore the impact of different climate policies in addition to the no-climate-policy SRES scenarios (van Vuuren et al., 2011b) and provide an important reference point to investigate the potential

implications of climate change on ecosystems (van Vuuren et al., 2011a).

Model validation

Considering that the curve Receiver Operating Characteristic (ROC) is obtained from data of presence/absence, and in models of raster overlay layer were used only data of presence; in this study we performed by the interpolation method of Kriging ($Z(s) = \mu + \varepsilon(s)$) to estimate uncertainty associated to the predictive values for each model using the Software ArcMap 10.1. This analysis uses all data to estimate the tendency of the models, eliminating each placement (one data at the time) and recalculating the model with the remaining data (process of cross-validation). Finally, the predicted values by Kriging were compared with observed values of the built models taking as reference the area under the curve (AUC) obtained by the curves ROC.

To determine the accuracy of the models we took the references of the area under the curve (AUC), which vary from 0 to 1. The closer the value of AUC is to 1 indicates that the model is working well, in contrast with values closer to or under 0.5, which imply that the model is not more informative than obtained randomly.

Exchange rate

To assess the climate change impact on the habitat suitability of the halophytic grasslands we obtained the percentage change for each scenario using the following formula (Gutiérrez and Trejo, 2014):

$$\% \text{ of change} = [(S1 - S0) / S0] * 100,$$

Where:

$S0$, is the total surface of the study area, according to the base scenario.

$S1$, is the total surface occupied in the study area under change conditions.

Results

Three zones in the distribution area of *G. flavomarginatus* were identified. These zones were classified as “A” with 2,649.99 km², “B” with 5,472.21 km², and “C” with 2,657.11 km² (Fig. 1). The area “A” coincides with the polygon of the Reserve of Mapimí Biosphere, and it is the lesser extension of the three identified areas (Fig. 1). For MCP2 (quadrant of 32,300 km²), in a period of 30 yrs, we recorded a halophytic grasslands loss ca. 1,286.66 km² and a gain of 518 km² (Fig. 1); therefore, for the year 2013 the extension of the halophytic grasslands in the PMC was 1350.44 Km². The transformed Wilks value, obtained from discriminant analysis shows that the null hypothesis should be rejected ($\chi^2=56.47856$, g.l.= 18, $p = 0.000007$); therefore, the two discriminant groups (presence and absence) should be considered as distinct.

All models had values of AUC higher than 0.9, which indicates low levels of commission and omission. The current model habitat suitability identifies the greatest part of the localities where halophytic grasslands had been reported (CONABIO, 2015) (Table 1, Fig. 2); the projected habitat suitability for Chihuahuan Desert shows that habitat suitability loss was relatively low for the scenarios RCP 26, RCP45, and RCP60 for the years 2050 and 2070 (Table 2, Fig. 2). Under the scenario RCP85 for the years 2050 and 2070, however, the models of habitat suitability show a loss of 43.18% and 89.3%, respectively. Considering the scenario RCP85 for year 2050, halophytic grasslands only it remains in B area; while for year 2070 disappear completely the habitat suitability in the current distribution area of the Bolson tortoise (Table 2, Fig. 2). Under the scenario RCP85 for 2050 y 2070, the loss of habitat suitability for grassland halophytic was much higher than for the rest of the scenarios (Table 2). In RCP26 we obtained the lower estimates of reductions of habitat suitability for grasslands.

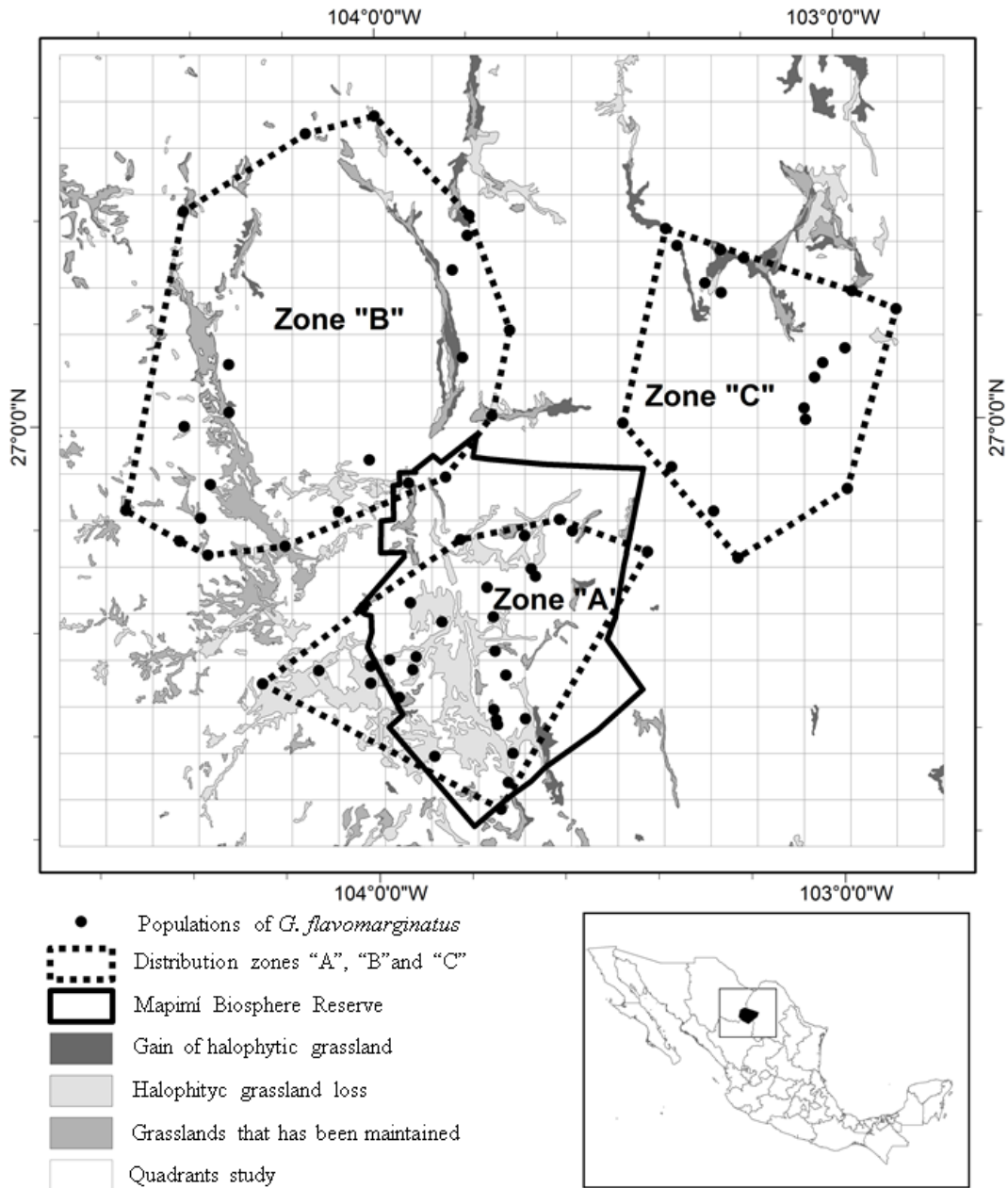


Figure 1. Distribution of gain and loss of the halophytic grassland in an area of 32,300 km². Black spots show populations of *G. flavomarginatus*; dotted lines show distribution zones "A", "B" and "C" of the species; the black line indicates the Mapimí Biosphere Reserve; dark grey color shows the zones with gain of halophytic grassland; light grey color shows the zones of halophytic grassland loss; medium grey color shows areas with grasslands that has been maintained; the grid make reference to squares of 100km² in the study area.

Table 1. Habitat suitability for distribution of *G. flavomarginatus* considering the different climatic scenarios assessed.

Habitat suitability	Area A	Area B	Area C
Current habitat suitability	1,087.99 km ²	999.49 km ²	594.04 km ²
Habitat suitability RCP26-2050	1,087.56 km ²	999.48 km ²	594.02 km ²
Habitat suitability RCP45-2050	1,007.85 km ²	1,027.28 km ²	0 km ²
Habitat suitability RCP60-2050	1,179.83 km ²	1,065.37 km ²	624.11 km ²
Habitat suitability RCP85-2050	143.066 km ²	1,023.241 km ²	0 km ²
Habitat suitability RCP26-2070	1,087.43 km ²	999,46 km ²	593.92 km ²
Habitat suitability RCP45-2070	1,008.61 km ²	1,117.54 km ²	657.39 km ²
Habitat suitability RCP60-2070	921.69 km ²	999.77 km ²	510.25 km ²
Habitat suitability RCP85-2070	0 km ²	25.7 km ²	0 km ²

Table 2. Change rate of the habitat suitability area for halophytic grassland for Chihuahuan Desert considering current and future climatic conditions (2050 and 2070) under concentrations of greenhouse gases RCP26, RCP45, RCP60, and RCP85.

Current model	Model 2050	Model 2070	Model 2050	Model 2070	Model 2050	Model 2070	Model 2050	Model 2070
	RCP26		RCP45		RCP60		RCP85	
29,715.73	27,413.14	26,133.87	23,414.74	26,644.12	26,401.96	22,390.37	16,288.26	5,546.78
Change rate (%)	-7.74	-12.05	-21.20	-10.33	-11.15	-24.65	-45.18	-81.33

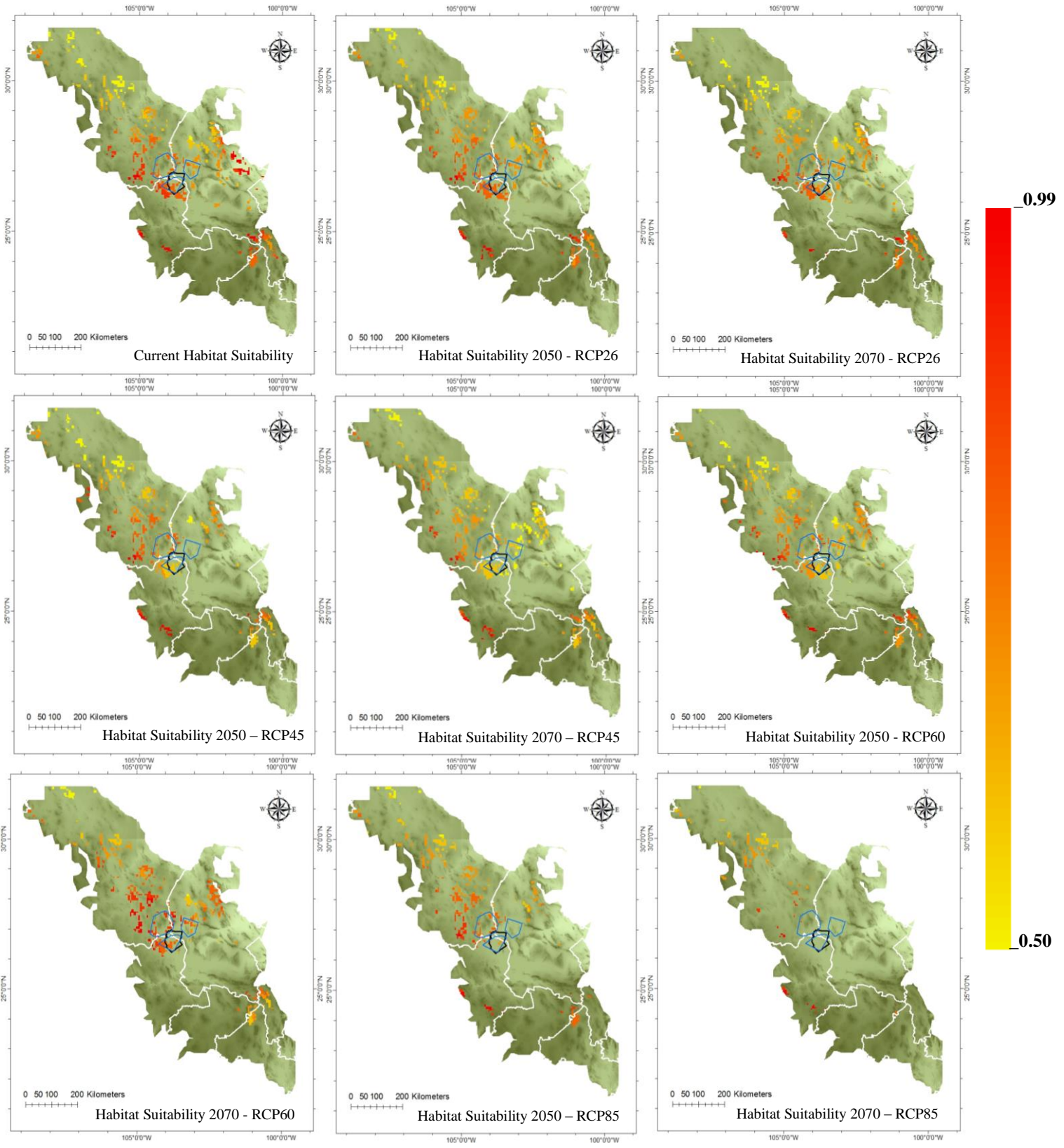


Figure 2. Habitat suitability models of the halophytic grasslands projected for Chihuahuan Desert. White lines show states boundaries; black lines refer to the Mapimí Biosphere Reserve; blue lines indicate distribution zones of *G. flavomarginatus*.

Discussion

The results of this study show that halophytic grassland loss in the current distribution area of *G. flavomarginatus* has been a continuous process, inasmuch as in a period of 30 years its reduction has been 63.7%, with the area “A” being the most affected. In this context, halophytic grasslands for the Chihuahuan Desert has been attributed to the climatic change and to the anthropic factors (e.g., agriculture and cattle; Vavra et al., 1994; Bahre, 1995; Archer et al. 1995; Hodgson and Illius, 1996; Aguirre et al., 1997; Moleele and Perkins, 1998; Van Auken, 2000). Regarding the matter, Archer (1994) indicated that the grassland loss is an event that is happening in arid and semiarid ecosystems worldwide; while Comstock and Ehleringer (1992) and Cook and Irwin (1992) pointed out that the climate is the main factor to explain the variation in vegetational patterns.

The current habitat suitability model of this study indicates that climatic conditions of the area showing the highest loss of halophytic grassland inside of the distribution range known of *G. flavomarginatus* (area “A”) are suitable for the presence of this grassland. Data on land use and vegetation presented by Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI, 2013), however, show that area “A” and its surroundings present a strong agricultural and cattle impact. Likewise, it has been noted that reduction and fragmentation of the vegetation cover in the Natural Protected Area of Mapimí Biosphere placed inside of Zone “A” is caused by overgrazing (CONANP, 2006). In this manner, based on this information, it is possible to point out that beyond the influencing of the environmental factors in determining the presence or absence of halophytic grassland, anthropic activities are the main factors that are influencing the loss of this grassland in the current distribution area of the Bolson tortoise by causing fragmentation of this corridor route of halophytic grassland among zones A, B, and C.

In this context, it has been documented that changes in vegetal species distribution promotes that animal species also modify their behavior and distribution (Gurd et al., 2001; Steffan-Dewenter et al., 2002). When individuals of one species, however, are not able to disperse that allowing them to colonize new areas with suitable habitat quality or not present a wide range of physiological tolerance, then their extinction is highly likely (Holt, 1990; Kattan and Murcia, 2003; Brooks et al., 2004; Uezu et al., 2005; Wilcox and Thurow, 2006). In this regard, it has been pointed out that this situation is frequently observed in specialist species (Gascon et al., 1999). For example, it has been documented that grassland fragmentation in the Chihuahuan Desert has affected the biological biodiversity causing isolation and reduction in 60% of the bird populations that inhabit grasslands (Desmond et al., 2005). Likewise, in *Cynomys mexicanus*, an endangered mammal and strongly associated with halophytic grassland in the Chihuahuan Desert, it has been seen that the distance between colonies of this species increase with the grassland fragmentation, by preventing natural dispersal and the interactions of the animals among populations (Yeaton and Flores-Flores, 2006).

For the lizard species *Uma exul* and *Uma paraphygas*, it has been reported that their specificity on dune ecosystems and their low dispersal capacity reduce the probability of migration to places where the habitat conditions are suitable to live. These two species show very low genetic variability; therefore, it has been pointed that these species are in critical condition because of the transformation of their habitat (Gadsden et al., 1993; Gadsden, 1997; Ballesteros-Barrera et al., 2007). Likewise, since 1987, in 20 of 50 amphibian species of cloud forest from Monte Verde, Costa Rica, including the endemic Golden Frog (*Incilius periglenes*), as well species of the *Anolis* genus have disappeared because of habitat fragmentation (Schneider, 1999).

Accordingly, considering the association between the Bolson tortoise and the halophytic grass *H. mutica* that comprises 60% of its diet (Aguirre et al., 1979), and taking into account the reduction of food availability in the environment, the Bolson tortoise tends to reduce its home range (Hoogland, 2006). Therefore, its low dispersal ability (Ureña-Aranda et al., 2015), low genetic variability (Ureña-Aranda and Espinosa de los Monteros, 2012), and fragmentation and loss of grassland *H. mutica* are the main threats for the Bolson tortoise, because these factors favor isolation of the populations of this tortoise by intensifying the low genetic variability of the species. These conditions promote less resistance to extreme temperatures, drought events, change in food availability, emerging diseases, among other features, thus causing population extinction (Hoelzel et al. 2002; Russello et al. 2004; Zhang et al. 2004).

On the other hand, expectations of climate change for years 2050 and 2070 under scenarios RCP26, RCP45, and RCP60 show a slight decrease in habitat availability for halophytic grassland in the Chihuahuan Desert. Zones A and B, however, show relative stability. This suggests that fragmentation of halophytic grassland in the range of the Bolson tortoise will depend of the change in land use. Under conditions of a pessimistic scenario (RCP85), however, change rate of the habitat suitability area for halophytic grassland in the Chihuahuan Desert for years 2050 and 2070 will be of -45.186 and -81.333%, respectively. Under this scenario, therefore, the viability of the Bolson tortoise is heavily compromised.

In conclusion, viability of the Bolson tortoise will depend on the strategies of protection and conservation of the land allowing for the presence of halophytic grassland composed of *H. mutica*. In this regard, conservation programs for the Bolson tortoise and its habitat currently are addressed mainly within the Mapimí Biosphere Reserve; however,

according to the available evidence, this zone is strongly affected by anthropogenic factors. Likewise, monitoring programs of the populations and habitat conditions of the Bolson tortoise are performed in an area of 1 km² scattered inside of the Protected Natural Area (CONANP, 2016). Faced with this situation, planning conservation programs of the habitat for allowing connection of the populations inside and outside of the Protected Natural Area are needed. Therefore, we propose protection of the A, B, and C zones and the connections among them, so that in this way genetic interchange among populations can be favored. On the other hand, due to threats of climate change, it is necessary to develop an ex situ conservation program for *G. flavomarginatus* as well as the conservation of the area that show a habitat suitability outside of the current distribution range of the Bolson tortoise, thinking about reintroduction of the species. Also, it is necessary to point out that the algorithms of potential area of habitat suitability involve a certain level of uncertainty that becomes worse in the projections to simulated scenarios (Pearson et al., 2006). We consider, however, that our results provide an early warning about the possible consequences of the current activities on land use and the climate change due to increasing temperature.

Acknowledgments

We thank to the members of the Tlahualilo, Durango, commonality and the Mapimí Biosphere Reserve administration for the logistic help to carry out this study; also we thank Larry David Wilson for reading and improving the manuscript.

References

- Araújo, M.B., and A.T. Peterson. 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, 93: 1527–1539.
- Aguirre, G., D.J. Morafka, and G.A. Adest. 1997. Conservation strategies for the Bolson tortoise, *Gopherus flavomarginatus*, in the Chihuahuan Desert, in: Van Abbema, J. (Eds), Proceedings: Conservation, Restoration, and Management of Tortoises and Turtles-An International Conference, New York Turtle and Tortoise Society, State University of New York, pp. 333-338.
- Anadón, J.D., E. Graciá, A. Giménez, S. Fahd, and U. Fritz. 2015. Individualistic responses to climate changes: niche differentiation promotes diverging Quaternary range dynamics in the subspecies of *Testudo graeca*. *Ecography*, 38: 956-966.
- Anadón, J.D., et al. 2007. Assessing changes in habitat quality due to land use changes in the spur-thighed tortoise *Testudo graeca* using hierarchical predictive habitat models. *Diversity and Distributions*, 13: 324–331.
- Aguirre, G., G.A. Adest, M. Recht, and D.J. Morafka. 1979. Preliminary investigations of the movements, thermoregulation, population structure and diet of the Bolson tortoise (*Gopherus flavomarginatus*) in the Mapimí Biosphere Reserve, Durango, México. Proceedings Desert Tortoise Council, pp. 149-165.
- Archer, S., D.S. Schimel, and E.A., Holland. 1995. Mechanisms of shrubland expansion: land use, climate, or CO₂? *Climatic Change*, 29: 91–99.
- Archer, S. 1994. Woody Plant Encroachment into Southwestern Grasslands and Savannas: Rates, Patterns and Proximate Causes. In: Vavra, M., Laycock, W., Pieper, R., (Eds.), *Ecological Implications of livestock herbivory in the West*. S.R.M., Denver, CO., pp. 13-68.

- Bahre, C.J., 1995. Human impacts on the grasslands of southeastern Arizona. In: McClaran, M.P., Van Devender, T.R. (Eds.), *The desert grassland*. The University of Arizona, Tucson, pp. 230–264.
- Ballesteros-Barrera, C., E. Martínez-Meyer, and H. Gadsden. 2007. Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution of two microendemic lizards, genus *Uma*, of Northern México. *Journal of Herpetology*, 41: 733-740.
- Brooks, M.L., C.M. D'Antonio, D.M. Richardson, J.B. Grace, J.E. Keeley, J.D. Ditomaso, R.J. Hobbs, M. Pellant, and D. Pyke. 2004. Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioScience*, 54: 677–688.
- Burroughs, W.J., 2001. *Climate change a multidisciplinary approach*. Cambridge University Press, London, p. 248.
- Comstock, J.P., and J.R. Ehleringer. 1992. Plant adaptation in the Great basin and Colorado Plateau. *Great Basin National*, 52: 195–215.
- Contreras-Balderas, S., P. Almada-Villela, M.L. Lozano-Vilano, and M.E. García-Ramírez. 2003. Freshwater fish at risk or extinct in Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 12: 241-251.
- Cook, J.G., and L.L. Irwin. 1992. Climate–vegetation relationships between the Great Plains and Great Basin. *The American Midland Naturalist*, 127: 316–326.
- CONABIO, (Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2015. Recuperado el 02 de Diciembre de 2015 de: http://www.biodiversidad.gob.mx/ecosistemas/images/mapa3_3.jpg
- CONANP, (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2016. Monitoreo de la tortuga del Bolsón (*Gopherus flavomarginatus*) en la Reserva de Biosfera Mapimí [online]. Available from [24 February 2016]

- CONANP, (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2006. Programa de conservación y manejo Reserva de la Biosfera Mapimí, México.
- Davis, E.D., M.S. Koo, C. Conroy, J.L. Patton, and C. Moritz. 2007. The California Hotspots Project: identifying regions of rapid diversification of mammals. *Molecular Ecology*, 17: 120–138.
- Dawson, B., and M. Spannagle. 2009. *The complete guide to climate change*. Routledge, New York, p. 394.
- Desmond, M.J., K.E. Young, B.C. Thompson, R. Valdez, T.A. Lafon, 2005. Habitat associations and conservation of grassland birds in the Chihuahuan Desert Region: two case studies in Chihuahua, México. In: Cartron, J.L.E., Ceballos, G., Felger, R.S. (Eds.), *Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern México*. Oxford University Press, New York, pp. 439-51.
- Esri Inc. 2012. ArcGis Help 10.1, Overlay analysis approaches. http://resources.arcgis.com/en/help/main/10.1/index.html#/Overlay_analysis_approaches/009z000000rt000000/http://resources.arcgis.com/en/help/main/10.1/index.html#/Overlay_analysis_approaches/009z000000rt000000/. Last accessed 01 junaury 2016.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 487- 515.
- Gadsden, H.E., 1997. Autoecología de las lagartijas de arena *Uma paraphygas* y *Uma exsul* (Sauria: Phrynosomatidae) en las dunas del Bolsón de Mapimí. Informe final del Proyecto L173. Electronically published on the internet, URL: www.conabio.com.
- Gadsden, H.E., F. R. Méndez de la Cruz, R. Gil Martínez, y G. Casas-Andreu. 1993. Patrón reproductor de una lagartija (*Uma paraphygas*) en peligro de extinción. *Boletín de*

- la Sociedad Botánica de México, 5: 42–50.
- Gandiwa, E., and P. Zisadza. 2010. Wildlife management in Gonarezhou National Park, southeast Zimbabwe: Climate change and implications for management. *Nature and Fauna*, 25: 95-104.
- Gascon, C., T.E. Lovejoy, R.O. Bierregaard, J. R. Malcolm, P. C. Stouffer, H. Vasconcelos, W. F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher, and S. Borges. 1999. Matrix habitat and species persistence in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, 91: 231- 239.
- Gavilán, R.G., 2008. La vegetación de alta montaña. In: Redondo, M., M. Palacios, F. López, T. Santamaría, y D. Sánchez, (Eds.), *Avances en biogeografía*. Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Geografía e Historia, Madrid, pp. 165-174.
- Guisan, A., U. Hofer. 2003. Predicting reptile distributions at the mesoscale: relation to climate and topography. *Journal of Biogeography*, 30: 1233–1243.
- Gurd, D.B., T.D., Nudds, and D.H. Rivard. 2001. Conservation of mammals in eastern North American wildlife reserves: how small is too small? *Conservation Biology*, 15: 1355–1363.
- Gutiérrez, E., y I.Trejo. 2014. Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 179-188.
- Grime, J.P., J.D. Fridley, A.P. Askew, K. Thompson, J.G. Hodgson, and C.R. Bennett. 2008. Long-term resistance to simulated climate change in an infertile grassland. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U S A*, 105: 10028–10032.
- Hardy, J. T., 2003. *Climate Change: Causes, Effects and Solutions*. John Wiley and Sons, West Sussex, England.

- Harsch, M.A., P.E. Hulme, M.S. McGlone, and R.P. Duncan. 2009. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*, 12: 1040–1049.
- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.
- Hoelzel, A.R., R.C. Fleischer, C. Campagna, B.J. Le Boeuf, and G. Alvord. 2002 Impact of a population bottleneck on symmetry and genetic diversity in the northern elephant seal. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 567–575.
- Hodgson, J., and A.W. Illius. 1996. The ecology and management of grazing systems. CAB International. Wallingford, United Kingdom, pp.466.
- Hoogland, L.J., 2006. Conservation of the Blacktailed Praired Dog. Saving North America's Western Grasslands. Island Press, pp.350.
- Holt, R.D. 1990. The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 311–315.
- INEGI, 1991. Conjunto de datos vectoriales de la carta de uso del suelo y vegetación: escala 1: 250 000. Serie I (continuo nacional). Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- INEGI, 2004. Conjunto de datos vectorial edafológico: escala 1:250000. Serie II (continuo nacional). Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- INEGI, 2013. Conjunto de datos vectoriales de la carta de uso del suelo y vegetación: escala 1: 250 000. Serie V (continuo nacional). Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- IPCC, (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2014. Climate Change 2013: The

- physical science basis: Working group I contribution to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press.
- IUCN, 2015. IUCN Red List of Threatened Species. Available at: <http://www.iucnredlist.org/details/9402/0>. (Accessed: 09 November 2015).
- Iverson, L.R., A.M. Prasad, S.N. Matthews, and M. Peters. 2008. Estimating potential habitat for 134 eastern US tree species under six climate scenarios. *Forest Ecology and Management*. 254: 390–406.
- Jezkova, T., J.R. Jaeger, Z.L. Marshall, and B.R. Riddle. 2009. Pleistocene impacts on the phylogeography of the Desert Pocket Mouse (*Chaetodipus penicillatus*). *Journal of Mammalogy*, 90: 306–320.
- Kattan, G. H., and C. Murcia. 2003. A review and synthesis of conceptual frameworks for the study of forest fragmentation. In: (Bradshaw, G.A., H.A.Mooney (Eds.), *How landscapes change: human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas*. Springer-Verlag, New York, pp. 183-200.
- Kissling, W.D., C. Rahbek, and K. Böhning-Gaese. 2007. Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*,. 274: 799–808.
- Kreakie, B.J., Y. Fan and T.H. Keitt. 2012. Enhanced migratory waterfowl distribution modeling by inclusion of depth to water table data. *PLoS ONE* 7(1), e30142 doi,101371/journalpone0030142.
- Lara, C., T.P. Feria-Arroyo, J. Dale, J. Muñoz. M.C. Arizmendi, J.F. Ornelas, R. Ortíz-Pulido, C.I. Rodríguez-Flores, R. Díaz-Valenzuela, V. Martínez-García, A. Diaz-Palacios, R. Partida, P.L. Enríquez, J.L. Rangel-Salazar, and J. Schondube. 2012. Potential effects of the climate change in the distribution of hummingbirds: a study

- case with hummingbirds from the genus *Amazilia* and *Cynanthus*. *Ornitología Neotropical*, 23: 57-70.
- Legler, J.M., 1959. A new tortoise, genus *Gopherus*, from North-Central Mexico. *Univ. Kansas Publ. Museum of Natural History*, 5: 335-343.
- Lavergne, S., J. Molina, and M. Debussche. 2006. Fingerprints of environmental change on the rare Mediterranean flora: a 115-year study. *Global Change Biology*, 12: 1466–1478.
- Lemos-Espinal, J., and H. Smith. 2007. *Anfibios y reptiles del estado de Chihuahua, México*. UNAM-CONABIO, México, pp. 550.
- Levine, N. CrimeStat III: A Spatial Statistics Program for the Analysis of Crime Incident Locations (version 3.0). Washington, DC: Ned Levine and Associates, Houston TX, National Institute of Justice; 2002.
- Marini, M.Â., M. Barbet-Massin, L.E. Lopes, and F. Jiguet. 2010. Predicting the occurrence of rare Brazilian birds with species distribution models. *Journal of Ornithology*, 151: 857-866.
- McKenney D.W., J.H. Pedlar, K. Lawrence, K. Campbell, and M.F. Hutchinson. 2007. Potential impacts of climate change on the distribution of North American trees. *BioScience*, 57: 939–948.
- Midgley, G.F., W. Thuiller, and S.I. Higgins. 2007. Plant species migration as a key uncertainty in predicting future impacts of climate change on ecosystems: progress and challenges. In: Canadell, J.G., D.E. Pataki, and L.F. Pitelka (Eds.), *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer, New York, pp. 129–137.
- Moleele, N.M., J.S. Perkins. 1998. Encroaching woody plant species and boreholes: is cattle density the main driving factor in the Olifants Drift communal grazing lands,

- south-eastern Botswana? *Journal of Arid Environments*, 40: 245–253.
- Moritz, C., J.L. Patton, C.J. Conroy, J.L. Parra, G.C. White, S.R. Beissinger. 2008. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science*, 322: 261-264.
- Moss, R., J.A. Edmonds, K.A. Hibbard, M.R. Manning, S.K. Rose, D.P. van Vuuren, T. Carter, S. Emori, M. Kainuma, T. Kram, G.A. Meehl, G.F.B. Mitchell, N. Nakicenovic, K. Riahi, S.J. Smith, R.J. Stouffer, A.M. Thomson, J.P. Weyant, and T.J. Wilbanks. 2010. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*, 463: 747-756.
- Pearson, P.N., C.J. Nicholas, J.M. Singano, P.R. Bown, H.K. Coxall, B.E. van Dongen, B.T. Huber, A. Karega, J.A. Lees, E. Msaky, R.D. Pancost, M. Pearson, and A.P. Roberts. 2004. Paleogene and Cretaceous sediment cores from the Kilwa and Lindi areas of coastal Tanzania: Tanzania Drilling Project Sites 1–5. *Journal of African Earth Sciences*, 39: 25–62.
- Pearson, R.G., W. Thuiller, M.B. Araujo, E. Martínez-Meyer, L. Brotons, C. McClean, L. Miles, P. Segurado, T.P. Dawson, and D.C. Lees. 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*. 33: 1704-1711.
- Pearson, R.G., and T.P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12: 361–371.
- Parnesan, C., 2006. Ecological and evolutionary response to recent climatic change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 637-669.
- Parnesan, C., and G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37–42.

- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rzedowski, J., 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Rogelj, J., M. Meinshausen, and R. Knutti. 2012. Global warming under old and new scenarios using IPCC climate sensitivity range estimates. *Nature Climate Change*, 2: 248–253.
- Root, T.L., D.P., MacMynowski, M.D., Mastrandrea, and S.H., Schneider. 2005. Human-modified temperatures induce species changes: joint attribution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 102: 7465–7469.
- Russello, M.A., E. Gladyshev, D. Miquelle, and A. Caccone. 2004. Potential genetic consequences of a recent bottleneck in the Amur tiger of the Russian far east. *Conservation Genetics*, 5: 707–713.
- Shafer, S.L., P.J. Bartlein, and R.S. Thompson. 2001. Potential changes in the distribution of western North America tree and shrub taxa under future climate scenarios. *Ecosystems*, 4: 200–215.
- Schneider, S.H., 1999. Amphibian declines in the cloud forest of Costa Rica: responses to climate change? USGCRP Seminar, 29 September 1999.
- Stotz, D., J. Fitzpatrick, T. Parker, and D. Moskovits. 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago. EE.UU.
- Steffan-Dewenter, I., U. Münzenberg, C. Bürger, C. Thies, and T. Tschardt. 2002. Scale-dependent effects of landscape structure on three pollinator guilds. *Ecology*, 83: 1421–1432.
- Sutton, A., 2000. *El Desierto Chihuahuense, nuestro desierto*. Fondo Mundial para la

Naturaleza. URL:<http://www.pronatura.org>.

Thomas, C.D., A. Cameron, R.E. Green, M. Bakkenes, L.J. Beaumont, Y.C. Collingham, B.F.N. Erasmus, M.F. de Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A.S. van Jaarsveld, G.F. Midgley, L. Miles, M.A. OrtegaHuerta, A.T. Peterson, O.L. Phillips, and S.E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, 427: 145-148.

Uezu, A., J.P. Metzger, and J.M. Vielliard. 2005. The effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation*, 123: 507–519.

Ureña-Aranda C.A., and J.A. Espinosa de los Monteros Solís. 2012. The genetic crisis of the Mexican Bolson tortoise (*Gopherus flavomarginatus*: Testudinidae). *Amphibia Reptilia*, 33: 45-53.

Ureña-Aranda, C.A., O. Rojas-Soto, E. Martínez-Meyer, C. Yáñez-Arenas, R. Landgrave Ramírez, A., and Espinosa de los Monteros. 2015. Using Range-Wide Abundance Modeling to Identify Key Conservation Areas for the Micro-Endemic Bolson tortoise (*Gopherus flavomarginatus*). *PLoS ONE* 10(6): e0131452. doi:10.1371/journal.pone.0131452.

van Vuuren, D.P., K. Riahi, R. Moss, J. Edmonds, A. Thomson, N. Nakicenovic, et al., 2012. A proposal for a new scenario framework to support research and assessment in different climate research communities. *Global Environmental Change*, 22: 21–35.

van Vuuren, D.P., J. Edmonds, M. Kainuma, K. Riahi, and J. Weyant. 2011a. A special issue on the RCPs. *Climatic Change*, 109: 1–4.

van Vuuren, D.P., J. Edmonds, M. Kainuma, K. Riahi, A. Thomson, K. Hibbard, et al.,

- 2011b. The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change*, 109, 5–31.
- Van Auken, O.W., 2000. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 31:197–215.
- Vavra, M., W. Laycock, and R. Pieper. 1994. Ecological implications of livestock herbivory in the West. Society for Range Management, Denver, Colorado.
- Vickery, P., P. Tubaro, J. Silva, B. Peterjohn, J. Herkert. 1999. Conservation of grassland birds in the Western Hemisphere. *Studies in Avian Biology*, 19: 2-26.
- Walther, G.R., S. Berger, and M.T. Sykes. 2005. An ecological “footprint” of climate change. *Archive of "Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272: 1427–1432.
- Walther, G., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. Beebee, J. Fromentin and F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389-395.
- Weyant J., C. Azar, M. Kainuma, J. Kejun, N. Nakicenovic, P. Shukla, et al., 2009. Report of 2.6 versus 2.9 Watts/m² RCPP evaluation panel. Integrated Assessment Modeling Consortium.
- Wilcox, B.P., and T.L. Thurow. 2006. Emerging issues in rangeland ecohydrology: vegetation change and the water cycle. *Rangeland Ecology and Management*, 59: 220–224.
- Yeaton, R.I., and J.L. Flores-Flores. 2006. Patterns of occurrence and abundance in colony complexes of the mexican prairie dog (*Cynomys mexicanus*) in productive and unproductive grasslands. *Acta Zoologica Mexicana*, 22: 107-130.
- Zhang, B., S.G. Fang, and Y. M. Xi. 2004. Low genetic diversity in the Endangered crested

ibis (*Nipponia nippon*) and implications for conservation. *Bird Conservation International*, 14: 183–190.

Capítulo IV

Plant cover effect on Bolson tortoise (*Gopherus flavomarginatus*: Testudinidae) burrow use

Becerra-López^{1*}, Jorge Luis; Cristina García-De la Peña²; Ulises Romero-Méndez² and Aurelio Ramírez-Bautista¹

¹Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carretera Pachuca-Tulancingo, Km. 4.5, Ciudad del Conocimiento, Colonia Carboneras, 42184 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.

²Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez del Estado de Durango. Av. Universidad s/n, Fraccionamiento Filadelfia, 35010 Gómez Palacio, Durango, México.

* Corresponding author: biologo.jlbl@gmail.com

Abstract

The Bolson tortoise, *Gopherus flavomarginatus*, occurs within a restricted geographical area in the Mexican Chihuahuan desert. We analyzed the variation in surface microhabitat with relation to the burrow occupancy for this tortoise at the Mapimí Biosphere Reserve, Mexico. In summer 2010, we monitored burrow activity (active, inactive, or abandoned) and measured environmental factors that might influence the tortoise's burrow occupancy (air temperature, relative humidity and substrate temperature, both inside and outside the burrow, and the plant cover around it). Discriminant analysis was used to identify the importance of these variables influencing burrow occupancy. Correlation and linear regression analyses were performed to quantify the relation between environmental factors in the sampled burrows. **Results.** Sixty-one burrows were identified at the Tortugas locality. High occupancy scores were associated with low substrate temperature and high relative humidity inside the burrow (97.9% of the total variation). Plant cover was inversely proportional to substrate temperature inside the burrow. These results suggest the importance the density of plants surrounding the tortoise's burrow as a key factor influencing the burrow microclimate and occupancy by the tortoises. **Conclusions.** *G. flavomarginatus* inhabits burrows, in part, based on microhabitat structure, with plant cover being a main factor influencing burrow occupancy. Our findings indicate that human land use and vegetation management are important for conserving Bolson tortoises, and for understanding habitat conditions necessary for the successful establishment of populations elsewhere.

Keywords: *Gopherus flavomarginatus*; burrow; plant cover; habitat; temperature; microclimate.

In review: Journal Animal Biodiversity and Conservation

Introduction

Research on the ecology of ectothermic organisms has established the importance of vegetation structure for their microhabitat selection (Hertz et al. 1994, Vitt et al. 1997, Litzgus and Brooks 2000, Bryant et al. 2002). Changes in vegetation produce variations in other microhabitat attributes, like light intensity, wind speed, and air and soil temperatures (Pringle et al. 2003). Variation in these features influence thermoregulatory options and activity levels in ectotherms (Adams and Decarvalho, 1984; Huey 1982, 1991; Huey and Kingsolver 1989; Webb et al. 2005; Turbill et al. 2011), resulting in greater impact on species that are thermally sensitive to changes in habitat structure (Walther et al. 2002; Pringle et al. 2003).

Population ecology theory predicts that in a changing environment, a population can adapt to new conditions, migrate to a place that favors its survival, or become extinct (Pease et al. 1989). Long term studies have established relationships between changes in vegetation density and animal movements and extirpations of populations with small distributions (Fitch 1999; Holmes and Sherry 2001). When populations with high habitat specificity and narrow distributions are not able to shift to new areas with more favorable conditions, population extirpations or species extinctions could result (Pringle et al. 2003).

The Bolson tortoise, *Gopherus flavomarginatus* (Figure 1), is North America's least known tortoise; it is considered endangered by IUCN Red List (2015), and has a geographical distribution restricted to the Mapimí Basin in the Mexican Chihuahuan Desert (Aguirre et al. 1984). This restricted distribution is likely due to specific habitat requirements (Aguirre et al. 1997), including constant temperatures and humidity levels throughout the year, as *G. flavomarginatus* seems to have a limited thermoregulation capacity (Adest et al. 1989). Here we report an analysis of microhabitat variation in relation

to *G. flavomarginatus* occupancy of burrows. Objectives included: 1) characterizing environmental factors linked to thermoregulation and relative humidity levels, and 2) determining how these factors are related to plant cover. This information can increase understanding of this species' response to variation among microhabitats, and support conservation efforts for this species.



Figure 1. *Gopherus flavomarginatus* (Bolson tortoise), photographer: Jorge Luis Becerra-López.

Methods

The 342.4 hectare study site, “Tortugas”, is located in the south-central portion of the Mapimí Biosphere Reserve, in Mexico ($26^{\circ}00'$, $26^{\circ}10'N$ and $104^{\circ}10'$, $103^{\circ}20'W$; CONANP, 2006) and within the region known as the Mapimí Basin. The reserve encompasses parts of the municipalities of Tlahualilo and Mapimí in the State of Durango, Sierra Jimenez in Chihuahua, and Sierra Mojada in Coahuila. The site is located at an altitude of 1000-1200 m in the lowlands on up to 2000 m and provides numerous exposures of volcanic and chalky origin and sand dunes (Ramírez-Carballo et al. 2005). A semi-hot desert climate prevails ($2.8^{\circ}C$ in winter to $36.3^{\circ}C$ in summer), with rains in summer (June to September) and an average rainfall of 145.88 mm (CNA, 2007).

At Tortugas, we followed the monitoring protocol established by CONANP to find tortoise burrows. Burrow monitoring was performed during two consecutive days in summer (September, 2010). There was no rainfall before or after those two days. We classified burrow occupancy (active, inactive, or abandoned) based on measuring external characteristics according to Auffenberg and Franz (1982) and Cox et al. (1987). Accordingly, an active burrow shows foot or plastron prints on the access tunnel and the surrounding mound; the soil is loose, with little compaction. In an inactive burrow, no tortoise tracks are seen, soil at the burrow's entrance and the mound looks compacted. Finally, an abandoned burrow entrance shows an accumulation of objects such as branches, grass, cobwebs, and the soil of the mound is clearly compacted.

In every burrow we measured, habitat factors such width (W) and height (H) of the entrance, and the substrate's pH 30 cm inside. Dataloggers (Datalogger USB-WK057, accuracy: ± 1.0) were used to measure environmental factors continuously, such air temperature (T_a ; $^{\circ}C$) and relative humidity (RH; %) inside (30 cm depth) and outside (30

cm above surface) the burrow; substrate temperature inside the burrow (T_s) was also recorded using dataloggers (in contact with the surface). Also, we measured plant cover (PC, %) using an ellipse area formula ($\pi \times a \times b/4$, where a = major axis and b = minor axis), within three meters of each burrow.

Discriminant analysis was used to determine which habitat factors and environmental factors differentiate the three burrow's occupancy status. Normality was not achieved (Kolmogorov-Smirnov tests; $P \leq 0.05$) and we transformed the continuous data (W , H , pH , T_a , RH , T_s) with the logarithmic formula ($X' = \text{LOG}_{10}(X + 1)$), and PC with the arcsine formula ($X' = \text{Arcsin}\sqrt{X}$), according to Zar (1999). A *Post Hoc* test (LSD) was performed to identify differences between the averages of the three status groups. Lastly, correlation and linear regression analyses were performed to quantify the relation between significant environmental factors and PC in the sampled burrows. All statistical analyses were made using STATISTICA 10.0 (StatSoft, 2011) software and considered statistically significant at $P \leq 0.05$.

Results

A total of 61 burrows was identified at the Tortugas locality. There was significant difference in the T_{si} among the tree burrow statuses ($F = 32.40$, d.f. = 2, 58, $P < 0.001$; Table 1). *Post hoc* analysis (LSD) showed that abandoned burrows had higher T_{si} ($\bar{x} = 31.1^\circ\text{C}$) than active ($\bar{x} = 28.0^\circ\text{C}$) and inactive ($\bar{x} = 27.0^\circ\text{C}$) ones, Table 2.

Results of discriminant analysis were as follows: the first function was statistically significant ($\Lambda = 0.241$, $\chi^2 = 76.74$ d.f. = 18, $P < 0.001$; $n = 61$), while the second function was not ($\Lambda = 0.942$, $\chi^2 = 3.25$, d.f. = 8, $P = 0.917$; $n = 61$). The first function's auto-value analysis indicates that this function explains 97.9% of the variation in burrow activity status, where T_{si} , H , RH_i , and RH_o showed the higher scores (Table 2 and figure 2).

Table 1. Descriptive statistics of environmental factors for active (n = 26), inactive (n = 7), and abandoned (n = 28) burrows, and means comparison tests among burrows categories (d.f. = 2, 58 for all cases). Air temperature inside the burrow (T_{ai}), air temperature outside (T_{ao}), relative humidity inside (RH_i), relative humidity outside (RH_o), substrate temperature inside (T_{si}).

Environmental factor/Burrow's status	Mean	Standard Deviation	Min-Max	Wilks Lambda	F	P
T_{si} (°C)				0.472	32.40	<0.001
Active	28.00	4.72	18.0 – 37.0			
Inactive	27.00	3.82	24.0 – 35.0			
Abandoned	31.10	5.24	20.0 – 43.0			
T_{ai} (°C)				0.995	0.136	0.873
Active	33.74	7.80	15.5 – 48.1			
Inactive	34.92	6.86	22.0 – 40.5			
Abandoned	33.47	5.14	20.6 – 43.8			
T_{ao} (°C)				0.993	0.191	0.827
Active	33.40	7.51	14.8 – 44.0			
Inactive	34.90	7.15	22.2 – 41.9			
Abandoned	33.45	4.94	21.0 – 42.2			
RH_i (%)				0.964	1.090	0.343
Active	29.49	7.29	19.0 – 51.4			
Inactive	30.65	8.19	20.5 – 41.5			
Abandoned	34.55	14.37	19.0 – 75.0			
RH_o (%)				0.984	0.478	0.623
Active	21.48	6.37	14.0 – 37.1			
Inactive	20.68	5.91	13.4 – 28.8			
Abandoned	22.30	5.07	15.3 – 38.0			
pH				0.987	0.384	0.683
Active	7.07	0.57	6.0 – 8.0			
Inactive	7.0	0.0	7.0 – 7.0			
Abandoned	6.98	0.28	6.0 – 8.0			
LC (%)				0.979	0.633	0.535
Active	56.20	26.7	4.9 – 116.6			
Inactive	59.84	21.71	38.7 - 100			
Abandoned	55.2	21.4	19.8 – 86.8			
W (cm)				0.978	0.649	0.526
Active	30.73	12.79	14.0 – 61.0			
Inactive	24.71	8.63	13.0 – 38.0			
Abandoned	23.75	11.19	12.0 – 60.0			
H (cm)				0.909	2.915	0.062
Active	21.88	14.02	6.0 – 75.0			
Inactive	19.57	7.13	9.0 – 30.0			
Abandoned	15.10	8.12	1.0 – 46.0			

Table 2. Discriminant canonical function 1 scores with relation to burrow entrance width (W), height (H), air temperature inside the burrow (T_{ai}), air temperature outside (T_{ao}), relative humidity inside (RH_i), relative humidity outside (RH_o), substrate temperature inside (T_{si}), plant cover (PC), and substrate pH.

Environmental factors	Score
T_{si}	621*
H	-.185*
RH_i	.110*
RH_o	.073*
PC	.061
pH	-.054
W	.020
T_{ao}	.009
T_{ai}	-.004

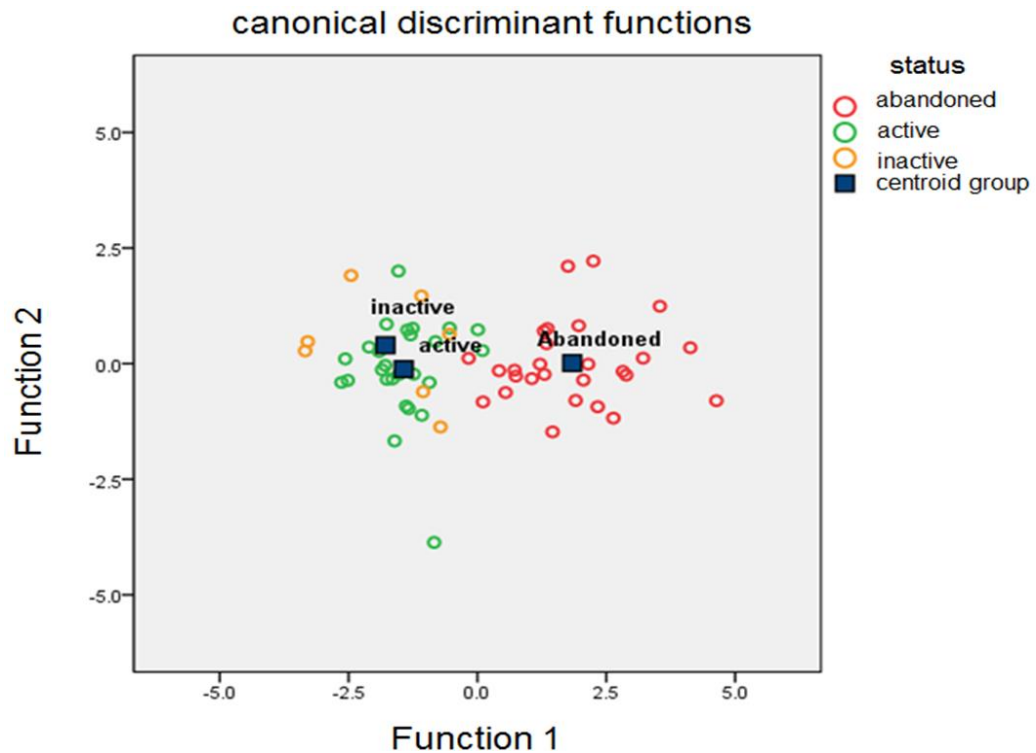


Figure 2. Distribution of the centroids for the situation Bolson tortoise burrows during the summer season.

An inverse relationship was observed between LC and T_{si} ($y = -0.2181x + 41.504$), indicating that the higher the plant cover around the burrow, the lower the substrate temperature inside it. Correlation and determination coefficients were high ($R = 0.98$, $R^2 = 0.96$, respectively); plant cover around the burrows influences 96% the increase of substrate temperature inside the burrows. This relationship was found to be highly significant ($F = 1408.949$, d. f. 1 = 1, d. f. 2 = 59; $P = 0.001$); see Figure 3.

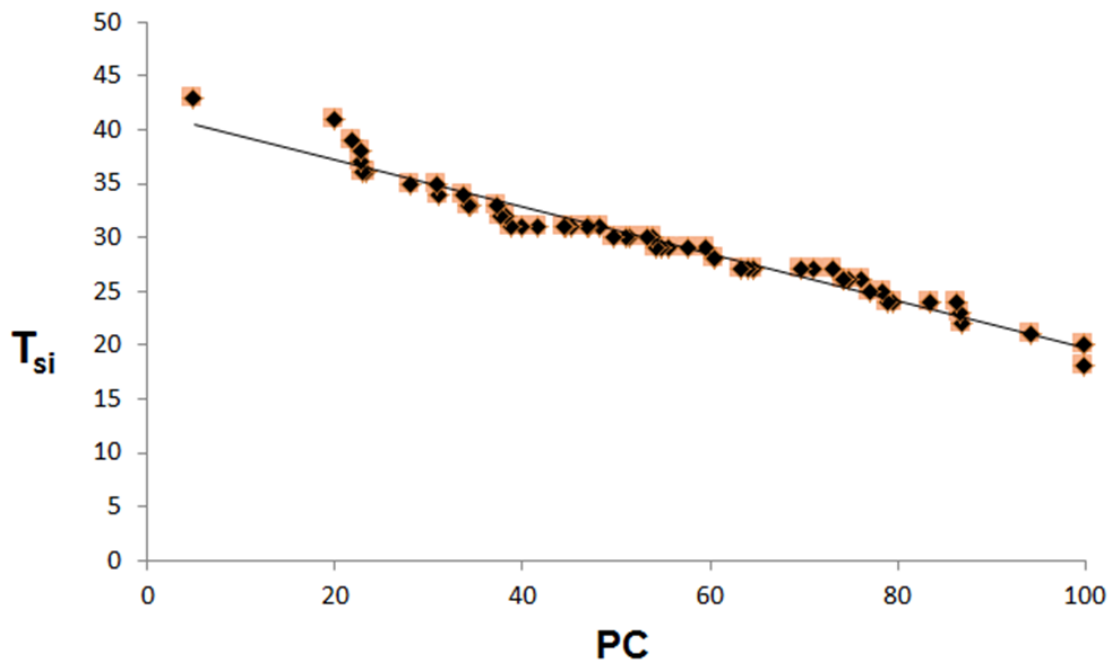


Figure 3. Relation between landcover (PC) and inner burrow substrate temperature (T_{SI}) for *Gopherus flavomarginatus* burrows.

Discussion

Based on these means, Adest et al. (1989) described individuals of this species emerging from their burrows at night as a response to increasing substrate temperatures inside their burrows (>34 °C) because thermal delay (which it is described as the speed at which the temperature fluctuations penetrate the substrate (see Körtner et al. 2008)). Also, they described that around 0700 hr, at a distance of 15 cm inside the burrow, the substrate temperature is still above 31 °C, while the temperature of an adult individual (7.3 kg) is below 30 °C when beginning foraging bouts at the surface. These observations support a hypothesis that the substrate temperature inside *G. flavomarginatus* burrows influences its occupational dynamics, increasing the possibility of abandonment when the substrate temperature inside these structures consistently is equal to or greater than 31 °C.

Our analyses provided evidence that an increase in substrate temperature inside the burrows and their consequent abandonment at our Tortugas study site was correlated to landcover. Aguirre et al. (1984) and Bury et al. (1988) described that the presence of *G. flavomarginatus* burrows at the Mapimí Biosphere Reserve seemed to be related to shrub type (*Larrea tridentata* and *Prosopis glandulosa*) and grasslands (*Hilaria mutica*). Berish (2001), McCoy et al. (2006), and Waddle et al. (2006) reported that habitat quality reduction was the apparent explanation for the increase of abandoned burrows in a gopher tortoise *G. polyphemus* population in Florida, USA. Additionally, Aresco and Guyer (1999) stated that landcover changes around *G. polyphemus* burrows can result in their abandonment in certain habitats. Similarly, Boglioli et al. (2000), Hermann et al. (2002), Jones and Dorr (2004), Baskaran et al. (2006), and Ashton et al. (2008) all described that for other species of *Gopherus* the presence of burrows is associated with the vegetation, and that the permanent abandonment of these burrows seems to happen as a response to

unfavorable habitat conditions. Also, Hertz et al. (1994), Vitt et al. (1997), Litzgus and Brooks (2000), and Bryant et al. (2002) mentioned that landcover structure plays a key role in the activity, feeding, and distribution of some ectothermic organisms (Huey 1982). These previous studies support our conclusion that the occupation of *G. flavomarginatus*' burrows are related to microhabitat structure, with landcover being one of the main environmental factors that can affect habitat selection. This interaction of temperature and microhabitat is key to the species' survival. With predicted increasing temperatures as climate change effects become more pronounced in the deserts of America (Friggens, 2012), this interaction will be critical over the coming years.

It is important to note that *G. flavomarginatus* might not have originated as a desert ecosystems species. They appeared toward the end of the Tertiary, so they could have spent more than 94% of their evolutionary history during the Quaternary (Pleistocene-Holocene) living in non-desert grasslands (Van Devender and Burgess, 1985). Therefore, their current restriction to cool microclimates in their summer burrows could be an extension of a physiology geared to a cooler, more mesic climate. Consequently, it is likely that their thermal physiology and even their social behavior reflects more their burrow microhabitat than the surface environment of the Chihuahuan Desert (Adest et al. 1989).

Conclusions

Having in mind that landcover is a key part of burrows' occupational dynamics for this species, preserving the plant life in regions where *G. flavomarginatus* might potentially colonize or be translocated to in and outside the Mapimí Biosphere Reserve is of critical importance. To achieve this, we need to conceptualize a dynamic reserve (as opposed to a static one that actually exists) that follows ecological succession processes on which this tortoise species' survival seems to be strongly dependent.

List of abbreviations

W = burrow width

H = burrow height

T_{ai} = air temperature inside the burrow

T_{ao} = air temperature outside the burrow

RH_i = relative humidity inside the burrow

RH_o = relative humidity outside the burrow

T_{si} = substrate temperature inside the burrow

PC = plant cover

LSD = least significant difference

d.f. = degrees of freedom

Authors' contributions

Becerra-López, García-De la Peña, Ramírez-Bautista and Romero-Méndez conceived the study, and participated in its design and coordination and helped to draft the manuscript.

Also we express that the authors have no conflict of interest to declare.

Acknowledgments

To members of the Tlahualilo, Durango commonality and the Mapimí Biosphere Reserve administration for all the help and assistance provided to carry out this study; also we thank L. D. Wilson for reading and improving the manuscript.

References

- Adams, S. R. and M. C. Jr. Decarvalho. 1984. Rates of heat exchange in the Ornate Box Turtle, *Terrapene ornata*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 79:359-361.
- Adest, G. A., G. Aguirre-León, D. J. Morafka, and J. V. Jarchow. 1989. Bolson tortoise (*Gopherus flavomarginatus*) conservation: I. Life history. *Vida Silvestre Neotropical*, 2(1): 7-13.
- Aguirre, G., D. J. Morafka, and G. A. Adest. 1997. Conservation strategies for the Bolson tortoise, *Gopherus flavomarginatus*, in the Chihuahuan Desert. In: *Proceedings: conservation, restoration, and management of tortoises and turtles – An International Conference*, New York Turtle and Tortoise Society, New York, New York.
- Aguirre, G., G. A. Adest., and D. J. Morafka. 1984. Home range and movement patterns of the Bolson tortoise, *Gopherus flavomarginatus*. *Acta Zoológica Mexicana Nueva Serie*, 1:1-28.
- Aguirre, G., G. Adest, M. Recht, and D. J. Morafka. 1979. Preliminary investigations of the movements, thermoregulation, population structure and diet of the Bolson tortoise, *Gopherus flavomarginatus*, in the Mapimí Biosphere Reserve, Durango, Mexico. *Proceedings of the Desert Tortoise Council*, pp 149-165.
- Aresco, M. J., and C. Guyer. 1999. Burrow abandonment by gopher tortoises in slash pine plantations of the Conecuh National Forest. *The Journal of Wildlife Management*, 63:26-35.
- Ashton, K. G., B. M. Engelhardt, and B. S. Brancifort. 2008. gopher tortoise (*Gopherus polyphemus*) abundance and distribution after prescribed fire reintroduction to Florida scrub and sandhill at Archbold Biological Station. *Journal of Herpetology*,

42(3): 523–529.

- Auffenberg, W. and R. Franz. 1982. The status and distribution of the gopher tortoise (*Gopherus polyphemus*). In: Bury, R.B. (Ed.). *North American Tortoises: Conservation and Ecology*. Washington, DC: US Fish and Wildlife Service, Wildlife Research Report 12, pp. 95–126.
- Baskaran, L. M., V. H. Dale, R. A. Efroymsen, and W. Birkhead. 2006. Habitat modeling within a regional context: An example using gopher tortoise. *American Midland Naturalist*, 155:335-351.
- Berish, J. E. 2001. Management considerations for the gopher tortoise in Florida. Florida Fish and Wildlife Conservation Commission. Tallahassee, FL. 44 pp.
- Boglioli, M. D., W. K. Michener, and C. Guyer. 2000. Habitat selection and modification by the gopher tortoise, *Gopherus polyphemus*, in Georgia longleaf pine forest. *Chelonian Conservation and Biology*, 3:699-705.
- Bryant, S. R., C. D. Thomas, and J. S. Bale. 2002. The influence of thermal ecology on the distribution of three *Nymphalid* butterflies. *Journal of Applied Ecology*, 39:43-55.
- Bury, R. B., D. J. Morafka, and C. J. McCoy. 1988. Part I. Distribution, abundance, and status of the Bolson tortoise. In: Morafka D J, McCoy C J(eds) *The ecogeography of the Mexican Bolson tortoise (*Gopherus flavomarginatus*): derivation of its endangered status and recommendations for its conservation*, *Annals Carnegie Museum*, Pittsburgh, pp 5-30.
- CNA, 2007. Datos climatológicos de las estaciones meteorológicas de La Soledad, Laboratorio del Desierto y La Flor. Información proporcionada por Comisión Nacional del Agua en archivo digital.
- Conanp (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2006. Programa de

- conservación y manejo Reserva de la Biosfera Mapimí, México. 182 p.
- Cox, J., D. Inkley, and R. Kautz. 1987. Ecology and habitat protection needs of gopher tortoise (*Gopherus polyphemus*) populations found on lands slated for large-scale development in Florida. Florida Game and Freshwater Fish Commission Non-game Wildlife Program Technical Report 4.
- Diemer, J. E. 1992. Demography of the tortoise *Gopherus polyphemus* in northern Florida. *Journal of Herpetology*, 26:281-289.
- Fitch, H. S. 1999. A Kansas snake community: composition and change over fifty years. Krieger, Malabar, Florida. 165 pp.
- Friggens, M. M., M. V. Warwell, J. C. Chambers, and S. G. Kitchen. 2012. Modeling and predicting vegetation response of western USA grasslands, shrublands, and deserts to climate change (Chapter 1). In: Finch, Deborah M., ed. Climate change in grasslands, shrublands, and deserts of the interior American West: a review and needs assessment. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-285. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. p. 1-20.
- Hermann, S. M., C. Guyer, J. H. Waddle, and M. G. Nelms. 2002. Sampling on private property to evaluate population status and effects of land use practices on the gopher tortoise, *Gopherus polyphemus*. *Biological Conservation*, 108:289-298.
- Hertz, P. E., L. J. Fleishman, C. Armsby. 1994. The influence of light-intensity and temperature on microhabitat selection in *Anolis* lizards. *Functional Ecology*, 8:720-729.
- Holmes, R. T., and T. W. Sherry. 2001. Thirty-year bird population trends in an unfragmented temperate deciduous forest: importance of habitat change. *Auk*

118:589-609.

Huey, R. B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: *Biology of the Reptilia*, vol. 12, ed. C. Gans and F. H. Pough, pp 25-91. New York: Academic Press.

Huey, R. B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist*, 137:91-115.

Huey, R. B., and J. G. Kingsolver. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology and Evolution*, 4:131-135.

IUCN, 2015. IUCN Red List of Threatened Species. Available at: <http://www.iucnredlist.org/details/9402/0>. (Accessed: 09 November 2015).

Jones, J. C., and B. Dorr. 2004. Habitat associations of gopher tortoise burrows on industrial timberlands. *Wildlife Society Bulletin*, 32:456-464.

Körtner, G., Pavey, C.R., and F. Geiser. 2008. Thermal biology, torpor and activity in free-living mulgaras in arid zone Australia during the winter reproductive season. *Physiological and Biochemical Zoology*, 81: 442-451.

Litzgus, J. D., and R. J. Brooks. 2000. Habitat and temperature selection of *Clemmys guttata* in a northern population. *Journal of Herpetology*, 34:178-185.

McCoy, E. D., H. R. Mushinsky, and J. Lindzey. 2006. Declines of the gopher tortoise on protected lands. *Biological Conservation*, 128:120-127.

Pease, C. M., R. Lande, and J. J. Bull. 1989. A model of population growth, dispersal and evolution in a changing environment. *Ecology*, 70:1657-1664.

Pringle, R. M., J. K. Webb, and R. Shine. 2003. Canopy structure, microclimate, and habitat selection by a nocturnal snake, *Hoplocephalus bungaroides*. *Ecology*, 84:2668-2679.

- Ramírez-Carballo, H. I., García-Gutiérrez, and J. G. Martínez-Rodríguez. 2005. Caracterización participativa de agostaderos degradados en un predio de la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Memorias del II Simposio Internacional de Manejo de Pastizales. INIFAP-Gobierno del Estado de Zacatecas-Zacatecas A.C. pp 274-280.
- Turbill C., C. Bieber, and T. Ruf. 2011. Hibernation is associated with increased survival and the evolution of slow life histories among mammals. Proceedings of the Royal Society of London Series B. Biological Sciences, 278:3355-3363.
- Van Devender, T.R., and T. L. Burgess. 1985. Late Pleistocene woodlands in the Bolson de Mapimí: a refugium for the Chihuahuan Desert biota? Quart Res., 24:346-353.
- Vitt, L. J., P. A. Zani, and A. C. M. Lima (1997) Heliotherms in tropical rain forest: the ecology of *Kentropyx calcarata* (Teiidae) and *Mabuya nigropunctata* (Scincidae) in the Curua- Una of Brazil. Journal of Tropical Ecology, 13:199-220.
- Waddle, J. H., F. J. Mazzotti, and K. G. Rice. 2006. Changes in abundance of gopher tortoise burrows at Cape Sable, Florida. Southeastern Naturalist, 5:277-284.
- Walther, G. R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J. M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. Nature, 416: 398-395.
- Webb, J.K., R. Shine, and R. M. Pringle. 2005. Canopy removal restores habitat quality for an endangered snake in a fire suppressed landscape. Copeia, 4: 894-900.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis, Fourth edition. Prentice Hall. Inc.

Capítulo V

Discusión y conclusión general

En el presente trabajo de tesis se revisaron diferentes técnicas para el modelado de distribución de especies. De acuerdo a esta revisión podemos señalar que mas allá de la técnica empleada en el modelado de distribución de especies, la adecuada selección de variables climáticas y el número de registros geográficos son el factor fundamental para un modelado óptimo; y esta selección dependerá del conocimiento acerca de la ecología de la especie a modelar. Esta aportación surge a partir de lo propuesto por Peterson et al. (2002; 2011) y Boria et al. (2014), quienes señalan que cantidades altas de puntos geográficos de presencias, aumenta la significancia de los datos tanto en el modelaje como en la validación. Sin embargo, Varela et al. (2014) mencionan que el filtro geográfico no aumenta el rendimiento del modelo e incluso lo disminuye en algunas circunstancias.

La posible explicación a las discrepancias de los autores, desde nuestro punto de vista, podría deberse a que al utilizar el filtro geográfico se descartan puntos con información climática (no repetitiva) relevante, y los puntos geográficos seleccionados para el análisis de modelado tienden a tener condiciones climáticas similares. Por lo tanto, el filtro geográfico podría ser conveniente en ambientes climáticos homogéneos, lo que permitirá eliminar la redundancia de información climática similar evitando caer en un error de colinealidad. De esta manera, las especies que viven en entornos climáticos heterogéneos podrían verse afectados negativamente por el uso de este tipo de filtro.

Por otra parte, concordamos con Varela et al. (2014) quienes mencionan que el filtro de las variables climáticas mejora los resultados del modelado de nicho. De esta manera, reiteramos que para disminuir el sesgo en el modelado de distribución de especies

es necesario tener un conocimiento detallado acerca de la ecología de la especie que se pretende modelar, lo que permitirá seleccionar de manera adecuada el número de registros geográficos y variables climáticas. Así mismo, antes de modelar a una especie es necesario conocer la capacidad evolutiva de su nicho climático. Esto debido a que el modelado de distribución de especies ha sido utilizado para predecir la respuesta de las especies frente al cambio climático y para conocer su distribución a través del espacio geográfico y el tiempo; todo esto asumiendo que el nicho climático no cambia o cambia lentamente a través del tiempo (Guisan y Zimmermann, 2000; Guisan y Thuiller, 2005). Sin embargo, si el nicho climático de una especie no es estático, entonces este puede expandirse, contraerse o cambiar (Pearman, 2007). Por lo tanto, podemos señalar que de ocurrir esta dinámica del nicho, en áreas de interés o periodos de tiempo relativamente cortos (decenas o cientos de años), es posible que permita invalidar los modelos de distribución de especies para aquellos grupos taxonómicos que presenten una dinámica del nicho climático relativamente amplia.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo señalan que el nicho climático de las especies del género *Gopherus* no es estático. En este sentido, Holt (1990) menciona que aquellas especies que presentan un nicho fundamental evolutivamente más lábil pueden, potencialmente, adaptarse a nuevas condiciones ambientales. Esta característica permite dar una posible explicación a la transición de una distribución simpátrica del género *Gopherus*, bajo las condiciones de un clima homogéneo a una distribución parapátrica, adaptándose a climas particulares durante los diferentes escenarios climáticos ocurridos en el Pleistoceno. Sin embargo, a pesar de que las especies exhiben una capacidad evolutiva en su nicho fundamental, presentan rangos de distribución geográfica restringidos. En este contexto, Parmesan y Yohe (2003) señalan que un nicho fundamental amplio permite a las especies

ocupar un mayor rango de espacios ambientales, lo que puede ser traducido en distribuciones geográficas amplias. Esto sugiere que en las especies del género *Gopherus*, los nichos fundamentales son reducidos, presentando una capacidad evolutiva lenta. De acuerdo a este criterio, *G. flavomarginatus* presenta las tolerancias ambientales más bajas dentro del género, considerando que es la especie con menor rango de distribución.

De acuerdo a las características del nicho fundamental de *G. flavomarginatus*, surge entonces la pregunta sobre si esta especie es susceptible al cambio climático. Al respecto, los resultados de este trabajo indican que a pesar de sus limitadas tolerancias ambientales y la baja capacidad evolutiva de su nicho fundamental, la tortuga del Bolsón ha persistido a través de variaciones climáticas del Último Máximo Glacial, Holoceno Medio y Clima Actual. Sin embargo su rango de distribución ha disminuido de manera drástica, ocupando en la actualidad únicamente 6,000 km² de la región del Bolsón de Mapimí (Lemos-Espinal y Smith, 2007). Aguirre et al. (1997) mencionan que esta distribución restringida, probablemente es ocasionada por los requerimientos específicos de hábitat, incluyendo los niveles de temperatura y humedad constantes durante todo el año.

Respecto a lo anterior, se ha reportado que en bajas latitudes, las respuestas de las especies al cambio climático ha sido soportada en los últimos años con ejemplos de contracción de rangos (Canestrelli et al., 2007; Bisconti et al., 2011; de Pous et al., 2011), siguiendo un modelo clásico de refugios durante el periodo interglacial y ampliando durante periodos glaciales (Anadón et al., 2015). Con base en esta información, es posible señalar que *G. flavomarginatus* es sensible al cambio climático y que el área de distribución actual de esta tortuga puede ser considerado como un refugio post-glacial que le proporciona las condiciones ambientales para su persistencia a través de los diferentes escenarios climáticos.

Por otra parte, a pesar de que el refugio post-glacial puede conferir las condiciones climáticas adecuadas, es necesario considerar que esta persistencia dependerá de otros factores, por ejemplo, la rapidez del cambio climático (Loarie et al., 2009) y cambios en las dimensiones del nicho biótico (e.g. nuevos competidores y depredadores) (Wiens et al., 2010). De acuerdo con los resultados obtenidos en el Capítulo II, el área de distribución actual de la tortuga del Bolsón está enfrentando una fuerte pérdida de hábitat, ya que en un periodo de 30 años, el pastizal halófilo ha disminuido en un 63.7%. Dentro de las especies que comprenden los pastizales halófilos en esta zona geográfica se encuentra *Hilaria mutica*, pastizal que constituye alrededor del 60% de la dieta de la tortuga del Bolsón y con la que presenta una asociación aparentemente obligatoria (Aguirre et al., 1979).

La pérdida de pastizales es un suceso que está ocurriendo en ecosistemas áridos y semiáridos de todo el mundo (Archer, 1994). Comstock y Ehleringer (1992) y Cook y Irwin (1992) mencionan que el clima es el factor principal para explicar las variaciones en los patrones de vegetación. Sin embargo, los resultados de este estudio indican que, más allá de la influencia de los factores ambientales en la determinación de la presencia o ausencia de pastizal halófilo en el área de distribución de *G. flavomarginatus*, las actividades antrópicas son el factor principal que está influyendo en la pérdida de este pastizal. En consecuencia, considerando que *H. mutica* es la principal fuente de alimento de esta tortuga (Aguirre et al., 1979), y que ante la reducción en la disponibilidad de alimento en el medio ambiente, la tortuga del Bolsón tiende a disminuir su ámbito hogareño (Hoogland, 2006), lo que favorece el aislamiento de las poblaciones intensificando la baja variabilidad genética en la especie (Ureña-Aranda y Espinosa de los Monteros, 2012). Esta condición promueve que las especies presenten menor resistencia a temperaturas extremas, eventos de sequía, cambios en la disponibilidad de alimentos, enfermedades, entre otros; ocasionando que las

poblaciones puedan acercarse a la extinción (Hoelzel et al. 2002; Russello et al. 2004; Zhang et al. 2004).

Por otra parte, se ha reportado que *G. flavomarginatus* presenta una baja capacidad de termorregulación, asimismo, se menciona que la fisiología térmica de esta tortuga e incluso su comportamiento social son más un reflejo del microhábitat de sus madrigueras que del ambiente de la superficie del Desierto Chihuahuense (Adest et al., 1989). Al respecto, se ha señalado que los individuos adultos de esta especie pasan alrededor de un 99% de su vida dentro de estas estructuras y permanecen solo el 1% fuera de ellas (Adest et al., 1989), lo que da evidencias de la importancia de estas estructuras para la persistencia de la especie en este refugio post-glacial. Sin embargo, se ha mencionado que para las especies del género *Gopherus*, la presencia de madrigueras está asociada con la vegetación, y que el aparente abandono de estas estructuras parece ocurrir como respuesta a condiciones de hábitat desfavorables (Boglioli et al. 2000; Hermann et al. 2002; Jones y Dorr 2004; Baskaran et al. 2006; Ashton et al. 2008). Esto coincide con los resultados del Capítulo IV, en donde se indica que un incremento en la temperatura dentro de las madrigueras y su consecuente abandono está correlacionado con la pérdida de la cobertura vegetal; por lo tanto, esta interacción de la temperatura y el microhábitat es clave para la sobrevivencia de la tortuga del Bolsón, considerando que las predicciones señalan un incremento en la temperatura para los próximos años en los desiertos de Norte América (Friggens, 2012).

En conclusión, respondiendo al objetivo general e hipótesis de este trabajo, es posible mencionar que *G. flavomarginatus* es vulnerable al cambio climático y esta vulnerabilidad aumentará o disminuirá con relación a la estructura del hábitat en su área de distribución actual. Al respecto, las evidencias señalan que actualmente, en esta zona geográfica está ocurriendo una pérdida de hábitat en la que, lejos de ser ocasionada por

variaciones climáticas, las actividades antrópicas son el factor principal de esta degradación. Por lo tanto, considerando que las expectativas de cambio climático para los años 2050 y 2070 muestran una relativa estabilidad en este refugio post-glacial, podemos inferir que la degradación del hábitat y en consecuencia el aumento de la vulnerabilidad de la tortuga del Bolsón ante el cambio climático, dependerán del uso de suelo. No obstante, ante la amenaza latente de las variaciones climáticas, es necesario el desarrollo de un programa de conservación *ex situ*, así como la protección de las áreas con idoneidad de hábitat adecuadas fuera del rango de distribución actual de esta tortuga que permitan la posible reintroducción de la especie.

Referencias

- Adest, G.A., G. Aguirre-Léon, D.J. Morafka, y J.V. Jarchow. 1989. Bolson tortoise (*Gopherus flavomarginatus*) conservation: I. Life history. *Vida Silvestre Neotropical*, 2: 7-13.
- Aguirre, G., D.J. Morafka, y G.A. Adest. 1997. Conservation strategies for the Bolson tortoise, *Gopherus flavomarginatus*, in the Chihuahuan Desert. In: Proceedings: conservation, restoration, and management of tortoises and turtles – An International Conference, New York Turtle and Tortoise Society, New York, New York.
- Anadón, J.D., E. Graciá, F. Botella, A. Giménez, S. Fahd y U. Fritz. 2015. Individualistic response to past climate changes: niche differentiation promotes diverging Quaternary range dynamics in the subspecies of *Testudo graeca*. *Ecography*, 38: 001–011.
- Archer, S., D.S. Schimel, y E.A. Holland. 1995. Mechanisms of shrubland expansion: land use, climate, or CO₂? *Climatic Change*, 29: 91–99.
- Ashton, K. G., B.M. Engelhardt, y B.S. Brancifort. 2008. gopher tortoise (*Gopherus polyphemus*) abundance and distribution after prescribed fire reintroduction to Florida scrub and sandhill at Archbold Biological Station. *Journal of Herpetology*, 42: 523–529.
- Baskaran, L.M., V.H. Dale, R.A. Efroymsen, y W. Birkhead. 2006. Habitat modeling within a regional context: An example using gopher tortoise. *American Midland Naturalist*, 155:335-351.
- Bisconti, R. et al. 2011. Multiple lines of evidence for demographic and range expansion of a temperate species (*Hyla sarda*) during the last glaciation. *Molecular Ecology*, 20:

5313-5327.

- Boglioli, M.D., W.K. Michener, y C. Guyer. 2000. Habitat selection and modification by the gopher tortoise, *Gopherus polyphemus*, in Georgia longleaf pine forest. *Chelonian Conservation and Biology*, 3:699-705.
- Canestrelli, D. et al. 2007. Phylogeography and historical demography of the Italian treefrog, *Hyla intermedia*, reveals multiple refugia, population expansions and secondary contacts within peninsular Italy. *Molecular Ecology*, 16: 4808–4821.
- Comstock, J.P., y J.R. Ehleringer, 1992. Plant adaptation in the Great basin and Colorado Plateau. *Great Basin National*, 52: 195–215.
- Cook, J.G., L.L. Irwin. 1992. Climate–vegetation relationships between the Great Plains and Great Basin. *The American Midland Naturalist* , 127: 316–326.
- de Pous, P. et al. 2011. Elusive but widespread? The potential distribution and genetic variation of *Hyalosaurus koellikeri* (Gunther, 1873) in the Maghreb. *Amphibia-Reptilia*, 32:385–397.
- Friggens, M.M., M.V. Warwell, J.C. Chambers, y S.G. Kitchen. 2012. Modeling and predicting vegetation response of western USA grasslands, shrublands, and deserts to climate change (Chapter 1). In: Finch, Deborah M., ed. *Climate change in grasslands, shrublands, and deserts of the interior American West: a review and needs assessment*. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-285. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. p. 1-20.
- Guisan, A. y N.E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*. 135: 147–186.
- Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple

- habitat models. *Ecology Letters*. 8: 993–1009.
- Hermann, S.M., C. Guyer, J.H. Waddle, y M.G. Nelms. 2002. Sampling on private property to evaluate population status and effects of land use practices on the gopher tortoise, *Gopherus polyphemus*. *Biological Conservation*, 108:289-298.
- Hoelzel, A.R., R.C. Fleischer, C. Campagna, B.J. Le Boeuf, y G. Alvord. 2002 Impact of a population bottleneck on symmetry and genetic diversity in the northern elephant seal. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 567–575.
- Holt, R.D., 1990. The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 311-315.
- Hoogland, L.J., 2006. Conservation of the Blacktailed Praired Dog. *Saving North America's Western Grasslands*. Island Press, pp.350.
- Jones, J.C., y B. Dorr. 2004. Habitat associations of gopher tortoise burrows on industrial timberlands. *Wildlife Society Bulletin*, 32:456-464.
- Lemos-Espinal, J., y H. Smith, 2007. Anfibios y reptiles del estado de Chihuahua, México. UNAM-CONABIO, México, pp. 550.
- Loarie, S.R., P.B. Duffy, H. Hamilton, G.P. Asner, C.B. Field, y D.D. Ackerly. 2009. The velocity of climate change. *Nature*, 462: 1052–1055.
- Parmesan, C., y G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37-42.
- Pearman, P.B., A. Guisan, O Broennimann, y C. F. Randin. 2007. Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 149-158.
- Peterson, A. T., J. Soberón, R. Pearson, R. Anderson, E. Martínez - Meyer, M. Nakamura y M. Bastos. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. New Jersey: Princeton University Press. U. S. A. 316.

- Peterson, A. T., V. Sanchez-Cordero, C. Ben Beard y J. M. Ramsey. 2002. Ecologic niche modeling and potential reservoirs for Chagas disease, Mexico. *Emerging Infectious Diseases*, 8:662-667.
- Russello, M.A., E., Gladyshev, D. Miquelle, y A. Caccone, 2004. Potential genetic consequences of a recent bottleneck in the Amur tiger of the Russian far east. *Conservation Genetics*, 5: 707–713.
- Ureña-Aranda C.A., y J.A. Espinosa de los Monteros Solís. 2012. The genetic crisis of the Mexican Bolson tortoise (*Gopherus flavomarginatus*: Testudinidae). *Amphibia Reptilia*, 33: 45-53.
- Varela S., R. P. Anderson, R. García-Valdés y F. Fernández-González. 2014. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*, 37:1084–1091.
- Wiens, J.J., D.D. A.P. Ackerly, B.L. Allen, L.B. Anacker, H.V. Buckley, E.I. Cornell, T.J. Damschen, J.A. Davies, S.P. Grytnes, S.P. Harrison et al. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13: 1310–1324.
- Zhang, B., S.G. Fang, y Y.M., Xi. 2004. Low genetic diversity in the Endangered crested ibis (*Nipponia nippon*) and implications for conservation. *Bird Conservation International*, 14: 183–190.