

# **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<sup>1,2,\*</sup>, Livia León-Paniagua<sup>1</sup>, Jenna Rios<sup>2</sup>, Robert P. Anderson<sup>2,3,4</sup>

- (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

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

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

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

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

**Key words:** climate change, ecological niche models, extrapolation, glaciations, species distribution 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 periodos cálidos, incluso más cálidos que el  
87 presente, y periodos 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 adecuadas 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.

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

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

Por lo anterior, en el presente trabajo consideramos la variación en la estimación de paleodistribuciones potenciales de especies 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 usado) para predecir en condiciones no-análogas. Para avalar estas ideas, a) cuantificamos las diferencias de los dos MCG más comúnmente usados en la literatura filogeográfica reciente (en tres regiones ampliamente estudiadas) y b) comprobamos cómo estas diferencias entre los MCGs causaron (o no) variación en paleodistribuciones reconstruidas en estudios filogeográficos publicados.

## **Materiales y métodos**

### **Áreas de estudio**

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

### **Variables ambientales**

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

### **Caracterización y comparación ambiental**

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

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

## Búsqueda de literatura

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

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

## Resultados

### 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 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.**

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

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

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

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

## DISCUSIÓN

### Diferencias entre Modelos de Circulación General

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

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

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

### **Complicaciones de condiciones no-análogas**

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

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

### **CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS**

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

## REFERENCIAS

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

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.

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

# Tablas

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

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

| Variables                              | CCSM4   |       |        | MIROC-ESM |       |       | z      | p       |
|--|---------|-------|--------|-----------|-------|-------|--------|---------|
|  | 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 |

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

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

| 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   | <b>0.299</b> |
| 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  | <b>0.679</b> |
| 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      |

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

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

| Variables                              | CCSM4   |      |       | MIROC-ESM |      |       |        |              |
|--|---------|------|-------|-----------|------|-------|--------|--------------|
|  | Mediana | Min  | Max   | Mediana   | Min  | Max   | z      | p            |
| Temp. promedio anual (BIO 01)          | 17.1    | 7.7  | 24.1  | 16.9      | 8.1  | 25.3  | -1.70  | <b>0.089</b> |
| 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      |

## Pies de figuras

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

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

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

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

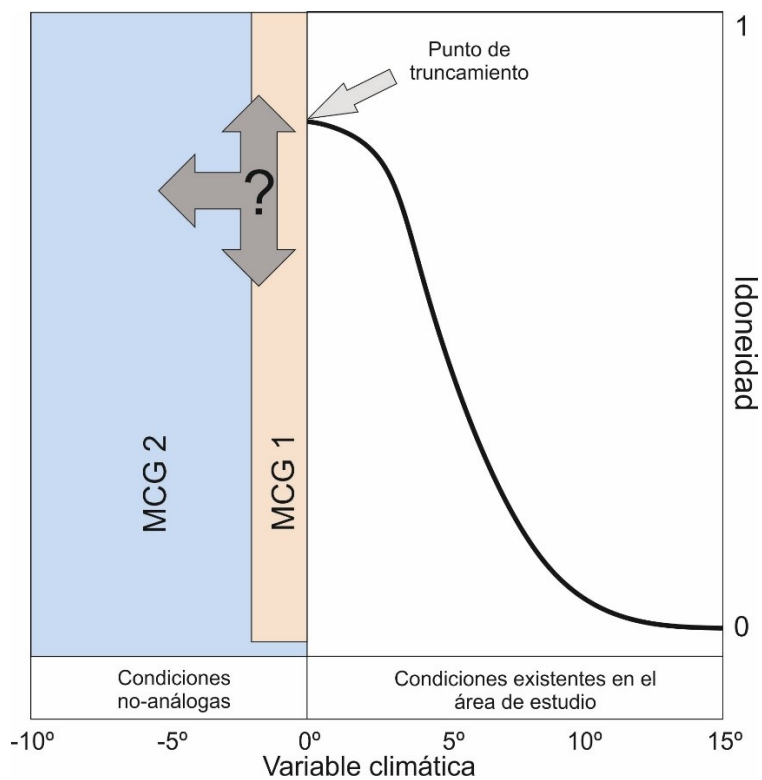
conservative way would be allowing the model to estimate the response without constraint (dashed line).

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

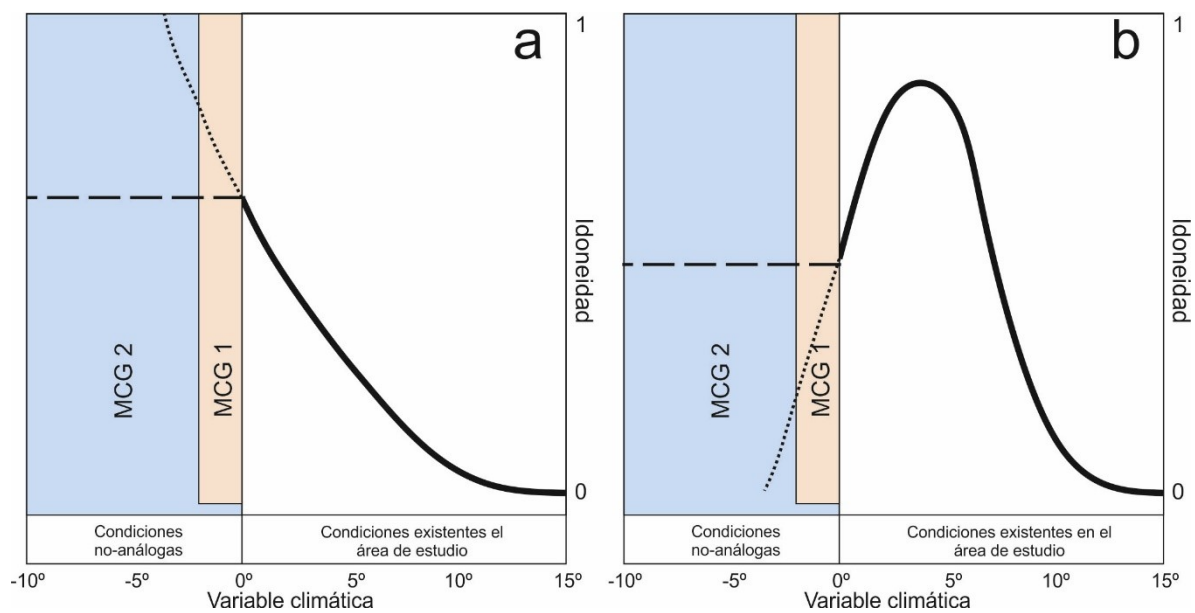
**Fig. 3.** Map of the Western Hemisphere showing the three study areas: The Great Basin of the United States (in green), the montane forests of northern Mesoamerica (in pink) and the Atlantic Forest of Brazil (in mustard). Note the latitudinal and altitudinal variation (histogram of pixels) among the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

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

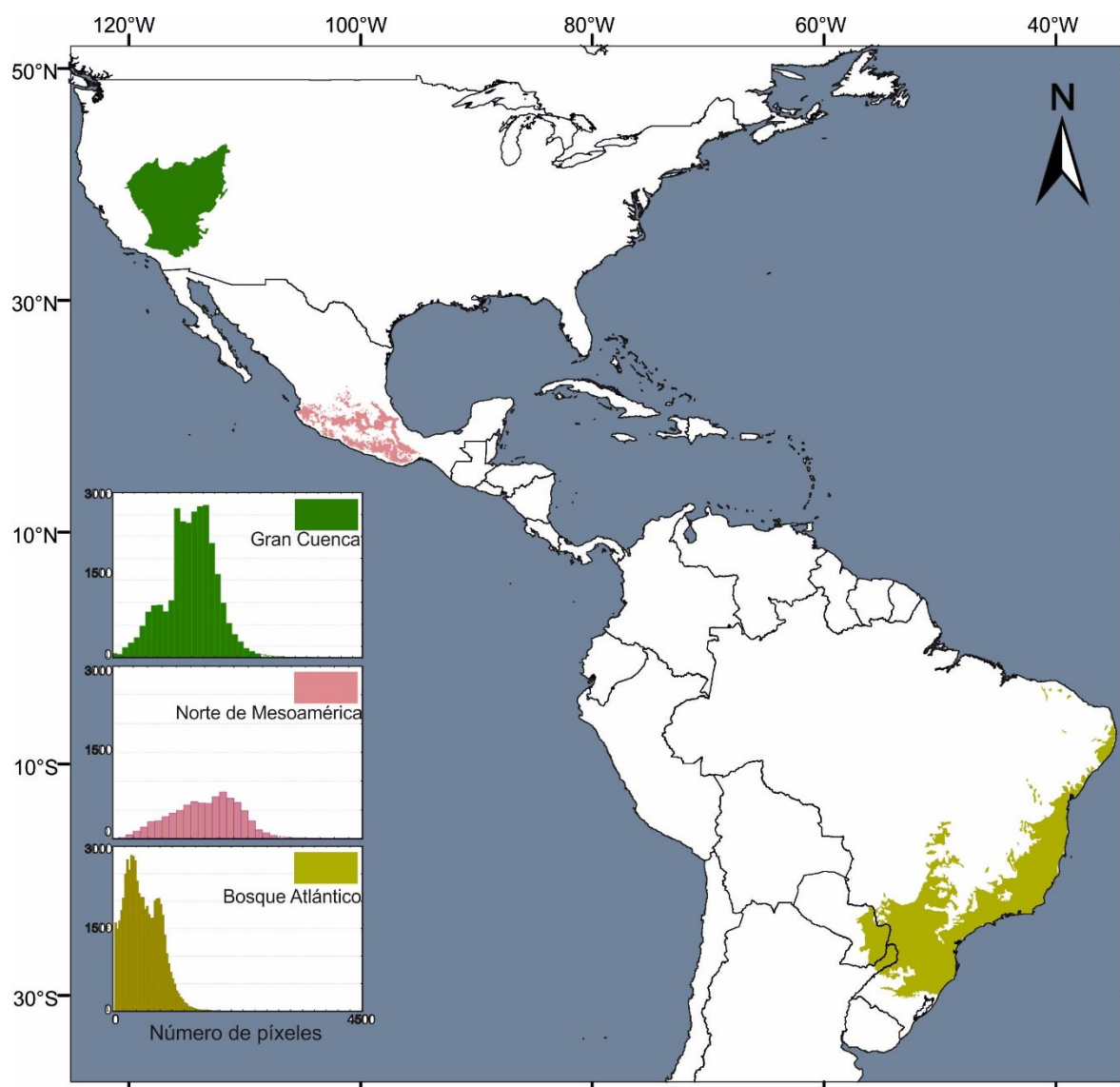
**Fig. 4.** Multiple histograms showing the variation between two General Circulation Models (GCMs) for reconstructions of the Last Glacial Maximum and comparing with the present for two climatic variables (mean annual temperature and precipitation of the wettest month) in three study areas.



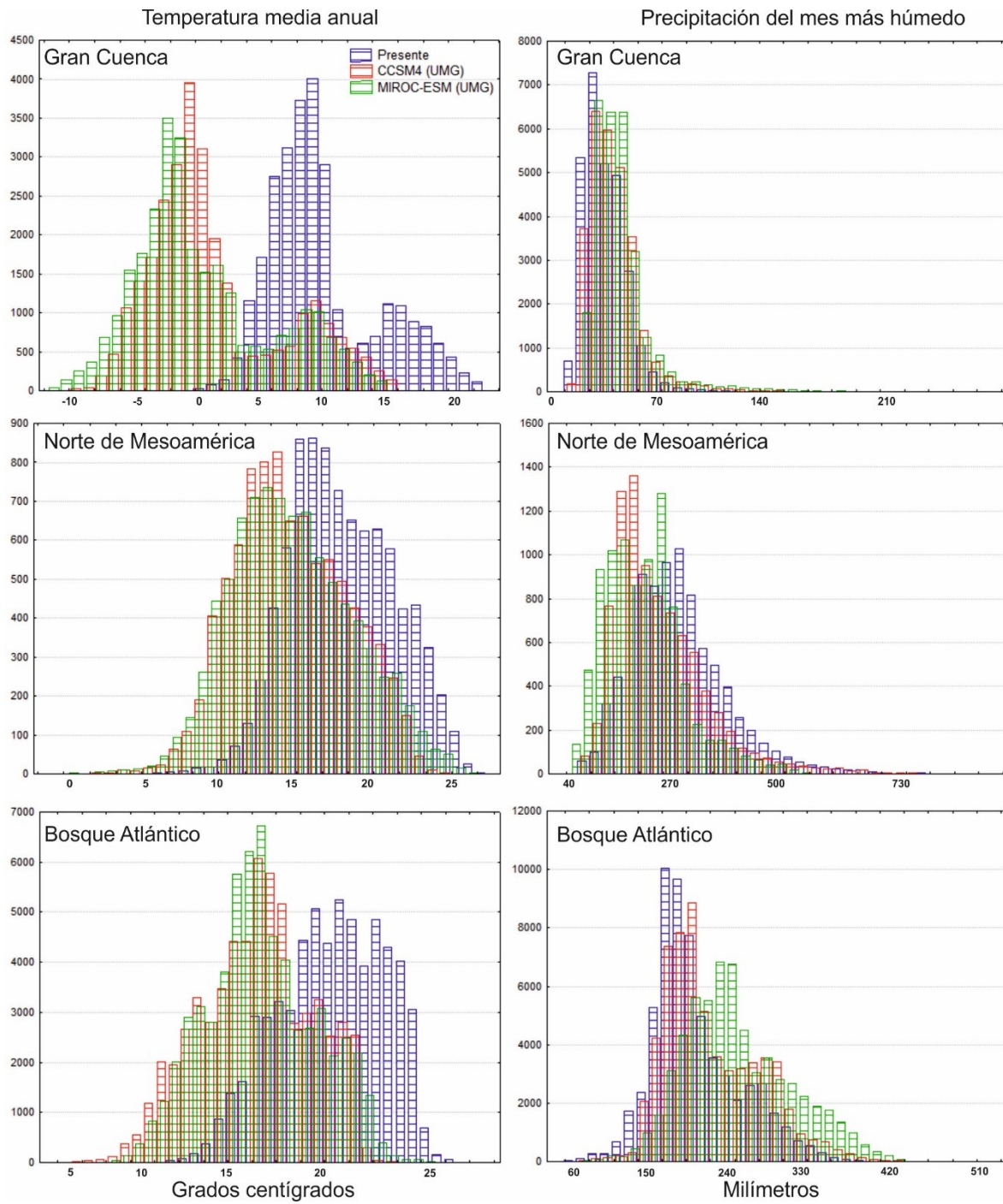
**Fig. 1**



**Fig. 2.**



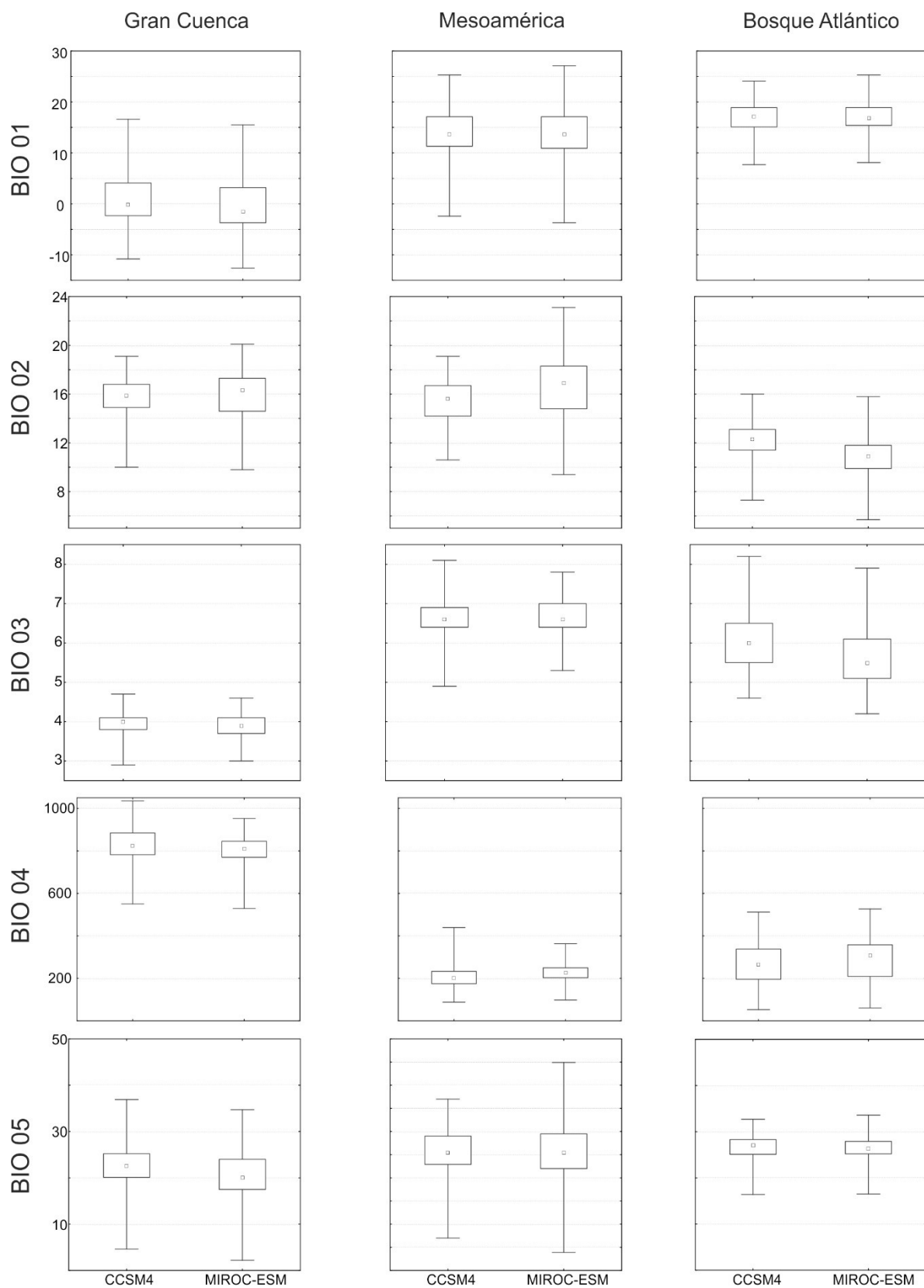
**Fig. 3.**



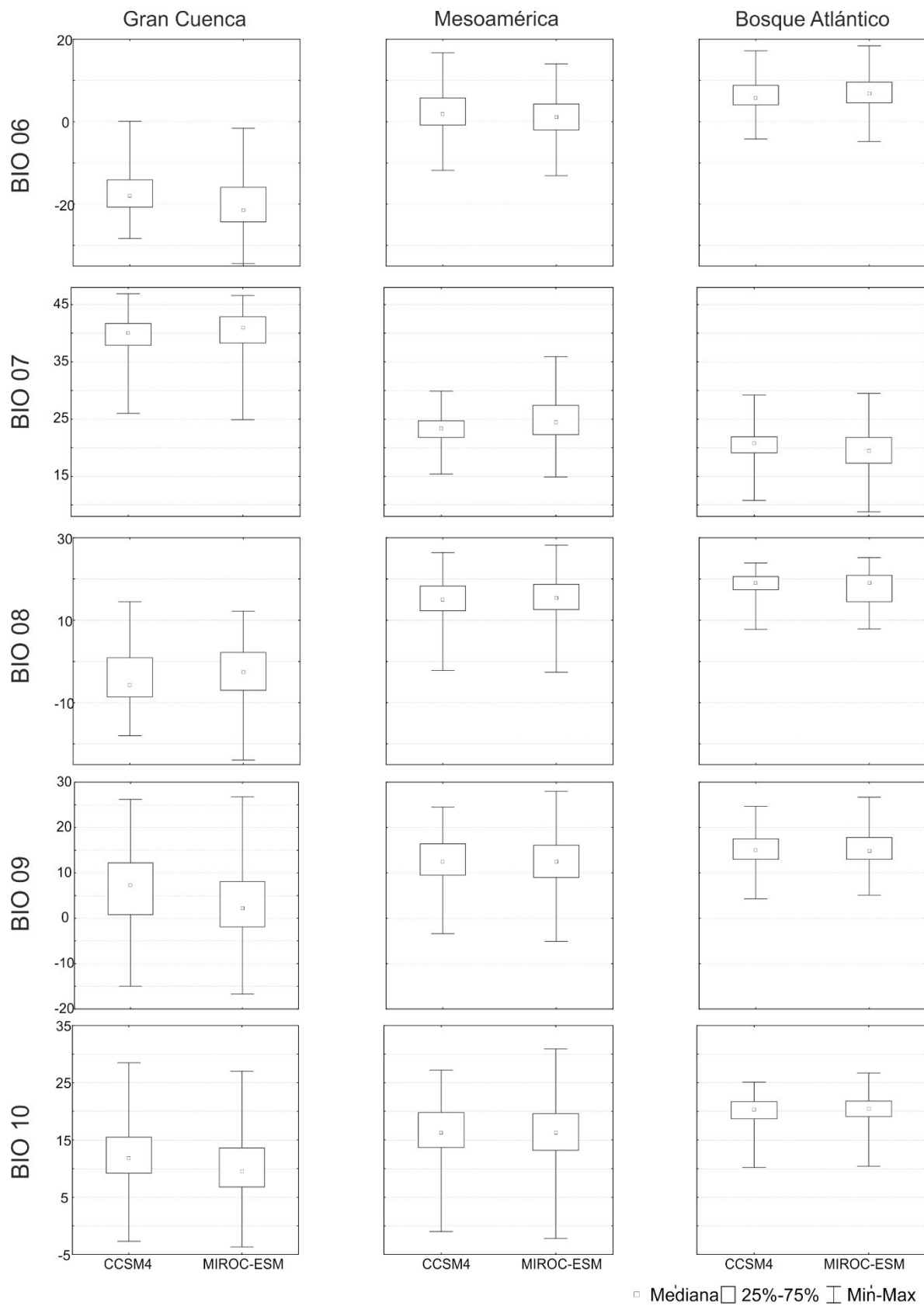
**Fig. 4.**

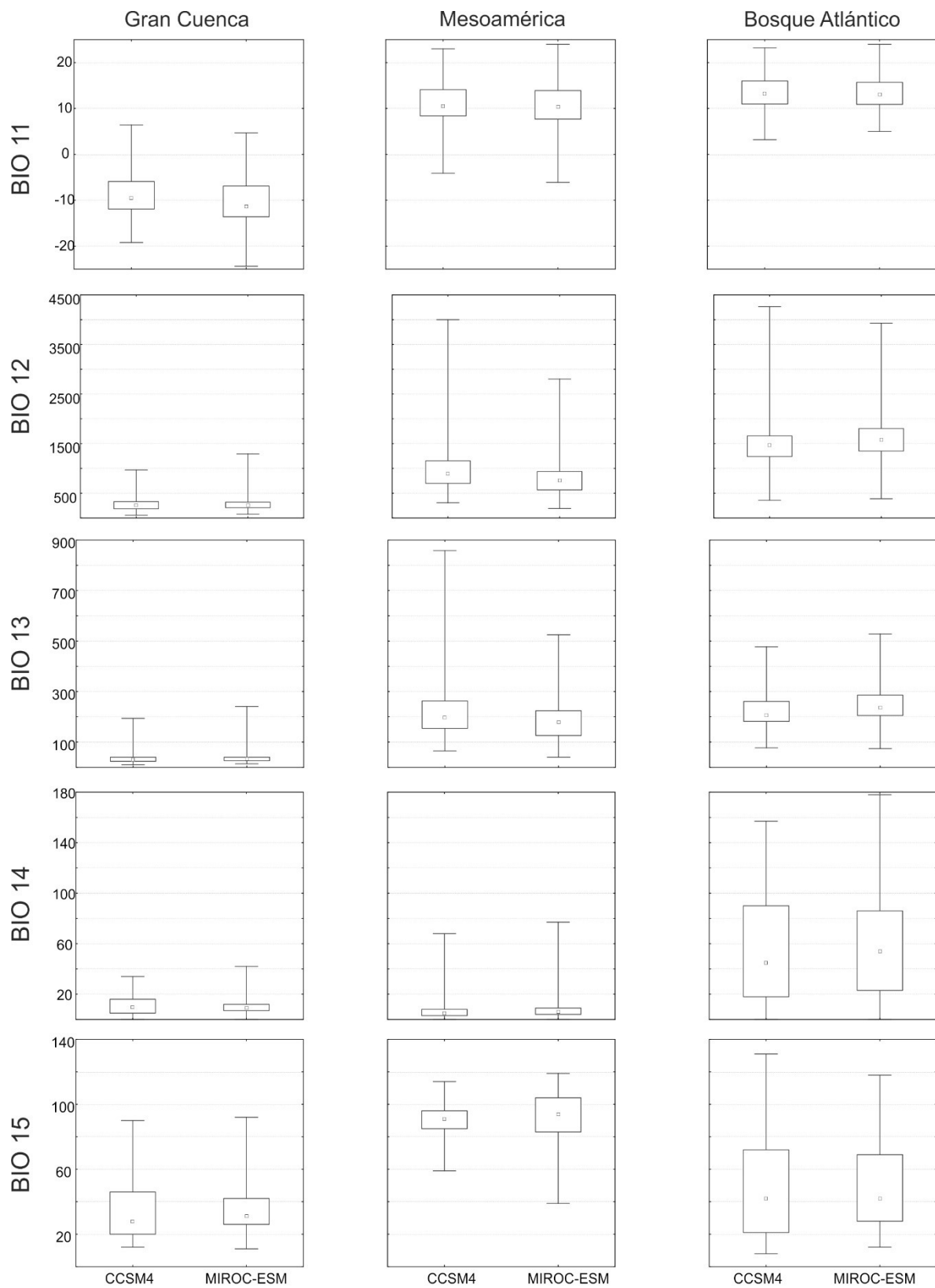
**Apéndice 1.** Diagramas de cajas para las 19 variables bioclimáticas de acuerdo a dos Modelos de Circulación General (MCGs; CCSM4 y MIRCO-ESM) en las tres áreas de estudio. BIO 01, BIO 02, BIO 05 – BIO 11 son temperatura en grados centígrados; BIO 03 es una proporción; BIO 04 es desviación estándar;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

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

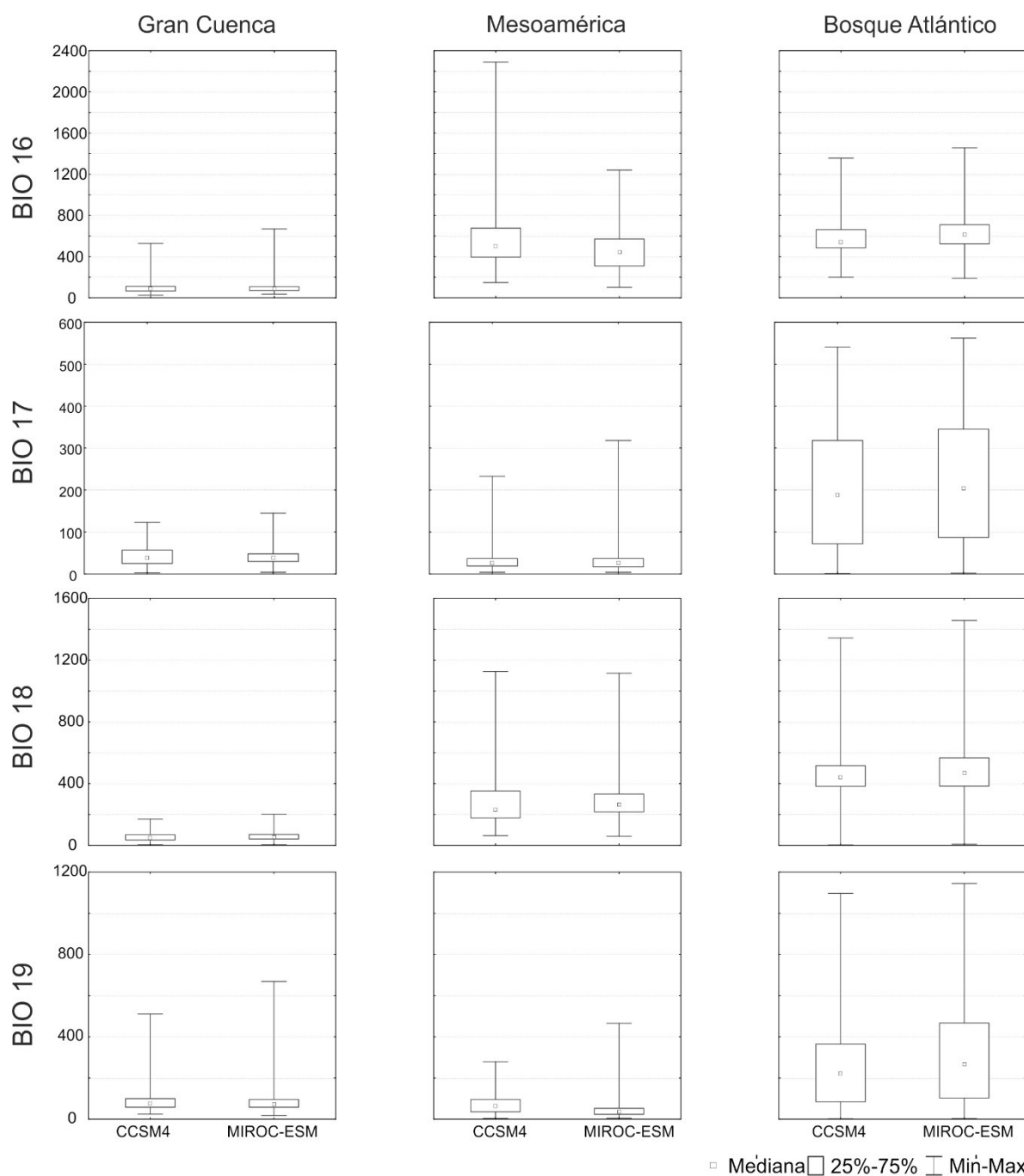


□ Mediana □ 25%-75% ▮ Min-Max





□ Mediana □ 25%-75% ┘ Min-Max



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

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

| <b>Autores</b>              | <b>Año, número: páginas<br/>(o DOI)</b> | <b>Revista</b>                                   |
|-----------------------------|---|--|
| <i>Gran Cuenca</i>          |   |  |
| Waltari & Guralnick         | 2008, 36:148-161                        | <i>Journal of Biogeography</i>                   |
| Oláh-Hemmings et al.        | 2010, 280:343-354                       | <i>Journal of Zoology</i>                        |
| Reberning et al.            | 2010, 19:3421-3443                      | <i>Molecular Ecology</i>                         |
| Jezkova et al.              | 2011, 17:3486-3502                      | <i>Global Change Biology</i>                     |
| Lawing et al.               | 2012,<br>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>                   |
| Jezkova 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>                   |
| Ruíz-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:<br>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 &amp; 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>  |