

Variación entre Modelos de Circulación Global para reconstrucciones de distribuciones geográficas del Último Máximo Glacial: relevancia para la filogeografía

Variation among Global Circulation Models for reconstructions of geographic distributions at the Last Glacial Maximum: relevance for phylogeography.

Lázaro Guevara^{1,2,*}, Livia León-Paniagua¹, Jenna Rios², Robert P. Anderson^{2,3,4}

- (1) Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 04510, México.
(2) Department of Biology, City College of New York, City University of New York, New York, NY 10031, USA.
(3) Program in Biology, Graduate Center, City University of New York, New York, NY 10016, USA.
(4) Division of Vertebrate Zoology (Mammalogy), American Museum of Natural History, New York, NY 10024, USA.

*Autor de correspondencia: llg@st.ib.unam.mx

Guevara, L., León-Paniagua, L., Rios, J., Anderson, R. P. 2017. Variación entre Modelos de Circulación Global para reconstrucciones de distribuciones geográficas del Último Máximo Glacial: relevancia para la filogeografía. *Ecosistemas*

La reconstrucción de distribuciones geográficas durante el Último Máximo Glacial (UMG) es una práctica cada vez más común en estudios filogeográficos. Permite inferir áreas de estabilidad a lo largo del tiempo (refugios potenciales) y otras de expansión postglacial, hipótesis que pueden ser puestas a prueba por patrones de variación genética. Usualmente, los investigadores generan más de una paleodistribución al transferir el modelo de nicho ecológico usando la salida de diferentes Modelos de Circulación Global (MCGs, que estiman el clima). Aquí nos enfocamos en la variación de paleodistribuciones reconstruidas durante el UMG, que podría deberse a dos razones estrechamente relacionadas: (1) el uso de diferentes MCG para transferir un modelo de nicho ecológico y (2) el grado de extrapolación que sería necesario (dependiendo del MCG) para predecir en condiciones no-análogas (más extremas que las existentes en el presente). Primero, cuantificamos las diferencias de dos MCG (CCSM4 y MIROC-ESM) comúnmente usados para transferir los modelos de nicho hacia el clima del UMG (en tres regiones ampliamente estudiadas). Segundo, comprobamos cómo estas diferencias en los MCG causaron (o no) variación en paleodistribuciones reportadas en 31 estudios filogeográficos encontrados para estas regiones. Los dos MCG examinados mostraron diferencias significativas para casi todas las variables en las tres

42 áreas de estudio. Estas diferencias condujeron a diferencias notorias en las paleoreconstrucciones
43 reportadas por los artículos. Importantemente, la diferencia entre los dos MCG se manifiesta de
44 manera diferente en cada área de estudio. A pesar de la importancia de detectar climas no-
45 análogos y decidir la manera de extrapolar (y sus efectos sobre los resultados e inferencias),
46 ninguno de los estudios examinados consideraron estos factores. El presente trabajo ilustra el valor
47 de conocer la variación de los MCG en cada área de estudio para crear paleoreconstrucciones de
48 modelos de nicho que puedan ser puestas a prueba con información adicional, como datos
49 genéticos y paleoecológicos.

50

51 **Palabras clave:** cambio climático, extrapolación, glaciaciones, modelos de distribución de
52 especies, modelos de nicho ecológico, paleoecología.

53

54 **Guevara, L., León-Paniagua, L., Ríos, J., Anderson, R. P. 2017. Variation among Global
55 Circulation Models for reconstructions of geographic distributions at the Last Glacial
56 Maximum: relevance for phylogeography. Ecosistemas**

57 Reconstructing geographic distributions during the Last Glacial Maximum (LGM) is an increasingly
58 practice in phylogeographic studies. It allows the inference of stability areas over time (potential
59 refugia) or areas of postglacial expansion, which are hypotheses that can be verified by patterns of
60 genetic variation. Usually, researchers generate more of one paleodistribution by transferring the
61 ecological niche model using the output of various Global Circulation Models (GCMs, which
62 estimate the climate). Here we focus on the variation of paleodistributions reconstructed during the
63 LGM, which could be due to two related reasons: (1) the use of different GCMs to transfer an
64 ecological niche model and (2) the degree of extrapolation that is necessary (according to the GCM
65 used) to predict in non-analog conditions (more extreme than those existing in the present). First,
66 we quantified the differences of two GCMs (CCSM4 and MIROC-ESM) commonly used for
67 transferring niche models into the climate of the LGM (in three widely studied regions). Second, we
68 verified how these differences in GCMs led to variation (or not) in paleoreconstructions presented in
69 31 phylogeographic studies found for these regions. The two GCMs examined showed significant
70 differences for almost all variables in the three study areas. These differences led to notable
71 differences in the paleoreconstructions reported by the articles. Importantly, the difference between
72 the two MCGs were manifested differently in each area of study. Despite the importance of
73 detecting non-analog climates and deciding how to extrapolate (and their effects on results and
74 inferences), none of the studies examined considered these factors. The present study illustrates
75 the value of knowing the variation of GCMs in each study area to create paleoreconstructions that
76 can be tested with additional information, such as genetic and paleoecological data.

77

78 **Key words:** climate change, ecological niche models, extrapolation, glaciations, species distribution
79 models, paleoecology.

82 **Introducción**

83 Debido a que el clima es uno de los principales determinantes de la distribución geográfica
84 de las especies (Brown et al. 1996), los ciclos climáticos del Pleistoceno han sido frecuentemente
85 mencionados en estudios filogeográficos como factores causales de los patrones de variación
86 genética (Peterson 2009). Estos ciclos compuestos por períodos cálidos, incluso más cálidos que el
87 presente, y períodos fríos (edades de hielo) habrían modificado las distribuciones geográficas
88 (Hewitt 1996, 2004). Quizá el episodio más reciente que pudo haber ejercido gran impacto en la
89 historia demográfica de las especies y sin duda del que se tiene el mejor conocimiento es el Último
90 Máximo Glacial (UMG, hace \approx 22 000 años). Las condiciones climáticas más frías que las actuales
91 y los cambios en los regímenes de precipitación ocurridos durante el UMG debieron haber
92 ocasionado la fragmentación, conectividad, extinción o expansión de poblaciones, en comparación
93 a las distribuciones anteriores (e.g., durante el interglacial previo; Hewitt 1996).

94 Hasta hace unos años, evaluar explícitamente el efecto potencial del UMG sobre la
95 distribución geográfica de las especies era apenas un sueño. Esta meta se ha hecho una realidad
96 revolucionaria con el desarrollo y aplicación de técnicas correlativas de Modelado de Nicho
97 Ecológico (MNE). Con tales técnicas es posible caracterizar las asociaciones climáticas de las
98 especies (es decir la idoneidad del ambiente para las especies de interés) y así estimar sus
99 distribuciones geográficas potenciales actuales, futuras o pasadas (e.g. durante el UMG, Waltari et
100 al. 2007). Gracias al interés creciente por integrar el MNE en estudios filogeográficos, ahora los
101 patrones de variación genética son comúnmente interpretados en un contexto geográfico y
102 ecológico para revelar las causas probables de la estructura poblacional e historia demográfica de
103 las especies (Chan et al. 2011, Alvarado-Serrano y Knowles 2014). Una de las aplicaciones más
104 habituales del MNE en los estudios filogeográficos es la identificación de la potencial existencia de
105 poblaciones durante el UMG (es decir, áreas adecuados según el clima), para comparar con
106 mapas correspondientes en la actualidad que juntos permitan detectar zonas de estabilidad a lo
107 largo del tiempo (refugios potenciales) u otras de expansión postglacial. Con estos patrones
108 geográficos propuestos, los patrones filogeográficos pueden ser utilizados para inferir procesos
109 causales a través de estadísticos de resumen o simulaciones coalescentes (Carnaval et al. 2009,
110 Peterson y Anamza 2015). Por lo tanto, la variación en las áreas de distribución potencial
111 estimadas para el UMG influirá en la interpretación de los resultados de la variación genética. Así
112 que, puede ser de vital importancia fomentar un uso más cuidadoso de la estimación de
113 distribuciones potenciales pasadas (i.e. paleoreconstrucciones) en estudios filogeográficos y,
114 consecuentemente, obtener un mejor entendimiento del efecto del clima sobre la distribución de la
115 variación genética de las especies.

116 No obstante diversas fuentes de incertidumbre complican la estimación de
117 paleodistribuciones y han sido tratadas con detalle (Williams y Jackson 2007, Nogués-Bravo 2009,
118 Varela et al. 2015b; Collevatti et al. 2016), en el presente trabajo nos enfocamos en el reto más
119 importante para reconstruir paleodistribuciones al no saber con exactitud cómo fue el clima en el
120 pasado (en particular durante el UMG), el cual dividimos en dos partes. Primero, para estimar
121 paleodistribuciones se requiere que el modelo de nicho ecológico calibrado con las condiciones
122 actuales sea transferido a reconstrucciones del clima que probablemente existió durante el UMG.
123 Este clima del UMG ha sido recreado con Modelos de Circulación General (MCG) que se encargan
124 de estimar la dinámica climática pasada (o futura) a través de simulaciones de los procesos físicos
125 que operan en la atmósfera, océanos y superficie terrestre (Braconnot et al. 2012). Hoy en día,
126 existen disponibles múltiples MCG desarrollados por varios grupos, los cuales basan sus
127 simulaciones en diferentes condiciones experimentales iniciales y en diversos algoritmos (Harrison
128 et al. 2016). Debido a estas diferencias, el clima que es estimado para un determinado período de
129 tiempo (e.g. para el UMG) puede diferir marcadamente entre MCGs en los valores de temperatura
130 y precipitación (Varela et al. 2015a). El tema de la variación entre los MCG no es trivial, ya que si
131 un mismo modelo de nicho es transferido a diferentes MCGs, es predecible hallar diferencias en las
132 paleodistribuciones estimadas para una misma especie y, consecuentemente, las interpretación de
133 patrones filogeográficos podría cambiar.

134 Segundo, la transferencia de modelos de nicho a diferentes períodos -o áreas geográficas-
135 conlleva la posible necesidad de extrapolación del modelo debido a la existencia de condiciones
136 no-análogas, es decir, condiciones climáticas más extremas que aquellas usadas para calibrar el
137 modelo (e.g. más frías que las actuales, véase el punto de truncamiento en la Fig. 1). El grado de
138 extrapolación a climas no-análogos necesaria (para aplicar el modelo de nicho ecológico a otro
139 tiempo/área) podría diferir dependiendo del MCG usado, una dificultad que ha sido poco apreciada
140 en la estimación de paleodistribuciones (ni tampoco en estudios del efecto del cambio climático
141 antrópico). Al transferir el modelo hacia condiciones no-análogas existen dos posibilidades para
142 llegar a una predicción: permitir que el modelo estime la respuesta a la variable sin alguna
143 restricción o mantener la respuesta al valor de idoneidad estimado en el punto de truncamiento
144 (conocido como ‘clamping’ en inglés; Fig. 2, Elith et al. 2010). Sin embargo, sin un conocimiento del
145 grado de extrapolación hacia condiciones no-análogas requerida en el modelo de nicho ecológico
146 (Fitzpatrick y Hargrove 2009) y de la forma de la respuesta modelada (es decir si está
147 incrementando o decreciendo en el punto de truncamiento; Anderson 2013), el investigador no
148 puede tomar una decisión bien informada sobre el *método* de extrapolación más adecuado al
149 transferir el modelo de nicho ecológico. Por lo tanto, puede resultar importante tomar en cuenta el
150 efecto (o no) de la manera de extrapolación hacia condiciones no-análogas en cada estudio.

151 Por lo anterior, en el presente trabajo consideramos la variación en la estimación de
152 paleodistribuciones potenciales de especies durante el UMG que podría deberse a dos razones
153 estrechamente relacionadas: (1) el uso de diferentes MCG para transferir un modelo de nicho

154 ecológico y (2) el grado de extrapolación que sería necesario (dependiendo del MCG usado) para
155 predecir en condiciones no-análogas. Para avalar estas ideas, a) cuantificamos las diferencias de
156 los dos MCG más comúnmente usados en la literatura filogeográfica reciente (en tres regiones
157 ampliamente estudiadas) y b) comprobamos cómo estas diferencias entre los MCGs causaron (o
158 no) variación en paleodistribuciones reconstruidas en estudios filogeográficos publicados.

159

160 **Materiales y métodos**

161

162 **Áreas de estudio**

163 El estudio incluye tres regiones del Hemisferio Oeste distantes latitudinalmente y con
164 climas actuales contrastantes ([Fig. 3](#)): la Gran Cuenca en Estados Unidos (*Great Basin and Range*,
165 en inglés), los bosques montañosos al norte de Mesoamérica (*montane forests of northern*
166 *Mesoamerica*, en inglés) y el Bosque Atlántico de Brasil (*Mata Atlântica*, en portugués; *Brazilian*
167 *Atlantic Forests*, en inglés). Para definir las tres regiones, se usó un shapefile de las ecorregiones
168 terrestres del mundo que han sido definidas con base en comunidades naturales y condiciones
169 ambientales (Olson et al. 2001). La Gran Cuenca localizada al suroeste de los Estados Unidos
170 incluye tierras altas de varias cadenas entre las Montañas Rocosas y las Sierras Nevadas, así
171 como los desiertos adyacentes. Los bosques montañosos al norte de Mesoamérica incluyen
172 aquellos localizados principalmente arriba de los 500 msnm y al oeste del Istmo de Tehuantepec
173 en México. Finalmente, el Bosque Atlántico localizado al sureste de Brasil alberga selvas tropicales
174 y submontanas principalmente en tierras por debajo de los 1000 msnm (Olson et al. 2001).

175

176 **Variables ambientales**

177 Para caracterizar las condiciones climáticas actuales en las áreas de estudio, se utilizaron
178 19 variables que describen condiciones de temperatura, precipitación y la estacionalidad de ellos.
179 Estas 19 variables son ampliamente usadas para modelar el nicho ecológico de especies a través
180 del planeta (Peterson et al. 2011, Varela et al. 2015b). Para describir las condiciones climáticas
181 durante UMG en cada una de las áreas de estudio, se escogieron dos reconstrucciones climáticas
182 desarrolladas por el *Paleoclimate Modelling Intercomparison Project* que han sido usadas
183 comúnmente para estimar paleodistribuciones: el *Community Climate System Model* (CCSM4) y el
184 *Model for Interdisciplinary Research on Climate* (MIROC-ESM). Todas las variables fueron
185 descargadas de la base de datos WorldClim (<http://www.worldclim.org>, Hijmans et al. 2005) a una
186 resolución de 2.5 minutos, tanto para el UMG como para el presente.

187

188 **Caracterización y comparación ambiental**

189 Para cada área de estudio, se extrajeron los valores ambientales para caracterizarlas en
190 términos de la mediana y valores extremos (mínimo y máximo), tanto para el presente como para el

191 UMG según los dos MCG. Este proceso se hizo después de convertir el *shapefile* a *raster* y
192 después a puntos con coordenadas geográficas. Se generaron diagramas de cajas (una para cada
193 variable) para visualizar y comparar la distribución de los conjuntos de datos entre los dos MCG en
194 cada área de estudio ([Apéndice 1](#)). Finalmente, se realizó una serie de pruebas no paramétricas U
195 de Mann-Whitney para cada variable climática para determinar si las medianas de los dos MCG
196 difieren en cada área de estudio. Con el fin de ilustrar la extrapolación que sería requerida al
197 transferir el modelo al UMG, se generaron histogramas sobrepuertos para visualizar la forma y
198 frecuencia de valores ambientales del presente y de los dos MCG para el UMG.

199

200 **Búsqueda de literatura**

201 Se investigó el uso reciente de las paleodistribuciones reconstruidas en un contexto
202 filogeográfico a través de una búsqueda de literatura científica. La búsqueda se realizó por medio
203 de *Google Scholar* (última búsqueda en marzo de 2017) para recopilar los artículos científicos que
204 han usado paleoreconstrucciones en estudios filogeográficos. Para ello, se usaron tres términos en
205 conjunto: “CCSM”, “MIROC” y “phylogeography”. Esta búsqueda arrojó 302 artículos desde 2007
206 hasta los primeros meses de 2017. A partir de estos artículos, se realizó una clasificación por
207 regiones geográficas a través de la revisión del título, palabras claves y resumen. Finalmente, se
208 escogieron los estudios filogeográficos enfocados parcial o completamente en las tres áreas de
209 estudios anteriormente mencionadas.

210 De los artículos referentes a las tres áreas, se extrajo la siguiente información: 1) si los
211 autores usaron solo uno o los dos MCG (CCSM4 y MIROC-ESM) para estimar la distribución
212 potencial durante el UMG, 2) en tal caso, si existieron discrepancias en las distribuciones
213 geográficas potenciales estimadas al usar los dos MCG, 3) en caso de que 1 y 2 sean positivos,
214 cómo se manifestó la discrepancia encontrada (e.g. diferente extensión, diferente patrón de
215 conectividad histórica) y 4) para todos los artículos, si se especificó algún método para detectar la
216 presencia de climas no-análogos al transferir el modelo de nicho al UMG. Adicionalmente, también
217 para los artículos en los cuales el 2 es afirmativo, se registró si los autores atribuyen la
218 discrepancia entre las paleodistribuciones reconstruidas a alguna razón específica. Con esta
219 revisión de literatura nuestra intención fue averiguar el estado actual del uso de paleodistribuciones
220 en estudios filogeográficos y, de esta forma, sugerir lineamientos que podrían beneficiar la
221 integración de ambos campos. La base de datos con los artículos examinados se encuentra
222 disponible en el Apéndice 2.

223

224 **Resultados**

225

226 **Caracterización climática actual**

227 *La Gran Cuenca*. El área de estudio incluyó 28219 píxeles. La temperatura promedio anual
228 varía entre los -1.6 y 23.9 °C, con una precipitación anual de 46 hasta 788 mm.

229 *Bosques montañosos al norte de Mesoamérica*. El área de estudio incluyó 8820 píxeles. La
230 temperatura promedio anual fluctúa entre los 2.1 y 28.3 °C, mientras que la precipitación anual va
231 de 354 hasta 4040 mm.

232 *Bosque Atlántico de Brasil*. El área de estudio incluyó 61695 píxeles. La temperatura
233 promedio anual va de los 11 a los y 27.6 °C, con una precipitación anual que fluctúa entre 381
234 hasta 3537 mm.

235

236 **Caracterización y comparación del UMG entre MCGs**

237 *La Gran Cuenca*. MIROC-ESM estimó temperaturas más bajas que CCSM4 durante el
238 UMG, tanto en el promedio anual como en condiciones extremas, así como una oscilación diurna
239 mayor ([Tabla 1, Apéndice 1](#)). Además, en comparación con CCSM4, MIROC-ESM indicó mayor
240 precipitación anual durante el UMG y una mayor variación en variables extremas de precipitación
241 como la del mes más lluvioso. La comparación entre ambos MCG arrojó diferencia significativa en
242 mediana para cada una de las 19 variables ($p < 0.001$, [Tabla 1](#)).

243 *Bosques montañosos al norte de Mesoamérica*. MIROC-ESM estimó temperaturas más
244 bajas que CCSM4 durante el UMG, tanto para el promedio anual como para condiciones extremas
245 ([Tabla 2, Apéndice 1](#)). La variación entre mínimos y máximos fue considerablemente más amplia
246 en MIROC-ESM para algunas variables que describen condiciones extremas de temperatura, como
247 la máxima del mes más cálido. A diferencia de la Gran Cuenca, aquí fue CCSM4 el que mostró
248 mayor precipitación durante el UMG. Para algunos píxeles, la diferencia en la precipitación anual
249 estimada entre los dos GCMs fue mayor a 1000 mm. Por ejemplo, el mayor valor de precipitación
250 anual de acuerdo a CCSM4 fue de 4001 mm, mientras que MIROC-ESM estimó 2027 mm para ese
251 mismo píxel. La comparación entre ambos MCG arrojó diferencia significativa en la mediana en 17
252 de las 19 variables ($p < 0.001$, [Tabla 2](#)), resultando no significativas la temperatura máxima del
253 mes más cálido y la precipitación del trimestre más seco ($p > 0.299$).

254 *Bosque Atlántico de Brasil*. Para variables que abarcan condiciones anuales, MIROC-ESM
255 también estimó temperaturas más bajas que CCSM4 durante el UMG. Sin embargo, para variables
256 que describen condiciones extremas de temperatura fue CCSM4 el que generalmente estimó
257 valores más bajos ([Tabla 3, Apéndice 1](#)). Al igual que en la Gran Cuenca (pero contrastando con
258 los *Bosques montañosos al norte de Mesoamérica*), MIROC-ESM generalmente mostró mayor
259 precipitación durante el UMG, aunque CCSM4 fue el único que estimó una precipitación mayor a
260 4000 mm en algunos píxeles. La comparación entre ambos MCG arrojó diferencia significativa en
261 la mediana de 18 de las 19 variables ($p < 0.001$, [Tabla 3](#)), resultando no significativa solamente la
262 temperatura promedio anual ($p = 0.0895$).

263

264 **Búsqueda de literatura científica.**

265 Se encontraron 12 artículos enfocados en la Gran Cuenca, 10 en los bosques montañosos
266 del norte de Mesoamérica y nueve en el Bosque Atlántico ([Apéndice 2](#)). Uno de los estudios usó
267 sólo uno de los MCG (CCSM4) para generar la paleodistribución potencial. En 28 estudios se
268 incluyeron ambos MCG; en 23 de estos los autores crearon dos hipótesis alternativas de
269 distribuciones potenciales durante el UMG y en cinco más se crearon mapas consenso de ambas
270 paleodistribuciones reconstruidas. En dos estudios no fue claro si ambas paleoreconstrucciones se
271 usaron por separado o como un consenso y tampoco se proporcionaron los mapas resultantes. Al
272 ser usadas por separado (los 23 estudios), el resultado evidente es la variación entre
273 paleodistribuciones reconstruidas, ya sea en la extensión predicha y/o en los patrones de
274 conectividad de poblaciones durante el UMG. En siete estudios se mencionó que la discrepancia
275 entre paleodistribuciones reconstruidas podría ser debido a que CCSM4 estima una menor
276 temperatura y mayor precipitación que MIROC-ESM (todos ellos citando a Otto-Bliesner et al.
277 2007), pero en sólo uno se demostró tal hecho en la región de estudio. Se destaca el hallazgo de
278 que ningún estudio hizo referencia a métodos para detectar regiones con condiciones climáticas
279 no-análogas ni el método escogido para extrapolar. Un solo estudio presumió el efecto de la
280 existencia de condiciones no-análogas como el causante de dicha discrepancia; sin embargo, no
281 se describió el método para detectar tales condiciones en el UMG. En otro estudio se evitó la
282 extrapolación, por lo que no hubo predicción en regiones con climas no-análogos (aunque no se
283 mencionó explícitamente la razón de evitar la extrapolación). A continuación se presentan los
284 resultados por cada región.

285 *La Gran Cuenca.* En los 12 artículos examinados usaron ambos MCG, con la mayoría de
286 ellos interpretando las paleoreconstrucciones por separado. Dos de los estudios usaron un mapa
287 consenso de los dos MCG para mostrar la distribución potencial durante el UMG, y otro sólo
288 presentó los resultados basado en MIROC-ESM. Cuando las paleodistribuciones fueron analizadas
289 y presentadas por separado, las paleoreconstrucciones variaron notablemente en la extensión
290 predicha. Una de las diferencias más notables es cómo la ubicación de refugios inferidos varía de
291 acuerdo a lo sugerido por uno u otro MCG. Uno de los estudios no presentó ni discutió los
292 resultados de las paleodistribuciones estimadas con los MCG, por lo que no fue posible determinar
293 si hubieron discrepancias entre las paleodistribuciones reconstruidas.

294 *Bosques montañosos al norte de Mesoamérica.* En nueve de los 10 artículos examinados
295 se usaron ambos MCG, ninguno realizó un consenso y en el último no fue claro. En ocho estudios
296 fue evidente que las paleodistribuciones reconstruidas variaron en la extensión predicha, mientras
297 que en el otro estudio sólo fue evidente que sí variaron para una de las tres especies incluidas. En
298 cuatro estudios fue evidente que CCSM4 predijo una distribución potencial considerablemente
299 mayor que MIROC-ESM durante el UMG, mientras que en el resto las diferencias fueron sutiles.
300 Otra diferencia notable entre ambos MCG fue con respecto a patrones de conectividad entre
301 poblaciones, con una tendencia hacia mayor conectividad basado en CCSM4.

302 *Bosque Atlántico de Brasil*. En siete de los 9 artículos se usaron ambos MCG, en cuatro de
303 ellos por separado y en tres haciendo un consenso. En uno de los demás estudios sólo se usó el
304 CCSM4 y el último no fue claro. En todos los cuatro estudios en donde las paleoreconstrucciones
305 se examinaron por separado, se observaron diferencias entre ellas. Diferencias notables se dieron
306 tanto en la extensión predicha como en los patrones de conectividad. Uno de los estudios usó sólo
307 la reconstrucción de CCSM4, justificando su uso porque de acuerdo a los autores este MCG estima
308 condiciones más frías durante el UMG.

309

310 **DISCUSIÓN**

311

312 **Diferencias entre Modelos de Circulación General**

313 El presente trabajo ilustra el valor de conocer la variación de los MCG en cada área de
314 estudio para crear retropredicciones de modelos de nicho ecológico. Esto es de gran relevancia
315 dado que en la actualidad ya existen varias MCG disponibles para el pasado y para el futuro (e.g.
316 nueve disponibles para el Holoceno medio y más de 15 para el 2050, véase
317 <http://www.worldclim.org/version1>). Por lo tanto, la variación posible en la estimación de
318 distribuciones potenciales a través del tiempo es aún más grande que lo que encontraría un
319 investigador usando sólo los dos MCG tratados aquí.

320 Aquí, los dos MCG examinados (CCSM4 y MIROC-ESM) mostraron diferencias
321 significativas para casi todas las variables en las tres áreas de estudio. aunque no de manera
322 concordante. La diferencia entre los dos MCGs se manifiesta de manera diferente a través de las
323 tres áreas, siendo más contundente en la Gran Cuenca y el Bosque Atlántico. De acuerdo a estos
324 dos MCGs fue claro que el UMG presentó temperaturas más bajas que las actuales, siendo
325 MIROC-ESM el que generalmente estimó temperaturas aún más bajas que CCSM4 en estas tres
326 regiones. Este hallazgo contradice lo reportado por varios artículos examinados en el presente
327 trabajo, que atribuyen las diferencias en las paleodistribuciones reconstruidas a una menor
328 temperatura estimado por CCSM4 (citando a Otto-Bliesner et al. 2007). Esta situación puede
329 deberse a que el patrón de variación climática simulada por los MCGs (ni las diferencias entre
330 ellos) no es uniforme a través del planeta (Taylor et al. 2012, Harrison et al. 2016), sino que varía
331 regional o incluso localmente. Para el caso de la precipitación, la diferencia entre GCMs fue más
332 notable e idiosincrática. MIROC-ESM mostró mayor precipitación que CCSM4 en la Gran Cuenca y
333 el Bosque Atlántico, pero fue al revés para las montañas del norte de Mesoamérica (Tablas 1-3,
334 Fig. 4, Apéndice 1). Tan sólo tres estudios, todos ellos en el norte de Mesoamérica, mencionaron el
335 posible efecto de una mayor precipitación anual estimada por CCSM4 en la diferencia entre
336 paleodistribuciones reconstruidas. Sin embargo, tales estudios no examinaron explícitamente los
337 valores de precipitación estimados por los dos MCG en el área de estudio.

338 Consideramos que conocer las condiciones climáticas que los diferentes MCGs estiman
339 para el área de estudio tiene por lo menos dos beneficios. Primero, aumentará el entendimiento de
340 los factores que causan variación entre paleodistribuciones重建. Segundo, también abrirá
341 la posibilidad de generar hipótesis de distribuciones potenciales de acuerdo a escenarios climáticos
342 precisos. Por ejemplo, si un MCG predice condiciones más frías y secas en el área de estudio
343 durante el UMG, la paleodistribución estimada usando ese MCG debería ser considerada como
344 potencial bajo el supuesto de que efectivamente el clima fue así. Otros fuentes de datos, por
345 ejemplo el uso de información genética y registros paleoecológicos, entonces podrían ser utilizados
346 para poner a prueba tales hipótesis.

347

348 **Complicaciones de condiciones no-análogas**

349 A pesar de la importancia de tanto detectar climas no-análogos como el método para
350 extrapolar (y sus efectos sobre los resultados e inferencias), esto fue pasado por alto en los más
351 que 30 estudios examinados en el presente trabajo. Tal omisión en estudios filogeográficos es
352 sorprendente (sobre todo en los más recientes), dada la creciente disponibilidad de literatura al
353 respecto y su uso en estudios de cambio climático futuro (e.g. Thullier et al. 2004, Williams y
354 Jackson 2007, Fitzpatrick y Hargrove 2009, Zurell et al. 2012, Anderson 2013, Mesgarian et al.
355 2014). Mapear regiones geográficas con condiciones no-análogas es de suma importancia para la
356 filogeografía ya que indican incertidumbre (Elith y Leathwick 2009), sugiriendo que la interpretación
357 de patrones de estructura poblacional e historia demográfica de las especies en esas regiones
358 deberían tomarse con mayor cautela.

359 Es importante mencionar que la paleodistribución reconstruida en condiciones no-análogas
360 podría diferir considerablemente entre dos MCG si es que alguno de ellos estima condiciones más
361 extremas que el otro. Así poseería un mayor número de píxeles con condiciones no-análogas. Por
362 ejemplo, para el caso de la variación de temperatura diurna en las tres regiones examinadas, el
363 uso de MIROC-ESM requerirá mayor extrapolación que CCSM4 debido a la presencia de valores
364 más extremos en aquél ([Tablas 1-3, BIO 02 en Apéndice 1](#)). Cabe resaltar que tales patrones
365 también dependerán del área de estudio. Para el caso de la temperatura media anual, un modelo
366 requerirá mayor extrapolación para los dos MCGs para estudios en la Gran Cuenca, que para otros
367 en las montañas del norte de Mesoamérica o en el Bosque Atlántico ([Fig. 4](#)). Sin embargo, para el
368 caso de la precipitación del mes más húmedo, en la Gran Cuenca habrá menor necesidad de
369 extrapolar, mientras que en el norte de Mesoamérica y el Bosque Atlántico incrementará la
370 incertidumbre debida a la extrapolación requerida hacia ambos extremos ([Fig. 4](#)). Por estas
371 razones, se resalta el valor de mapas de incertidumbre debida a la presencia de condiciones no-
372 análogas (comparando entre MCGs).

373

374 **CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS**

375 Generar predicciones en condiciones no-análogas, como el clima durante el UMG, sigue
376 siendo un reto grande en la transferencia de modelos de nicho ecológico, necesitando más
377 progreso teórico y metodológico (Elith et al. 2010, Peterson et al. 2011, Owens et al. 2013). Una
378 vez tomadas en cuenta los aspectos teóricos y metodológicos encauzados a generar
379 transferencias de modelos de nicho ecológico, se podrá ir hacia la evaluación del realismo
380 biológico de las paleodistribuciones. Las paleodistribuciones reconstruidas son hipótesis que
381 deberían ser evaluadas con información adicional (Collevatti et al. 2015, Guevara y Sánchez-
382 Cordero en prensa). Una de las formas de evaluar dicho realismo es precisamente el uso de la
383 información genética de las especies con el fin de apoyar o no los patrones de expansión,
384 conectividad/fragmentación o estabilidad poblacional sugerida por las paleoreconstrucciones
385 (Alvarado-Serrano y Knowles 2014). Así, la filogeografía tiene mucho que ofrecer al desarrollo del
386 MNE, como un método de evaluación del realismo biológico de paleodistribuciones. Por otro lado,
387 la evidencia paleoecológica también, siempre que esté disponible, presenta una útil fuente de
388 datos para evaluar las paleodistribuciones reconstruidas a través del MNE. La realidad actual es
389 que el uso del conocimiento paleoecológico para validar la estimación de distribuciones potenciales
390 durante el UMG ha sido ignorado casi por completo en los estudios examinados (pero véase
391 Martínez-Meyer et al. 2004 y Veloz et al. 2012). Tomando en cuenta los factores revisados en este
392 artículo más los avances previstos, auguramos un futuro cercano de gran provecho. La fusión de
393 los modelos de nicho ecológico y la estimación de paleodistribuciones, los estudios filogeográficos
394 y la evidencia paleoecológica -con buenos datos, conceptos claros, y análisis adecuados- deberá
395 brindar un mejor entendimiento del efecto de clima del pasado sobre la distribución de las especies
396 y de las respuestas más probables a sus cambios en el futuro (Prates et al. 2016).

397

398 REFERENCIAS

- 399 Alvarado-Serrano, D. F., Knowles, L. L. 2014. Ecological niche models in phylogeographic studies:
400 applications, advances and precautions. *Molecular Ecology Resources* 14(2):233-248.
- 401 Anderson, R. P. 2013. A framework for using niche models to estimate impacts of climate change
402 on species distributions. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1297:8-28.
- 403 Austin, M. 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some
404 possible new approaches. *Ecological Modelling* 200(1):1-19.
- 405 Braconnot, P., Harrison, S. P., Kageyama, M., Bartlein, P. J., Masson-Delmotte, V., Abe-Ouchi, et
406 al. 2012. Evaluation of climate models using palaeoclimatic data. *Nature Climate Change*
407 2(6):417-424.
- 408 Brown, J. H., Stevens, G. C., Kaufman, D. M. 1996. The geographic range: size, shape,
409 boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27(1):597-
410 623.

- 411 Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F., Rodrigues, M. T., Moritz, C. 2009. Stability
412 predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science* 323(5915):785-
413 789.
- 414 Chan, L. M., Brown, J. L., Yoder, A. D. 2011. Integrating statistical genetic and geospatial methods
415 brings new power to phylogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59(2):523-537.
- 416 Collevatti, R. G., Terribile, L. C., Oliveira, G., Lima-Ribeiro, M. S., Nabout, J. C., Rangel, T. F., et al.
417 2013. Drawbacks to palaeodistribution modelling: the case of South American seasonally dry
418 forests. *Journal of Biogeography* 40(2):345-358.
- 419 Elith, J., Leathwick, J. R. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction
420 across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40(1):677.
- 421 Elith, J., Kearney, M., Phillips, S. 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods in
422 Ecology and Evolution* 1(4):330-342.
- 423 Fitzpatrick, M. C., Hargrove, W. W. 2009. The projection of species distribution models and the
424 problem of non-analog climate. *Biodiversity and Conservation* 18(8):2255-2261.
- 425 Harrison, S. P., Bartlein, P. J., Prentice, I. C. 2016. What have we learnt from palaeoclimate
426 simulations?. *Journal of Quaternary Science* 31(4):363-385.
- 427 Hewitt, G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and
428 speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58(3):247-276.
- 429 Hewitt, G. M. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical
430 Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 359(1442):183-195.
- 431 Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., Jarvis, A. 2005. Very high resolution
432 interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of
433 Climatology* 25(15):1965-1978.
- 434 Martínez-Meyer, E., Peterson, A. T., Hargrove, W. W. 2004. Ecological niches as stable
435 distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions
436 and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13(4):
437 305-314.
- 438 Merow, C., Smith, M. J., Edwards, T. C., Guisan, A., McMahon, S. M., Normand, et al. 2014. What
439 do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models?. *Ecography*
440 37(12):1267-1281.
- 441 Mesgaran, M. B., Cousens, R. D., Webber, B. L. 2014. Here be dragons: a tool for quantifying
442 novelty due to covariate range and correlation change when projecting species distribution
443 models. *Diversity and Distributions* 20(10):1147-1159.
- 444 Nogués-Bravo, D. 2009. Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology
445 and Biogeography* 18(5):521-531.

- 446 Thuiller, W., Brotons, L., Araújo, M. B., Lavorel, S. 2004. Effects of restricting environmental range
447 of data to project current and future species distributions. *Ecography* 27(2):165-172.Olson, D.
448 M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E.
449 C., et al. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience*
450 51(11):933-938.
- 451 Otto-Bliesner, B. L., Hewitt, C. D., Marchitto, T. M., Brady, E., Abe-Ouchi, A., Crucifix, et al. 2007.
452 Last Glacial Maximum ocean thermohaline circulation: PMIP2 model intercomparisons and
453 data constraints. *Geophysical Research Letters* 34(12):1-6.
- 454 Owens, H. L., Campbell, L. P., Dornak, L. L., Saupe, E. E., Barve, N., Soberón, J., et al. 2013.
455 Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on
456 calibration areas. *Ecological Modelling* 263:10-18.
- 457 Peterson, A. T. (2009). Phylogeography is not enough: The need for multiple lines of
458 evidence. *Frontiers of Biogeography* 1(1):19-25
- 459 Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M.,
460 Araújo, M.B. 2011. Ecological niches and geographic distributions. *Monographs in Population*
461 *Biology*, 49. Princeton University Press, Princeton.
- 462 Peterson, A. T., Anamza, T. 2015. Ecological niches and present and historical geographic
463 distributions of species: a 15-year review of frameworks, results, pitfalls, and promises. *Folia*
464 *Zoologica* 64(3):207-217.
- 465 Prates, I., Xue, A. T., Brown, J. L., Alvarado-Serrano, D. F., Rodrigues, M. T., Hickerson, M. J.,
466 Carnaval, A. C. 2016. Inferring responses to climate dynamics from historical demography in
467 Neotropical forest lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(29):7978-
468 7985.
- 469 Taylor, K. E., Stouffer, R. J., Meehl, G. A. 2012. An overview of CMIP5 and the experiment
470 design. *Bulletin of the American Meteorological Society* 93(4):485-498.
- 471 Varela, S., Lima-Ribeiro, M. S., Terribile, L. C. 2015. A short guide to the climatic variables of the
472 Last Glacial Maximum for biogeographers. *PLoS one* 10(6):1-15
- 473 Varela, S., Terribile, L. C., de Oliveira, G., Diniz-Filho, J. A. F., González-Hernández, J., Lima-
474 Ribeiro, M. S. 2015. ecoClimate vs. Worldclim: variables climáticas SIG para trabajar en
475 biogeografía. *Ecosistemas* 24(3):88-92.
- 476 Veloz, S. D., Williams, J. W., Blois, J. L., He, F., Otto-Bliesner, B., Liu, Z. 2012. No-analog climates
477 and shifting realized niches during the late quaternary: implications for 21st-century
478 predictions by species distribution models. *Global Change Biology* 18(5):1698-1713.
- 479 Waltari, E., Hijmans, R. J., Peterson, A. T., Nyári, Á. S., Perkins, S. L., Guralnick, R. P. 2007.
480 Locating Pleistocene refugia: comparing phylogeographic and ecological niche model
481 predictions. *PLoS one* 2(7):1-11.

- 482 Williams, J. W., Jackson, S. T. 2007. Novel climates, no-analog communities, and ecological
483 surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5(9):475-482.
- 484 Zurell, D., Elith, J., Schröder, B. 2012. Predicting to new environments: tools for visualizing model
485 behaviour and impacts on mapped distributions. *Diversity and Distributions* 18(6):628-634.
- 486

487 **Tablas**

488 Tabla 1. Comparación ambiental de 19 variables bioclimáticas de dos Modelos de Circulación
 489 Global (MCG; CCSM4 y MIROC-ESM) para la Gran Cuenca de Estados Unidos. Se muestra la
 490 mediana, los valores mínimo (min) y máximo (max) para cada MCG, así como el resultado de la
 491 prueba no paramétrica *U* de Mann-Whitney (valor-z) para determinar si las medianas de los dos
 492 MCG difieren. Temp. = temperatura; Prec. = precipitación.

493 Table 1. Environmental comparison for 19 bioclimatic variables of two General Circulation Models
 494 (GCM;CCSM 4 and MIROC-ESM) for the Great Basin and Range of the United States. Median,
 495 minimum (Min) and maximum (Max) values are shown for each GCM, as well as the result of the
 496 Mann-Whitney *U* nonparametric test (z-score) to determine for each variable whether medians of
 497 the two CGMs differ. Temp. = temperature; Prec. = precipitation.

Variables	CCSM4			MIROC-ESM			<i>z</i>	<i>p</i>
	Mediana	Min	Max	Mediana	Min	Max		
Temp. promedio anual (BIO 01)	-0.1	-10.8	16.6	-1.5	-12.6	15.5	31.01	< 0.001
Oscilación diurna de la temp. (BIO 02)	15.9	10.0	19.1	16.3	9.8	20.1	-16.64	< 0.001
Isotermalidad (BIO 03)	4.0	2.9	4.7	3.9	3.0	4.6	22.28	< 0.001
Estacionalidad de la temp. (BIO 04)	825.5	550.2	1034.9	810.2	529.3	952.5	40.68	< 0.001
Temp. max. mes más cálido (BIO 05)	22.6	4.6	36.9	20.0	2.2	34.7	57.06	< 0.001
Temp. min. mes más frío (BIO 06)	-18.0	-28.3	0.1	-21.4	-34.4	-1.6	68.25	< 0.001
Oscilación anual de la temp. (BIO 07)	40.0	26.0	46.9	41.0	24.9	46.6	-33.91	< 0.001
Temp. trimestre más lluvioso (BIO 08)	-5.8	-18.0	14.5	-2.5	-23.9	12.2	-30.69	< 0.001
Temp. trimestre más seco (BIO 09)	7.3	-15.0	26.2	2.3	-16.7	26.8	46.77	< 0.001
Temp. trimestre más cálido (BIO 10)	11.9	-2.7	28.5	9.6	-3.7	27.0	49.77	< 0.001
Temp. trimestre más frío (BIO 11)	-9.5	-19.2	6.4	-11.4	-24.4	4.7	44.74	< 0.001
Prec. Anual (BIO 12)	256	57	969	257	75	1292	-10.23	< 0.001
Prec. mes más lluvioso (BIO 13)	31	10	194	33	14	241	-19.16	< 0.001
Prec. mes más seco (BIO 14)	10	0	34	9	0	42	10.81	< 0.001
Estacionalidad de la prec.(BIO 15)	28	12	90	31	11	92	-36.25	< 0.001
Prec. trimestre más lluvioso (BIO 16)	86	25	528	89	35	669	-10.37	< 0.001
Prec. trimestre más seco (BIO 17)	39	3	123	39	4	145	10.08	< 0.001
Prec. trimestre más cálido (BIO 18)	49	5	170	55	5	202	-22.24	< 0.001
Prec. trimestre más frío (BIO 19)	77	25	511	74	18	669	8.78	< 0.001

498

499

500 Tabla 2. Comparación ambiental de 19 variables bioclimáticas de dos Modelos de Circulación
 501 Global (MCG; CCSM4 y MIROC-ESM) para los bosques montañosos del norte de Mesoamérica.
 502 Se muestra la mediana, los valores mínimo (Min) y máximo (Max) para cada MCG, así como el
 503 resultado de la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney (valor-z) para determinar si las
 504 medianas de los dos MCG para cada variable climática difieren. Temp. = temperatura; Prec. =
 505 precipitación. Aparece en negritas el valor de p para las variables no significativas.

506 Table 2. Environmental comparison among 19 bioclimatic variables of two General Circulation
 507 Models (GCM;CCSM 4 and MIROC-ESM) for the montane forests of northern Mesoamerica.
 508 Median, minimum (Min) and maximum (Max) values are shown for each GCM, as well as the result
 509 of the Mann-Whitney U nonparametric test (z-score) to test whether medians of the two CGMs for
 510 each variable differ in the study area. Temp. = temperature; Prec. = precipitation. P-values appear
 511 in bold for the non-significant variables.

512

Variables	CCSM4			MIROC-ESM				
	Mediana	Min	Max	Mediana	Min	Max	z	p
Temp. promedio anual (BIO 01)	13.7	-2.4	25.3	13.7	-3.7	27.1	2.01	0.045
Oscilación diurna de la temp. (BIO 02)	15.6	10.6	19.1	16.9	9.4	23.1	-36.82	< 0.001
Isotermalidad (BIO 03)	6.6	4.9	8.1	6.6	5.3	7.8	-2.56	0.011
Estacionalidad de la temp. (BIO 04)	202.8	87.7	439.0	226.3	98.0	363.2	-34.52	< 0.001
Temp. max. mes más cálido (BIO 05)	25.5	7.0	37.0	25.4	3.9	44.9	1.04	0.299
Temp. min. mes más frío (BIO 06)	1.8	-11.8	16.7	1.1	-13.1	14.0	16.21	< 0.001
Oscilación anual de la temp. (BIO 07)	23.4	15.4	29.9	24.5	14.9	35.9	-29.35	< 0.001
Temp. trimestre más lluvioso (BIO 08)	15.1	-2.2	26.4	15.4	-2.6	28.2	-5.92	< 0.001
Temp. trimestre más seco (BIO 09)	12.5	-3.4	24.5	12.5	-5.1	28.0	3.31	0.001
Temp. trimestre más cálido (BIO 10)	16.3	-1.0	27.2	16.3	-2.2	30.9	2.45	0.014
Temp. trimestre más frío (BIO 11)	10.5	-4.1	23.0	10.3	-6.1	24.0	6.25	< 0.001
Prec. Anual (BIO 12)	898	308	4001	757	192	2803	34.64	< 0.001
Prec. mes más lluvioso (BIO 13)	197	65	858	178	40	525	25.70	< 0.001
Prec. mes más seco (BIO 14)	5	0	68	6	0	77	-8.15	< 0.001
Estacionalidad de la prec.(BIO 15)	91	59	114	94	39	119	-15.71	< 0.001
Prec. trimestre más lluvioso (BIO 16)	503	148	2289	449	102	1240	27.28	< 0.001
Prec. trimestre más seco (BIO 17)	26	4	233	27	4	318	-0.41	0.679
Prec. trimestre más cálido (BIO 18)	234	63	1126	267	59	1115	-16.02	< 0.001
Prec. trimestre más frío (BIO 19)	65	4	279	35	5	466	43.03	< 0.001

513

514

515 Tabla 3. Comparación ambiental de 19 variables bioclimáticas de dos Modelos de Circulación
 516 Global (MCG; CCSM4 y MIROC-ESM) para el Bosque Atlántico de Brasil. Se muestra la mediana,
 517 los valores mínimo (Min) y máximo (Max) para cada MCG, así como el resultado de la prueba no
 518 paramétrica U de Mann-Whitney (valor-z) para determinar si las medianas de los dos MCG para
 519 cada variable climática difieren en el área de estudio. Temp. = temperatura; Prec. = precipitación.
 520 Aparece en negritas el valor de p para las variables no significativas.

521

522 Table 3. Environmental comparison among 19 bioclimatic variables of two General Circulation
 523 Models (GCM;CCSM 4 and MIROC-ESM) for the Atlantic Forests. Median, minimum (Min) and
 524 maximum (Max) values are shown for each GCM, as well as the result of the Mann-Whitney U
 525 nonparametric test (z-score) to test whether medians of the two CGMs for each variable differ in the
 526 study area. Temp. = temperature; Prec. = precipitation. P-values appear in bold for the non-
 527 significant variables.

528

Variables	CCSM4			MIROC-ESM				z	p
	Mediana	Min	Max	Mediana	Min	Max			
Temp. promedio anual (BIO 01)	17.1	7.7	24.1	16.9	8.1	25.3	-1.70	0.089	
Oscilación diurna de la temp. (BIO 02)	12.3	7.3	16.0	10.9	5.7	15.8	161.92	< 0.001	
Isotermalidad (BIO 03)	6.0	4.6	8.2	5.5	4.2	7.9	110.06	< 0.001	
Estacionalidad de la temp. (BIO 04)	267.0	52.8	511.9	307.8	60.9	526.7	-40.02	< 0.001	
Temp. max. mes más cálido (BIO 05)	27.0	16.4	32.7	26.3	16.5	33.6	20.84	< 0.001	
Temp. min. mes más frío (BIO 06)	5.8	-4.2	17.2	6.9	-4.8	18.4	-43.30	< 0.001	
Oscilación anual de la temp. (BIO 07)	20.8	10.8	29.2	19.5	8.8	29.5	55.69	< 0.001	
Temp. trimestre más lluvioso (BIO 08)	19.1	7.8	23.9	19.0	7.9	25.2	13.87	< 0.001	
Temp. trimestre más seco (BIO 09)	15.0	4.3	24.7	14.9	5.1	26.7	-5.92	< 0.001	
Temp. trimestre más cálido (BIO 10)	20.4	10.2	25.1	20.5	10.4	26.7	-19.28	< 0.001	
Temp. trimestre más frío (BIO 11)	13.3	3.2	23.2	13.0	5.0	24.0	8.93	< 0.001	
Prec. Anual (BIO 12)	1471	359	4264	1574	389	3929	-65.01	< 0.001	
Prec. mes más lluvioso (BIO 13)	207	77	477	237	74	528	-80.84	< 0.001	
Prec. mes más seco (BIO 14)	45	0	157	54	0	178	-22.68	< 0.001	
Estacionalidad de la prec.(BIO 15)	42	8	131	42	12	118	-15.38	< 0.001	
Prec. trimestre más lluvioso (BIO 16)	540	200	1356	617	190	1456	-71.03	< 0.001	
Prec. trimestre más seco (BIO 17)	188	1	541	204	2	562	-29.56	< 0.001	
Prec. trimestre más cálido (BIO 18)	444	3	1343	469	8	1456	-42.58	< 0.001	
Prec. trimestre más frío (BIO 19)	222	2	1097	268	3	1145	-52.43	< 0.001	

529

530

531 **Pies de figuras**

532

533 **Fig. 1.** Curva de respuesta hipotética para una variable de temperatura (°C) ilustrando las
534 condiciones análogas y no-análogas. Las condiciones existentes en el área de estudio que
535 sirvieron para calibrar el modelo de nicho ecológico aparecen en blanco, terminado por el punto de
536 truncamiento. Tales condiciones pueden (o no) existir en la segunda región/periodo, sin mayor
537 complicación para predecir idoneidad ahí. En contraste, las condiciones que existen en el tiempo -o
538 espacio- hacia donde el modelo será transferido (pero *no* en el área de calibrar el modelo)
539 representan las condiciones no-análogas que causan mayor incertidumbre debido al método de
540 extrapolación. Nótese que las condiciones no-análogas pueden variar entre Modelos de Circulación
541 General (MCG; azul y crema).

542 **Fig. 1.** Hypothetical response curve for a temperature variable (° C) illustrating analog and non-
543 analog conditions. The conditions existing in the study area that was used to calibrate the
544 ecological niche model appear in white, ending at the truncation point. Such conditions may or may
545 not exist in the second region/period, with no associated complication to predict suitability there. In
546 contrast, conditions that exist in the time -or space- to which the model will be transferred (but not
547 existing in the area of model calibration) represent non-analogous conditions that cause greater
548 uncertainty related to the extrapolation method chosen. Note that non-analog conditions may vary
549 between General Circulation Models (MCG; blue and cream).

550

551 **Fig. 2.** Dos curvas de respuesta hipotéticas para una variable de temperatura (°C) ilustrando las
552 dos formas para extrapolar en condiciones no-análogas: permitiendo que el modelo estime la
553 respuesta a la variable sin alguna restricción (línea punteada) o ajustando la respuesta al valor de
554 idoneidad encontrado en el punto de truncamiento (línea entrecortada). Nótese que si la respuesta
555 sigue en aumento hasta llegar al punto de truncamiento (a), la forma más conservadora de
556 extrapolar sería ajustando el valor de idoneidad al punto de truncamiento (línea entrecortada, i.e.
557 *clamping* en inglés), mientras que si la respuesta está decreciendo (b), la forma más conservadora
558 sería permitiendo que el modelo estime la respuesta sin restricción (línea punteada).

559 **Fig. 2.** Two hypothetical response curves for a temperature variable (° C) illustrating the two ways
560 to extrapolate into non-analog conditions: allowing the model to estimate the response to the
561 variable without constraint (dashed line) or adjusting the response to match the suitability value
562 found at the truncation point (broken line). Note that if the response is increasing at the truncation
563 point (a), a more conservative way of extrapolating would be to adjust the suitability value to that of
564 the truncation point (dashed line, i.e. clamping), whereas if the response is decreasing (b), a more

565 conservative way would be allowing the model to estimate the response without constraint (dashed
566 line).

567

568 **Fig. 3.** Mapa del Hemisferio Oeste mostrando las tres áreas de estudio: La Gran Cuenca de
569 Estados Unidos (en verde), los bosques montañosos del norte de Mesoamérica (en rosa) y la Mata
570 Atlántica de Brasil (en mostaza). Nótese la variación latitudinal y altitudinal (histograma de píxeles)
571 entre las tres áreas de estudio.

572 **Fig. 3.** Map of the Western Hemisphere showing the three study areas: The Great Basin of the
573 United States (in green), the montane forests of northern Mesoamerica (in pink) and the Atlantic
574 Forest of Brazil (in mustard). Note the latitudinal and altitudinal variation (histogram of pixels)
575 among the three study areas.

576

577

578 **Fig. 4.** Histogramas múltiples ilustrando la variación entre dos Modelos de Circulación General
579 (MCG) para reconstrucciones del Último Máximo Glacial y comparando con el presente para dos
580 variables climáticas (temperatura media anual y precipitación del mes más húmedo) en tres áreas
581 de estudio.

582 **Fig. 4.** Multiple histograms showing the variation between two General Circulation Models (GCMs)
583 for reconstructions of the Last Glacial Maximum and comparing with the present for two climatic
584 variables (mean annual temperature and precipitation of the wettest month) in three study areas.

585

586

587

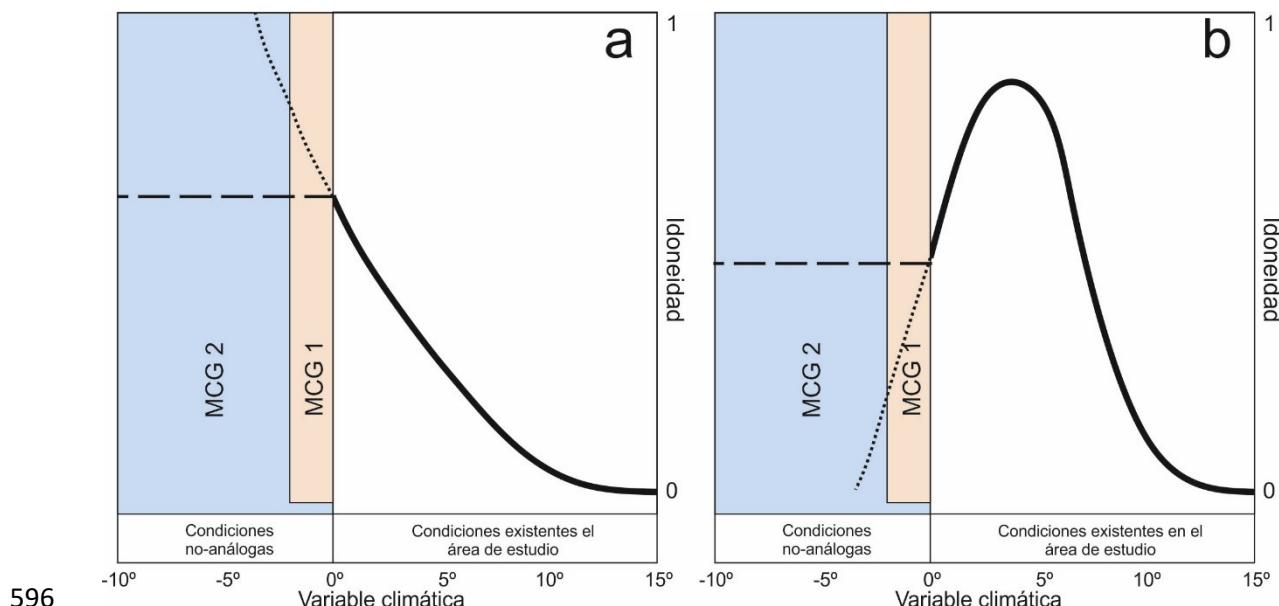
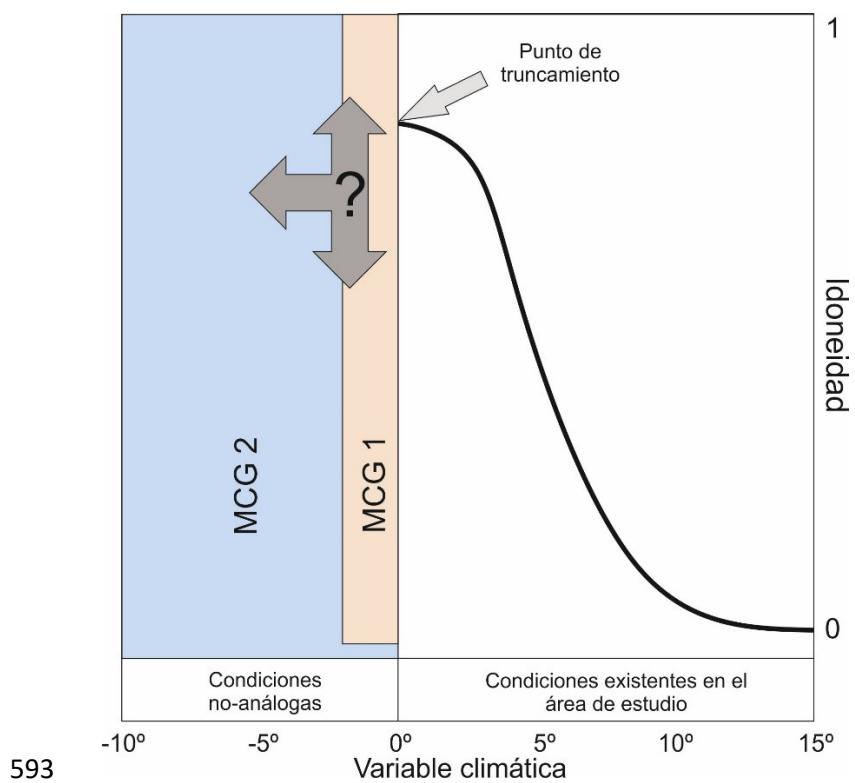
588

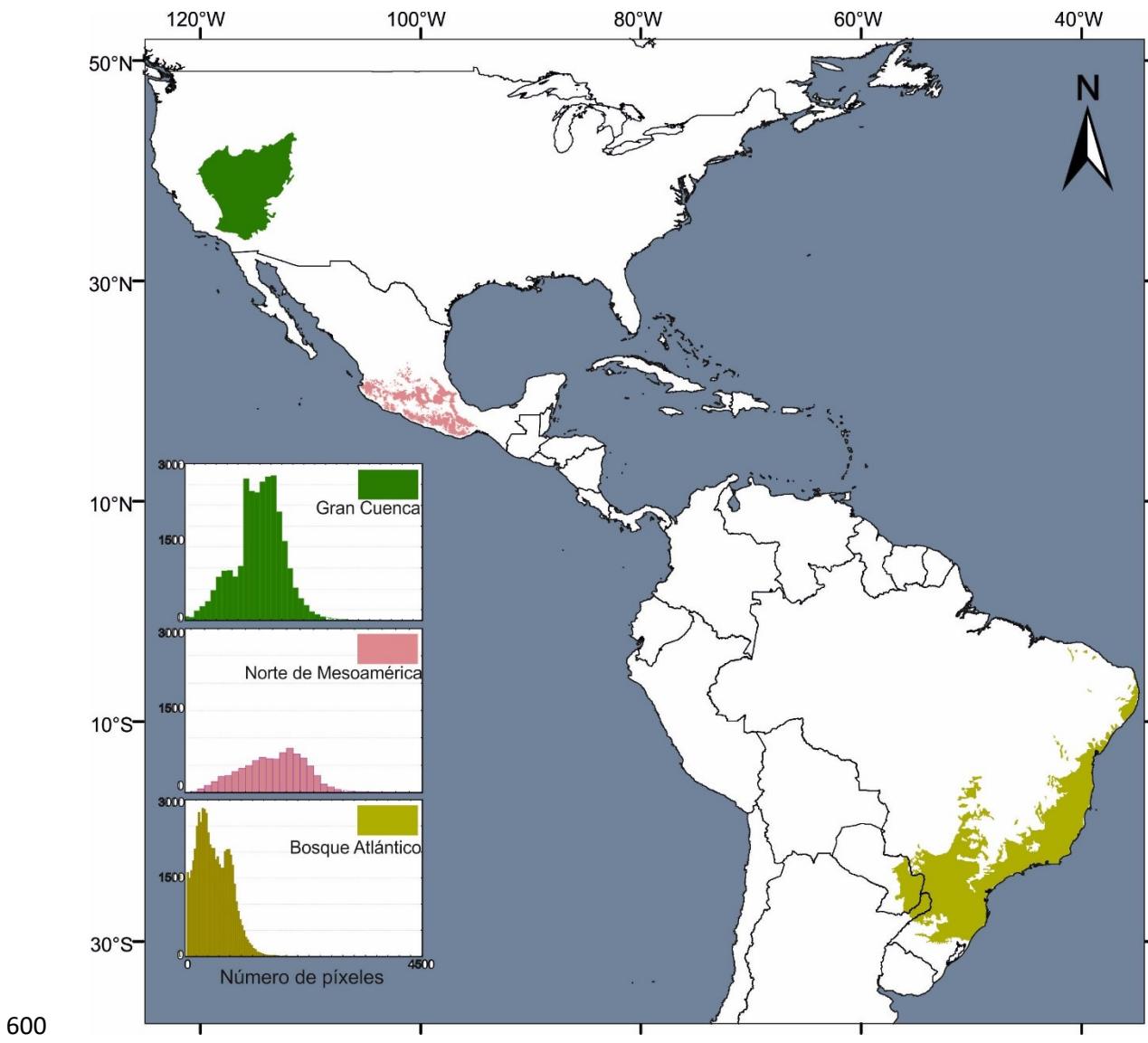
589

590

591

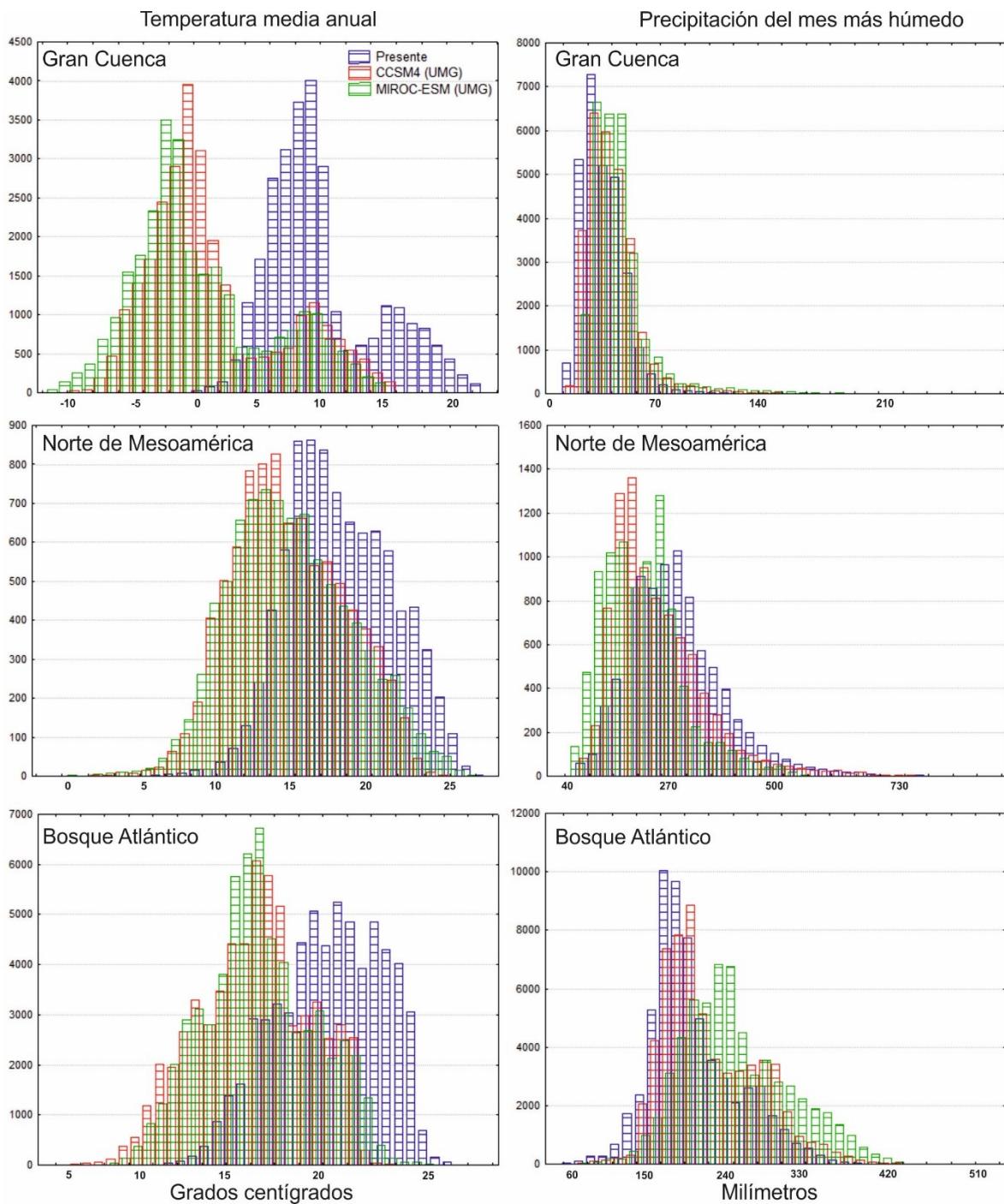
592





601 **Fig. 3.**

602



603

604 **Fig. 4.**

605

606

607

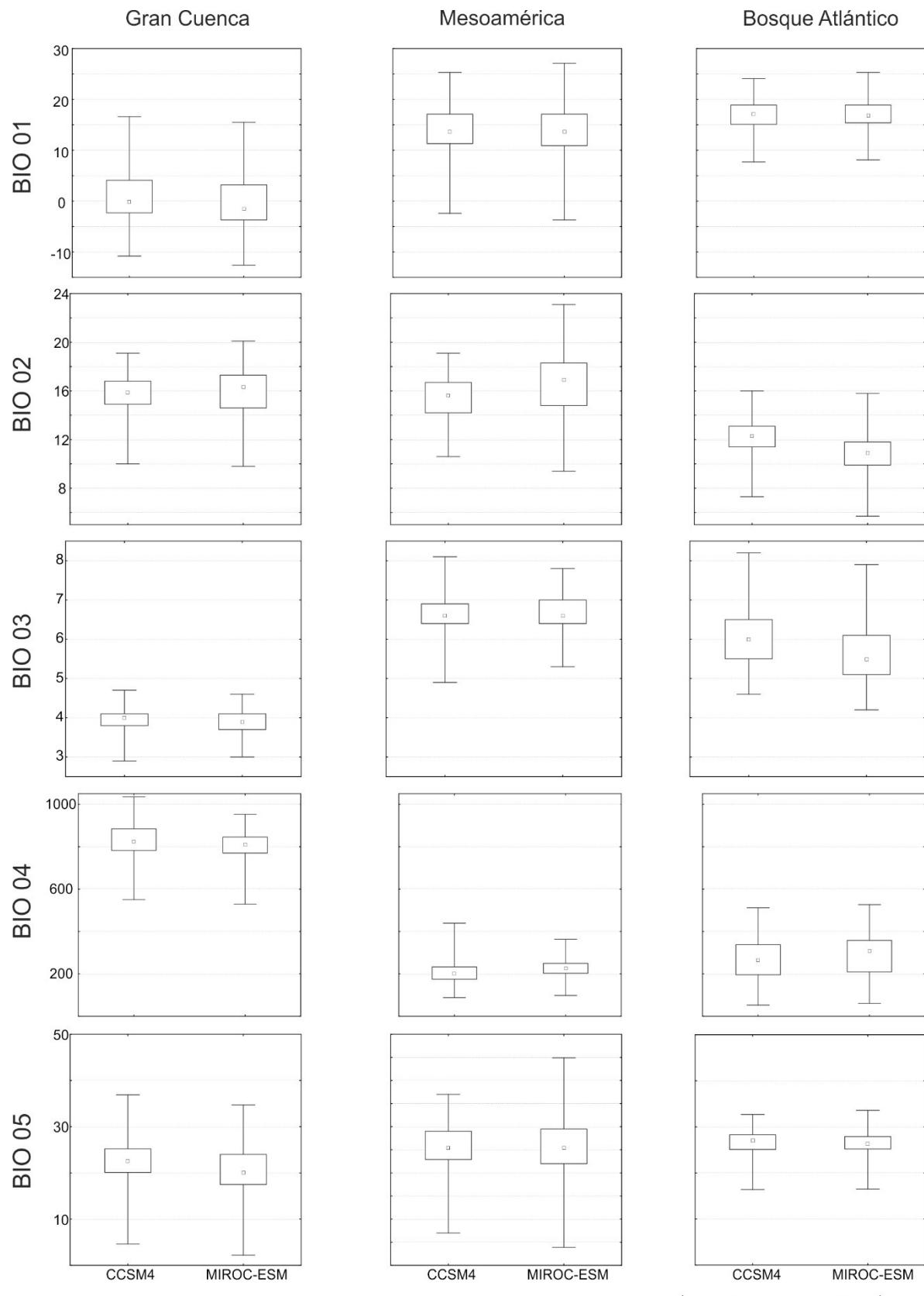
608

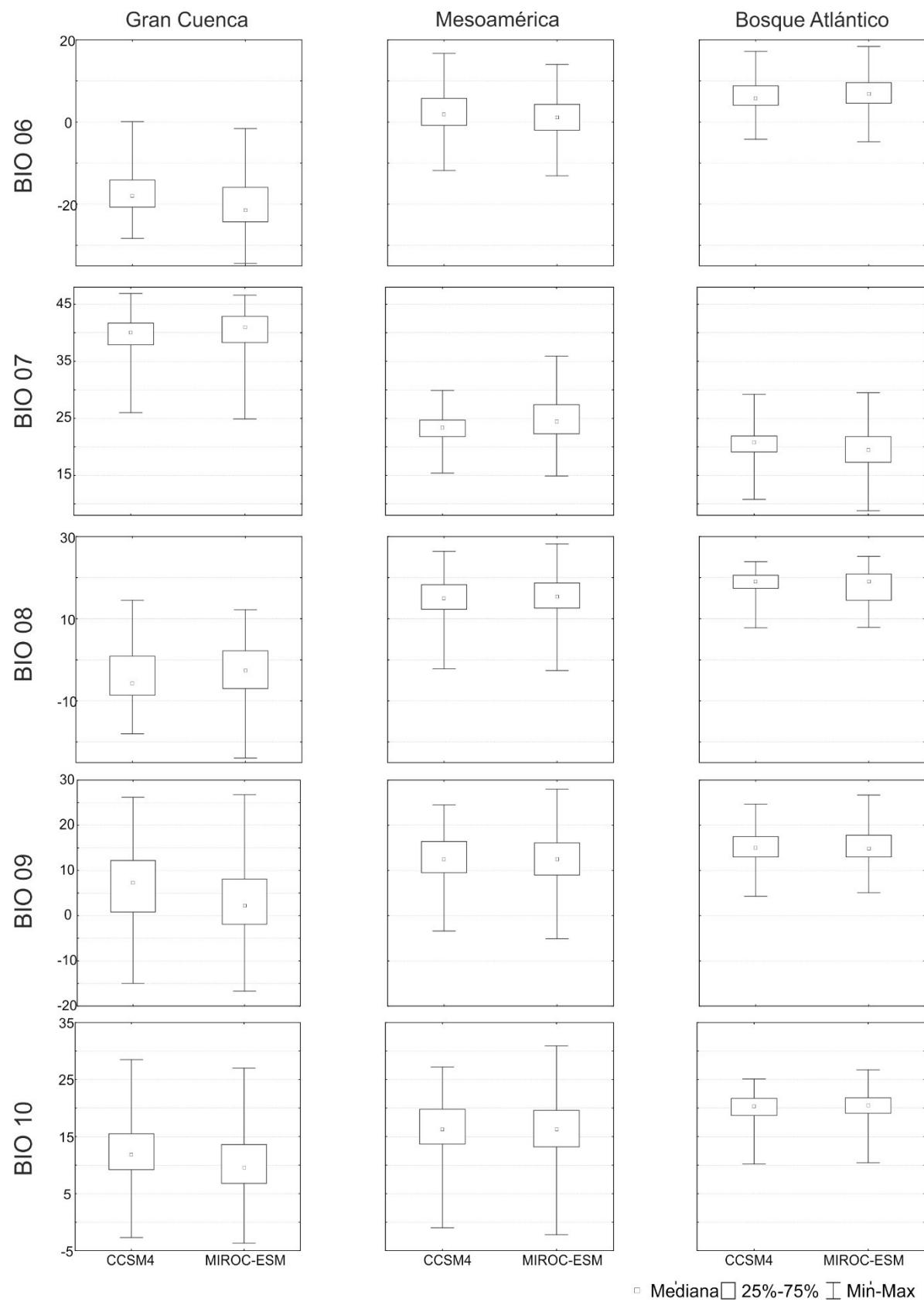
609 **Apéndice 1.** Diagramas de cajas para las 19 variables bioclimáticas de acuerdo a dos Modelos de
610 Circulación General (MCGs; CCSM4 y MIRCO-ESM) en las tres áreas de estudio. BIO 01, BIO 02,
611 BIO 05 – BIO 11 son temperatura en grados centígrados; BIO 03 es una proporción; BIO 04 es
612 desviación estándar; BIO 12 – BIO 19 son precipitación en mm excepto BIO 15 que indica
613 desviación estándar.

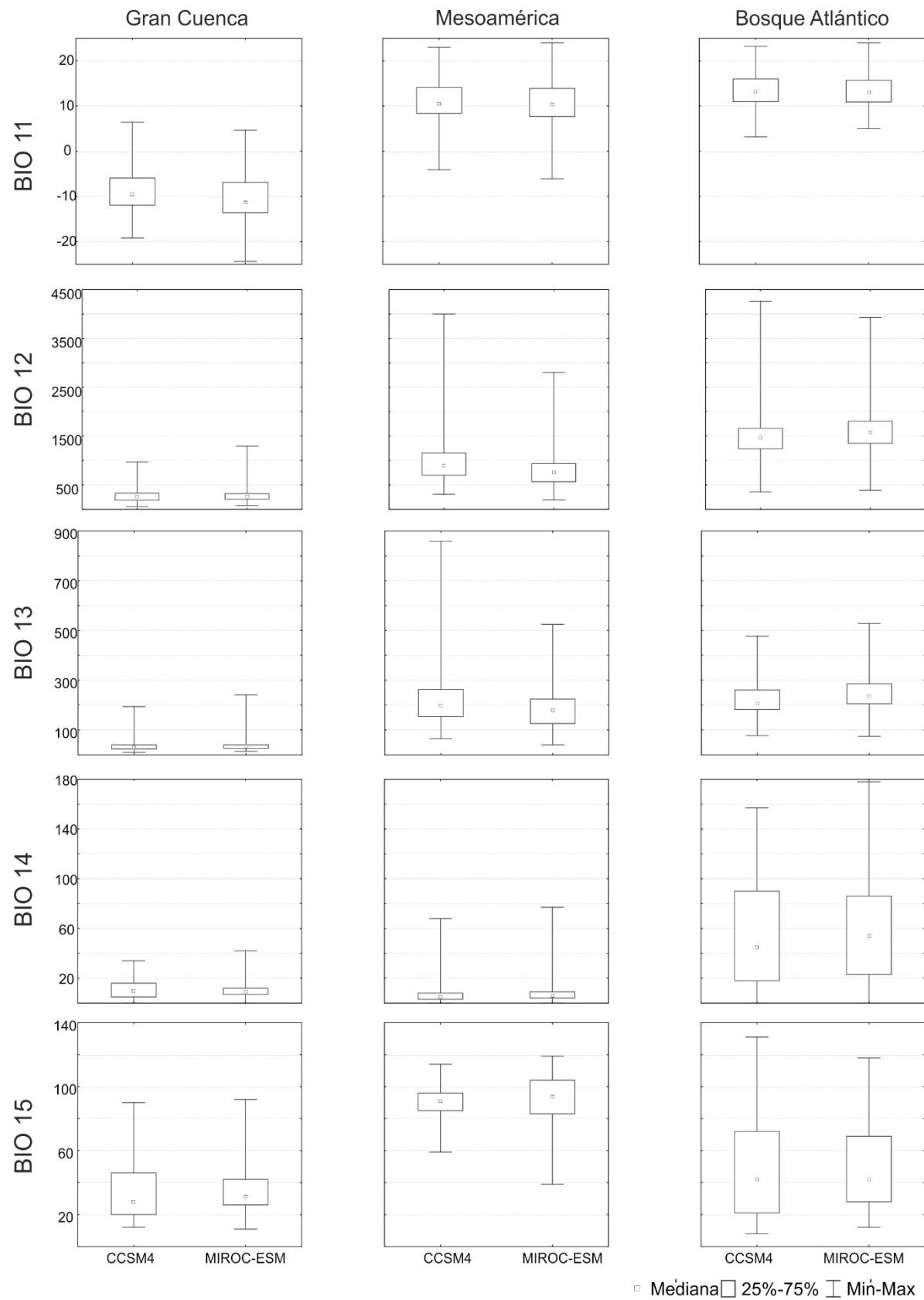
614 **Appendix 1.** Box-plots for the 19 bioclimatic variables according to two General Circulation Models
615 (GCMs; CCSM4 and MIROC-ESM) for the three study areas. BIO 01, BIO 02, BIO 05 – BIO 11 are
616 temperature in Celsius; BIO 03 is a ratio; BIO 04 is standard deviation; BIO 12 – BIO 19 are
617 precipitation in mm, except for BIO 15, which is standard deviation.

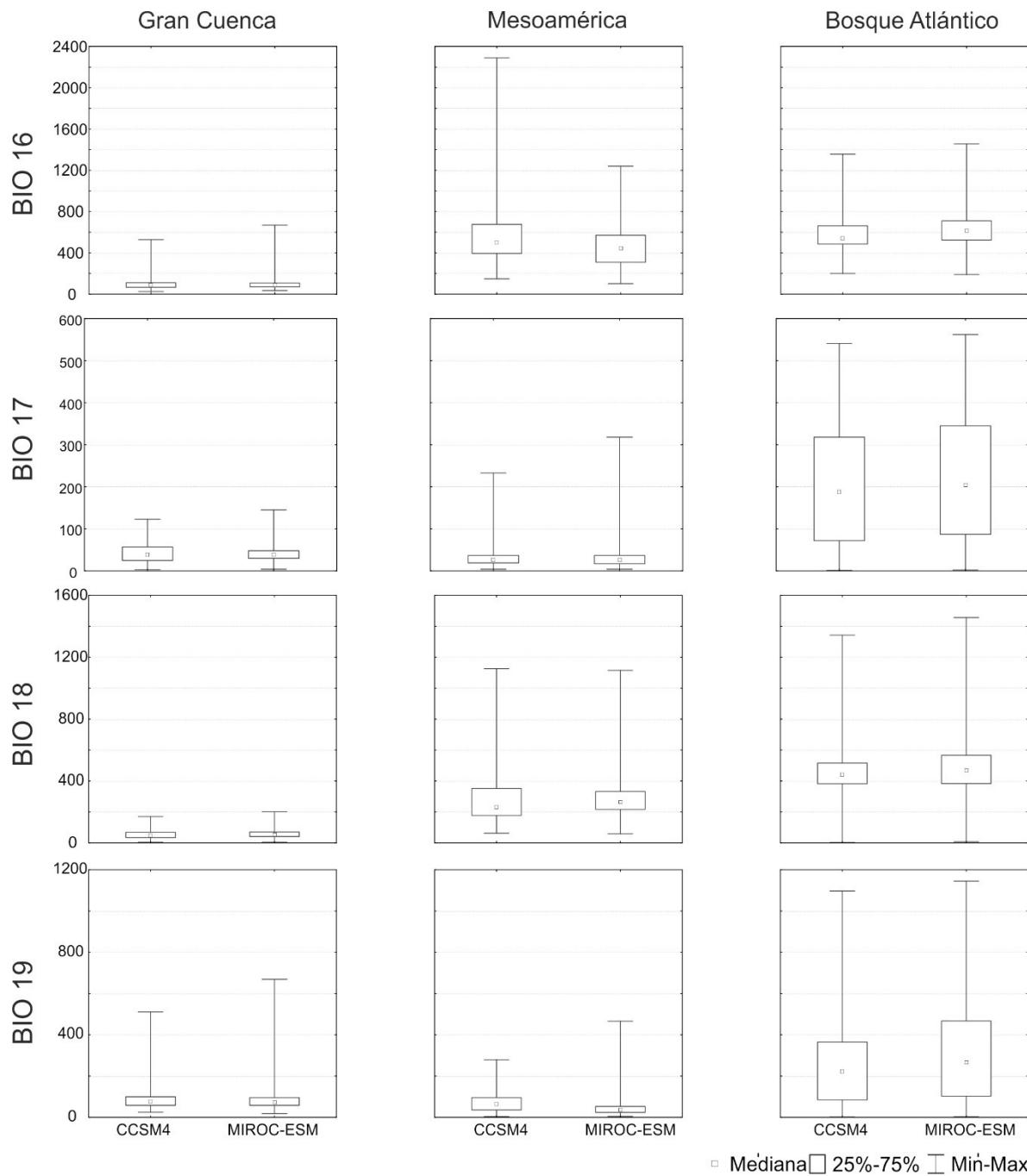
618

619









623

624

625 **Apéndice 2.** Base de datos indicando los artículos examinados para las áreas de estudio.

626 **Appendix 2.** Database showing the scientific articles examined for the study areas

627

628

Autores	Año, número: páginas (o DOI)	Revista
<i>Gran Cuenca</i>		
Waltari & Guralnick	2008, 36:148-161	<i>Journal of Biogeography</i>
Olàh-Hemmings et al.	2010, 280:343-354	<i>Journal of Zoology</i>
Reberning et al.	2010, 19:3421-3443	<i>Molecular Ecology</i>
Ježkova et al.	2011, 17:3486-3502	<i>Global Change Biology</i>
Lawing et al.	2012, doi:10.5402/2012/528745	<i>Zoology</i>
Wilson & Pitts	2012, 18:1139-1152	<i>Diversity and Distributions</i>
Graham et al.	2013, 69:502-513	<i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i>
Graham et al.	2013, 40:1298-1312	<i>Journal of Biogeography</i>
Mantooth et al.	2013, 109:949-967	<i>Biological Journal of the Linnean Society</i>
Dellicour et al.	2014, 68:2371-2385	<i>Evolution</i>
Graham et al.	2015, 42:1052-1065	<i>Journal of Biogeography</i>
Ježkova et al.	2015, 39:437-448	<i>Ecography</i>
<i>Mesoamérica</i>		
Ornelas & Rodríguez-Gómez	2014, 106:196-210	<i>Journal of Heredity</i>
Ornelas & González	2014, 23:4119-4136	<i>Molecular Ecology</i>
Ramírez-Barahona & Eguiarte	2014, 41:2396-2407	<i>Journal of Biogeography</i>
Ruiz-Sánchez & Ornelas	2014, 4:311-328	<i>Ecology and Evolution</i>
Martínez-Méndez et al.	2015, 254:86-98	<i>Zoologischer Anzeiger</i>
Ornelas et al.	2015, 64:245-258	<i>Folia Zoologica</i>
Jiménez & Ornelas	2016, doi: 10.7717/peerj.1556	<i>PeerJ</i>
Maldonado-Sánchez et al.	2016, 99:76-88	<i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i>
Ornelas et al.	2016, 16:78	<i>BMC Evolutionary Biology</i>
Ornelas et al.	2016, 6:1104-1127	<i>Ecology and Evolution</i>
<i>Mata Atlántica</i>		
Thomè et al.	2010, 55:1018:1031	<i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i>
Amaro et al.	2012, 62:880-888	<i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i>
Álvarez-Presas	2014, 112:656:665	<i>Heredity</i>
Brunes et al.	2015, 15:695-710	<i>Organisms Diversity & Evolution</i>
Sobral-Souza et al.	2015, 29:643:655	<i>Evolutionary Ecology</i>
Cabanne et al.	2016, 119:856-872	<i>Biological Journal of the Linnean Society</i>
Françoso et al.	2016, 16:267	<i>BMC Evolutionary Biology</i>
Leite et al.	2016, 113:1008-1013	<i>PNAS</i>
Turchetto-Zolet et al.	2016, 182:670-688	<i>Botanical Journal of the Linnean Society</i>