



IPICYT

**INSTITUTO POTOSINO DE INVESTIGACION
CIENTIFICA Y TECNOLOGICA, A.C**

POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

**DISTRIBUCIÓN DE LAS PRINCIPALES ESPECIES DE ENCINOS
(*QUERCUS* SPP.) ANTE ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO EN LA
REPÚBLICA MEXICANA**

Tesis que presenta

Nathalie Socorro Hernández Quiroz

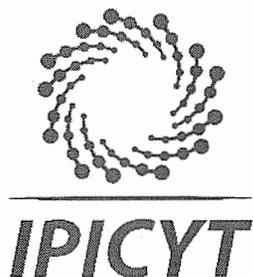
Para obtener el grado de

Doctora en Ciencias Ambientales

Director de la Tesis

Dr. Ernesto Iván Badano

San Luis Potosí, México, diciembre de 2018



Constancia de aprobación de la tesis

La tesis "***Distribución de las Principales Especies de Encinos (Quercus spp.) ante Escenarios de Cambio Climático en la República Mexicana***" presentada para obtener el Grado de Doctora en Ciencias Ambientales fue elaborada por **Nathalie Socorro Hernández Quiroz** y aprobada el diecisiete de diciembre del dos mil dieciocho por los suscritos, designados por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Dr. Ernesto Iván Badano
Director de la tesis

Dr. Felipe Barragán Torres
Miembro del Comité Tutoral

Dr. Joel David Flores Rivas
Miembro del Comité Tutoral

Dr. Carmelo Pinedo Álvarez
Miembro del Comité Tutoral

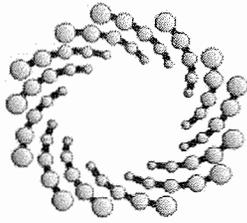


Créditos Institucionales

Esta tesis fue elaborada en la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., bajo la dirección del Dr. Ernesto Iván Badano.

Esta investigación de tesis fue financiada por el proyecto “Dinámicas de reclutamiento de encinos (*Quercus* spp.) en escenarios de cambio climático” del Fondo Sectorial de Investigación para la Educación SEP-CONACYT clave CB-2013/221623, a cargo del Dr. Ernesto I. Badano.

Durante la realización de esta investigación, el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (No. de Beca de registro 214898) y del Programa para el Desarrollo Profesional Docente (No. de convenio OF-17-6280)



IPICYT

Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Acta de Examen de Grado

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 015 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Doctorado en Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 17 días del mes de diciembre del año 2018, se reunió a las 13:00 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

Dr. Joel David Flores Rivas	Presidente	IPICYT
Dr. Felipe Barragán Torres	Secretario	IPICYT
Dr. Carmelo Pinedo Álvarez	Sinodal externo	UACH
Dr. Ernesto Iván Badano _	Sinodal	IPICYT

a fin de efectuar el examen, que para obtener el Grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS AMBIENTALES

sustentó la C.

Nathalie Socorro Hernández Quiroz

sobre la Tesis intitulada:

Distribución de las Principales Especies de Encinos (Quercus spp.) ante Escenarios de Cambio Climático en la República Mexicana

que se desarrolló bajo la dirección de

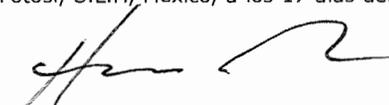
Dr. Ernesto Iván Badano _

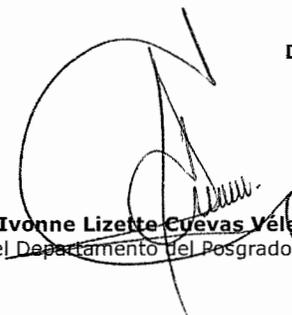
El Jurado, después de deliberar, determinó

APROBARLA

Dándose por terminado el acto a las 14:45 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe el Secretario Académico del Instituto.

A petición de la interesada y para los fines que a la misma convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 17 días del mes de diciembre de 2018.


Dr. Horacio Flores Zúñiga
Secretario Académico


Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Velez
Jefa del Departamento del Posgrado



Dedicatoria

A mi papa Carlos (Q.E.P.D) porque fue y siempre será la representación de la nobleza en una persona. Espero que desde donde estés te sientas orgulloso de los logros que he cosechado, gracias a tu apoyo es que los he alcanzado. Te amo y te extraño papa.

A mi mama Eva por ser el mejor ejemplo que pude tener de una mujer que da todo por sus seres queridos. Gracias a ti y a tus enseñanzas me convertí en lo que hoy soy, te lo agradezco infinitamente. Te amo mama.

A mis hermanas Karla y Angelica por siempre estar a mi lado y apoyarme durante este proceso de crecimiento profesional y personal, las quiero y siempre voy a estar para ustedes.

A mis sobrinos Leonardo, Renan y Elías por ustedes me esfuerzo cada día para ser una mejor tía, persona y profesionista. Para mis sobrinos es todo lo que tengo.

A la Facultad de Zootecnia y Ecología por ser mi alma mater y porque en ella asimilé que “aprender investigando es afirmar sabiendo”.

A mi familia y amigos por brindarme siempre su apoyo incondicional.

Agradecimientos

Agradezco al Dr. Ernesto Iván Badano las palabras de apoyo, consejos y asesoría que me brindo durante el desarrollo de esta investigación

Agradezco el apoyo brindado durante la realización de mi investigación a mi Comité Tutorial: Dr. Joel Flores, Dr. Felipe Barragán y D.Ph. Carmelo Pinedo.

Agradezco a mis amigos y compañeros el tiempo que compartieron conmigo y por hacer más agradable mi estancia en el IPICYT: Erik, Ernesto, Mónica, Francisco, Cynthia, Milena y Norma. Asimismo, agradezco a mis compañeras de la UASLP: Valentina, Clara y Andrea por su amistad porque, aunque fue poco tiempo, me dejaron recuerdos muy bonitos. Finalmente agradezco a mis familiares, amigos y compañeros de la FZyE por el apoyo brindado a lo largo de estos cuatro años.

Se agradece el apoyo financiero para la investigación aportado por el proyecto “Dinámicas de reclutamiento de encinos (*Quercus spp.*) en escenarios de cambio climático” (Fondo Sectorial de Investigación para la Educación SEP-CONACYT clave CB-2013/221623), cuyo responsable técnico es el Dr. Ernesto Iván Badano.

Agradezco el apoyo técnico brindado por el M.C. Juan Pablo Rodas Ortiz durante la recolección de datos para la confección de los modelos de distribución de especies.

Se agradece la beca otorgada por CONACYT durante el periodo de enero de 2015 a abril de 2016, así como la beca que me proporciono PRODEP, la cual comprendió de enero de 2017 a diciembre de 2018.

Se agradece a la Universidad Autónoma de Chihuahua, en particular a la Facultad de Zootecnia y Ecología por el permiso laboral que me brindo para la realización de este proyecto de investigación.

Contenido

Constancia de aprobación de la tesis	II
Créditos institucionales	III
Acta de examen	IV
Dedicatorias	V
Agradecimientos	VI
Resumen y palabras clave	1
Abstract and keywords	3
Introducción General	5
Capítulo I: Modelos de hábitat adecuado para tomar decisiones de conservación en áreas con elevada riqueza de especies y endemismo	9
Introducción	9
Métodos	12
Resultados	16
Discusión	25
Información complementaria	29
Capítulo II: Cambios espacio-temporales en la diversidad alfa y beta de árboles debido al cambio climático: caso de los encinos mexicanos	31
Introducción	31
Métodos	34
Resultados	42
Discusión	51
Información complementaria	56
Discusión general y conclusiones	60
Referencias	64

RESUMEN

La biodiversidad brinda servicios ecosistémicos indispensables para el bienestar humano y, por lo tanto, es fundamental conocer las especies que nos rodean y los sitios donde se localizan. Debido al acelerado cambio climático que actualmente se está manifestando, también es esencial estimar el efecto que esto tendrá sobre la biodiversidad. Un grupo de especies emblemático para México son los encinos (genero *Quercus*) debido a la gran variedad de servicios ecosistémicos que ofrecen a los mexicanos desde la época precolombina. Por tal motivo, los objetivos de esta investigación se englobaron en dos capítulos. En el primer capítulo se desarrolla una metodología para determinar áreas con elevada riqueza y endemismo de encinos. Esta metodología se basa en modelos de hábitat adecuado para determinar los rangos de distribución de los encinos, y mediante el solapamiento de estos rangos se estima la riqueza de especies a través de México. Esta metodología fue comparada con la metodología tradicional que se usa para tomar decisiones de conservación (conteo de ocurrencias reales en unidades espaciales discretas). Adicionalmente, se evaluó si los sitios con alta diversidad se encuentran dentro de áreas naturales protegidas del país. Los resultados indicaron que el 70% de la superficie de México cumple con los requerimientos climáticos para que se encuentre presente al menos una especie de encino. La riqueza de encinos se concentra en las principales regiones montañosas del país, pero la metodología propuesta predice un mayor número de especies en comparación con la metodología tradicional. Finalmente, al evaluar la ubicación de las áreas naturales protegidas, los resultados indicaron que la superficie destinada a proteger a los encinos es aún limitada. En el segundo capítulo se estima el efecto que tendrá el

cambio climático sobre la riqueza y composición de encinos a través del país. Para esto, se estimó la diversidad alfa y beta con la misma metodología utilizada en el primer capítulo, pero añadiendo las predicciones de dos escenarios de cambio climático (RCP2.6 y RCP8.5) para mediados del siglo XXI. Los resultados indicaron que la diversidad alfa (riqueza de encinos) disminuirá en ambos escenarios de cambio climático, siendo más acentuada en regiones con elevada riqueza. Los cambios en diversidad beta, por el contrario, serán más fuertes en regiones con menos número de especies. En ambos casos, los cambios serán más severos en el escenario RCP8.5. Estos resultados indican que, aunque las regiones con elevada riqueza son más propensas a sufrir extinciones de especies, la gran variedad de encinos que actualmente poseen les confiere mayor resiliencia a cambios en su composición. De esta investigación se concluye que los modelos de hábitat adecuado son una herramienta confiable para estimar la riqueza de especies sobre extensas áreas geográficas. Por ello, puede ser implementada para sustentar la toma de decisiones en materia de conservación. Con relación a los encinos, la situación actual es preocupante, debido a que no se cuenta con las suficientes áreas naturales protegidas que coadyuven a mantener sus poblaciones y las predicciones a futuro no son alentadoras para el género.

Palabras Clave: cambio climático, composición de especies, diversidad de especies, encinos, modelos de idoneidad de hábitat, rangos de distribución, riqueza de especies.

ABSTRACT

Biodiversity provides a number of ecosystem services for human well-being and, therefore, it is essential to know the species that surround us and the places where they are located. Because of the accelerated climate change that is currently occurring, it is also essential to estimate the effect that this will have on biodiversity. An emblematic group of species for Mexico are the oaks (genus *Quercus*) because of the wide variety of ecosystem services provide to Mexicans since pre-Columbian times. For this reason, the objectives of this study were included in two chapters. In the first chapter proposes novel a methodology to determine areas with high richness and endemism of oaks. This methodology uses habitat suitability models to determine the distribution ranges of oaks, and estimates species richness across Mexico by overlapping them. This methodology was compared with the traditional methodology used for making conservation decisions (counting real occurrences in discrete spatial units). Additionally, it was evaluated if sites with high diversity are within natural protected areas of this country. The results indicated that 70% of the surface of Mexico meets the climatic requirements for oaks. Richness of oaks is concentrated in the main mountain ranges of Mexico, but our methodology predicts greater numbers of species than the traditional methodology. Finally, when evaluating the location of protected natural areas, the results indicated that surface destined to protect oaks is still reduced. In the second chapter we estimate the effect that climate change will have on richness and composition of oaks across the country. For this, alpha and beta diversity were estimated with the same methodology used in the first chapter but, in this case, predictions of two climate change scenarios (RCP2.6 and RCP8.5) for the middle of the 21st century were added. The results indicated that alpha diversity (oak richness)

will decrease in both climate change scenarios, being more marked in highly-rich regions. Changes in beta diversity, on the other hand, will be stronger in regions with fewer species. In both cases, the changes will be more severe in the RCP8.5 scenario. These results indicate that, although regions with elevated richness are more prone to species extinctions, the great variety of oaks that they currently contain makes them more resilient to changes in their composition. This research allows concluding that habitat suitability models are a reliable tool to estimate species richness across extensive geographic areas. Therefore, it can be implemented in decision-making processes in conservation biology. Regard to the oaks, the current situation is worrisome, mainly because there are not enough natural protected areas to maintain their populations and the future for the diversity of this group of trees are not positive.

Keywords: climate change, distribution ranges, habitat suitability models, oaks, species diversity patterns, species composition, species richness.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Se desconoce el momento preciso en el cual el ser humano fue consciente de la enorme variedad de plantas, animales e insectos que lo rodeaban. Sin embargo, se tiene evidencia que a lo largo de los siglos diversas culturas han centrado su atención en describir, clasificar y cuantificar los organismos que habitan en el planeta Tierra (Curtis et al., 2013). A la fecha, se han descrito 1.5 millones de especies (Larsen et al., 2017). En su gran mayoría estas especies se concentran en 12 países, denominados “megadiversos” (Jiménez et al., 2014). México forma parte de este grupo de países, ya que alberga el 6.5% del total de las especies descritas a nivel mundial. Posee el primer lugar en diversidad de especies de reptiles, el segundo en mamíferos, el cuarto lugar en diversidad de anfibios y plantas y el primer lugar en diversidad de ecosistemas (Sarukhán et al., 2009).

La relevancia de conocer la diversidad de especies y los sitios en los cuales se concentra radica en la estrecha correlación que existe entre estos aspectos y el aprovisionamiento de servicios ecosistémicos. Los sitios que albergan una amplia gama de especies nativas tienden a mantener una relación positiva con el suministro de servicios ecosistémicos (Turnbull et al., 2016; Balvanera et al., 2014). Los servicios ecosistémicos son una serie de recursos o procesos de los ecosistemas naturales que benefician a los seres humanos, sin los cuales no sería posible concebir la vida en el planeta (Hassan et al., 2005). Ejemplos de algunos servicios son: provisión de alimento, agua y recursos medicinales, regulación de la calidad del aire y el clima, soporte en los procesos del ciclo de nutrientes y formación de suelo, entre otros (Hassan et al., 2005).

Sin embargo, a pesar de la trascendencia que tiene para el ser humano contar con sitios de alta diversidad de especies, los continuos impactos que este está ocasionando en el planeta tierra ponen en duda la capacidad de la biodiversidad de continuar proveyendo estos bienes y servicios (Cardinale et al., 2012; Diaz et al., 2006).

Se estima que la tasa de extinción producto de actividades humanas es mil veces más elevada que la debida a causas naturales y, se prevé que durante este siglo aumente diez veces más (De Vos et al., 2015). Esta futura disminución de especies se atribuye en gran medida al efecto que el cambio climático tendrá en las variables ambientales que definen el hábitat físico de cada especie (Bellard et al., 2014; Pimm et al., 2014). Para varias especies (especialmente las plantas), cambios en el clima originan modificaciones en los procesos que regulan su dinámica poblacional, lo cual podría llevar a extinciones locales como siguiente paso (Thuiller et al., 2005; Gutiérrez y Trejo, 2014). Lo anterior porque, aunque las especies tienen mecanismos que les permite tolerar y adaptarse a cambios en su entorno (Amano et al., 2014), las alteraciones derivadas del cambio climático están suscitándose en un periodo de tiempo muy corto (Stocker et al., 2013).

Se predice que, para finales del siglo XXI, la temperatura podría aumentar en promedio entre 0.3 y 1.7°C en un escenario conservador, mientras que en un escenario drástico el aumento podría llegar a oscilar entre 2.6 a 4.8°C. Asimismo, los patrones de precipitación se modificarán, disminuyendo la frecuencia de eventos, pero aumentando la intensidad de ellos (Stocker et al., 2013). Ante esta situación, se ha planteado la necesidad de desarrollar metodologías que proporcionen a los tomadores de decisiones, información rápida y precisa, sobre la situación actual de la diversidad de especies, así como la probable respuesta que esta tendrá ante el cambio climático (Seddon et al., 2016). Lo anterior con la finalidad de poder detectar sitios vulnerables, en los cuales es

primordial implementar estrategias para conservar y preservar la diversidad de especies actual, lo cual, a su vez, repercutirá positivamente en el mantenimiento a futuro del suministro de servicios ecosistémicos al ser humano.

Una alternativa para lograr este tipo de información es usar modelos de idoneidad de hábitat. Estos modelos estiman la distribución potencial de las especies a partir de la implementación de análisis probabilísticos, los cuales utilizan como insumo bases de datos de ocurrencia (coordenadas LATLONG) de la especie objeto de estudio y valores de variables climáticas que correspondan al área para la cual se desea estimar la distribución (Elith et al., 2006). Básicamente, los modelos de idoneidad de hábitat ponderan la probabilidad de que una especie se encuentre presente en un determinado espacio físico, tomando como referencia los valores de las variables climáticas que definen su nicho climático. Por lo tanto, se propone que, si se solapan probabilidades elevadas de ocurrencia de varias especies, se podría estimar la diversidad de especies que existe en un lugar preciso. Asimismo, si a la confección de estos modelos se integra los valores de las variables climáticas previstos a futuro como consecuencia del cambio climático, se podría evaluar de la misma forma (solapamiento de probabilidades elevadas de ocurrencia de las especies), el efecto que el cambio climático podría llegar a tener en la diversidad de especies.

Un grupo de especies ideal para probar estas hipótesis son los encinos (genero *Quercus*, Familia Fagacea). Lo anterior debido a la relevancia que tiene los servicios ecosistémicos que los encinos brindan a los mexicanos y la amplia diversidad de especies que sustentan. Por ejemplo, la fauna silvestre utiliza los encinos (bellotas, ramas y troncos) como fuente de alimento y hábitat (Felger et al., 2001; Avendaño y Sánchez, 1999). Socioculturalmente, las etnias del país los usan como alimento, remedio medicinal

para diversos padecimientos y recurso maderable para la construcción de viviendas. Económicamente, en México los encinos ocupan el segundo lugar en aprovechamiento forestal, sus usos son diversos como producción de carbón y construcción de embarcaciones, entre otros (Luna-José et al., 2003). Adicionalmente el país concentra en su territorio el mayor número de especies de encinos; de las 531 especies descritas, México alberga alrededor de 160 (Valencia 2004; Álvarez-Zuñiga et al., 2010).

Con base en lo antes descrito, este trabajo de investigación tuvo como primer objetivo (capítulo I) implementar el uso de modelos de hábitat adecuado para generar mapas que muestren la diversidad de los encinos en México. Posteriormente, para evaluar la metodología propuesta, se generaron los mismos mapas de diversidad de encinos, pero utilizando la técnica tradicional (únicamente el uso de datos de ocurrencia) y se comparó que tanto difieren los resultados de ambas metodologías. Finalmente se valoró mediante la implementación de los polígonos de las áreas naturales protegidas, si las áreas que contienen una elevada riqueza de encinos se encuentran actualmente bajo protección. Después de realizar esta parte de la investigación, el segundo objetivo (capítulo II) fue determinar el efecto que el cambio climático tendrá en la diversidad de los encinos, en cuestión de riqueza de especies (diversidad alfa) y recambio en la composición de especies (diversidad beta).

CAPITULO I: MODELOS DE HÁBITAT ADECUADO PARA TOMAR DECISIONES DE CONSERVACIÓN EN ÁREAS CON ELEVADA RIQUEZA DE ESPECIES Y ENDEMISMO

Introducción

Conservar la biodiversidad es fundamental, ya que de la interacción de las comunidades bióticas con su hábitat resultan varios servicios ecosistémicos que sustentan el bienestar humano (Cardinale et al., 2012). Paradójicamente, las tasas de extinción de especies debido a actividades humanas son actualmente mil veces más altas que las debidas a causas naturales, y se prevé que durante este siglo aumenten diez veces más como consecuencia de la acumulación de los impactos humanos sobre los ecosistemas naturales (De Vos et al., 2015). Para reducir esta continua pérdida de biodiversidad y garantizar el suministro de servicios ecosistémicos, se requiere el desarrollo de metodologías que sean capaces de proporcionar información rápida y precisa a los responsables de la toma de decisiones sobre qué áreas geográficas deben considerarse prioritarias para conservación.

Ya que el suministro de servicios ecosistémicos está relacionado positivamente con la biodiversidad (Díaz et al., 2006; Mace et al., 2012), se ha propuesto que aquellos sitios que contengan una elevada riqueza funcional de especies deben ser objeto de acciones de conservación. Existen estudios que han evaluado la riqueza de especies en extensas regiones geográficas, contando la incidencia de las mismas dentro de unidades espaciales operativas (subdivisiones políticas de países o cuadrantes de coordenadas latitud y longitud), donde el resultado de este procedimiento son mapas que destacan las

unidades espaciales donde concurren varias especies (Kerr, 1997; Peterson y Navarro-Sigüenza, 1999; Peterson et al., 2000; Orme et al., 2005; Torres-Miranda et al., 2011; Miguel-Talonia et al., 2014; Mokany et al., 2014; Jenkins et al., 2015). Sin embargo, los inventarios de especies utilizados para construir estos mapas a menudo son incompletos, especialmente si provienen de colecciones botánicas y no de sistemas de muestreo sistemáticos (Hortal et al., 2007; Caley et al., 2014). Por lo tanto, este método de mapeo puede subestimar la riqueza de especies en unidades espaciales, ya que los mapas resultantes no incluyen todos los sitios donde las diferentes especies realmente están presentes (Hurlbert y White 2005; Hurlbert y Jetz 2007). En consecuencia, la toma de decisiones para conservación de la biodiversidad puede resultar engañosa. No obstante, esta metodología puede mejorarse si los rangos de distribución de las especies se estiman con modelos probabilísticos en lugar de ser inferidos directamente de los datos de ocurrencia de la especie.

En el caso de las plantas, se ha demostrado que los modelos de hábitat adecuado basados en variables ambientales son útiles para estimar su distribución potencial (Cruz-Cárdenas et al., 2014; Martínez-Pastur et al., 2016; Ramírez-Albores et al., 2016). De hecho, con los mismos datos que se utilizan para construir los mapas de riqueza basados en ocurrencias de las especies (literatura y colecciones botánicas), se pueden construir modelos robustos para predecir la distribución de especies de plantas (Elith et al., 2011). Estos modelos suponen que, si no se consideran limitaciones de dispersión ni interacciones bióticas, las especies de plantas solo se presentaran en sitios donde el hábitat físico coincida con los requisitos de supervivencia de su nicho fundamental (Elith et al., 2006). Por lo tanto, la probabilidad de encontrar una planta determinada se puede estimar como la función de las variables ambientales que definen los diferentes hábitats

de la región objetivo (Elith et al., 2006; Phillips et al., 2006; Hirzel y Le Lay, 2008). Si esta metodología se utiliza para tomar decisiones de conservación de biodiversidad, apuntaría a priorizar aquellos sitios en los cuales se sobrepongan elevadas probabilidades de ocurrencia de varias especies.

Para probar esta propuesta se utilizaron los encinos mexicanos (*Quercus* spp., Fagaceae), ya que este grupo de plantas provee servicios ecosistémicos importantes para el bienestar humano. La relevancia que tienen los encinos en México se debe al valor ecológico, cultural y económico. Desde la época precolombina se han utilizado como fuente de alimento, medicina y materia prima (Luna-José et al., 2003). En la actualidad 30 millones de personas en México dependen de los bosques de encino para el suministro de agua dulce, y además son importantes sumideros de carbono (García-Coll et al., 2004; Muñoz-Piña et al., 2008). Adicionalmente, México es considerado el centro de diversificación los encinos (Nixon, 2006). Este país alberga un tercio de las especies descritas hasta la fecha (161 de 450 especies), de las cuales el 56% son endémicas (Valencia, 2004). Finalmente, los bosques de encinos proporcionan hábitat para una gran diversidad de plantas y animales nativos (Koleff et al., 2009).

En el estudio se utilizaron modelos de hábitat adecuado para estimar los rangos de distribución del mayor número posible de encinos mexicanos y, después, estos modelos se superpusieron para dar forma a un mapa de riqueza de especies basado en las probabilidades de ocurrencia. El mapa resultante se comparó con un mapa de riqueza basado en ocurrencias reales para determinar cuándo difieren los resultados de ambos métodos. Además, se construyeron mapas que consideraron únicamente a las especies endémicas, ya que más de la mitad de los encinos mexicanos son endémicos. Finalmente, se evaluó en ambos métodos si las áreas que concentran la riqueza y

endemismo más elevada de encinos se incluyen actualmente dentro de áreas naturales protegidas.

Métodos

Para estimar los rangos de distribución de los encinos, se buscaron los datos de ocurrencia de todas las especies de encinos reportadas en México. Las búsquedas se realizaron en el Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2016), ya que esta base de datos incluye información de especies corroboradas de herbarios y publicaciones científicas. Los datos de ocurrencia se visualizaron en Quantum GIS 2.18 (disponible en <https://www.qgis.org>) y se eliminaron los registros de las especies que se localizaron fuera de México. También fueron eliminados los puntos de ocurrencia que se ubicaron en las ciudades, ya que estas ocurrencias pueden estar subsidiadas por el hombre (por ejemplo, parques y jardines botánicos) y pueden no reflejar los requisitos de hábitat de las especies (Sax et al., 2013; Ramírez-Albores et al., 2016).

Lo siguiente fue compilar del portal de WorldClim 2.0, las capas de las variables ambientales que después se asociarían a los puntos de ocurrencia de los encinos. Estas capas interpolan datos climáticos de 1950 a 2000 y proporcionan valores de 19 variables bioclimáticas a una resolución espacial de 1 km² por pixel (Fick y Hijmans, 2017). Debido a la elevada resolución espacial de las variables bioclimáticas, se procedió a identificar para cada especie de encino, todos aquellos puntos de ocurrencia que estuvieran ubicados a menos de 1.5 km uno de otro y solo se conservó uno de ellos, lo anterior para evitar sobreajuste en los modelos de hábitat adecuado (Elith et al., 2006). Las variables bioclimáticas se complementaron con variables topográficas que se obtuvieron de la geodatabase del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (consultadas en

septiembre de 2016 en <http://www.inegi.org.mx>). Estas bases de datos proporcionaron información sobre la elevación, la inclinación del suelo, la exposición del suelo al sol y el tipo de suelo para cada punto de ocurrencia (ver información complementaria SM01).

Para construir el modelo de hábitat adecuado de cada especie de encino se utilizó MaxEnt 3.4. Existen otros programas informáticos disponibles para modelar el hábitat adecuado de las especies de plantas y estimar sus rangos de distribución, sin embargo, se ha demostrado que MaxEnt tiene un mejor rendimiento cuando solo se dispone de datos de presencia, como ocurrió en este estudio (Elith et al., 2011). Adicionalmente este software produce modelos robustos si se cuenta con más de 30 puntos de ocurrencia disponibles para cada especie (Wisniewski et al., 2008; Elith et al., 2011). A pesar del esfuerzo que se realizó para recopilar esta cantidad de datos para todas las especies de encinos mexicanos, esta condición solo se cubrió para 59 especies (37 especies endémicas de México, ver Tabla 1). Por lo tanto, los mapas de riqueza solo consideraron estas especies. Además, se verificó la correlación cruzada entre todos los pares de variables dentro del conjunto de datos de cada especie de encino, ya que incluir en el diseño del modelo de hábitat adecuado variables ambientales redundantes conduce a sobrepredecir rangos de distribución (Beaumont et al., 2005; Elith et al., 2011). La verificación se realizó ejecutando pruebas de correlación de Spearman en R 3.4 (disponible en <https://www.R-project.org>) e identificando las relaciones con coeficientes de correlación superiores a 0.70 (Warren et al., 2008). Cuando una variable se llegó a relacionar con varias, se optó por seleccionar la variable que presentó altos coeficientes de correlación con otras variables (Elith et al., 2011; Cruz-Cárdenas et al., 2014).

Para calibrar el modelo de hábitat adecuado de cada especie se utilizó el algoritmo de remuestreo Bootstrap de MaxEnt, cada modelo resultó de remuestrear 100 veces el

75% de sus datos de ocurrencia (puntos de entrenamiento). El restante 25% del conjunto de datos se usó para probar la precisión del modelo (puntos de prueba) mediante el cálculo de la curva ROC (Receiver Operating Characteristic) y el AUC (Area Under the Curve). Estas curvas se construyen trazando la fracción de puntos de la prueba correctamente clasificados por el modelo (verdaderos positivos) contra la fracción de puntos de la prueba incorrectamente clasificados por el modelo (falsos positivos). El AUC varía entre 0 y 1, donde valores inferiores a 0.5 indican que el modelo no diferencia entre ocurrencias aleatorias y ocurrencias debido a factores ambientales, mientras que valores cercanos a 1 indican que la distribución de la especie objetivo está fuertemente correlacionada con las variables ambientales (Fielding y Bell, 1997; Elith et al., 2006).

El modelo de hábitat adecuado de cada especie se visualizó geográficamente en Quantum GIS 2.18 como un mapa de probabilidades de ocurrencia con una resolución de 1 km² por píxel. Como estos valores de probabilidad varían entre 0 y 1, fue necesario establecer un criterio que definiera que píxeles tenían una probabilidad alta de contener cada especie. Para esto, se reclasificaron los píxeles de cada mapa (59 especies) en cuartiles de probabilidad (0.00-0.25, 0.25-0.50, 0.50-0.75, 0.75-1.00) y se añadieron los puntos de ocurrencia de la especie correspondiente. Después se contabilizó el número de ocurrencias reales dentro de cada cuartil. Para todas las especies, el número mayor de puntos de ocurrencia se localizó en el tercer cuartil, por lo tanto, se asumió que es más probable que las especies ocurran en píxeles con probabilidades de ocurrencia superiores a 0.50. De esta forma, se rediseñó el rango de distribución potencial de cada encino eliminando los píxeles con probabilidades de ocurrencia inferiores a 0.50.

Para determinar qué áreas pudieran contener una elevada riqueza de encinos, se superpusieron los rangos de distribución potencial de las 59 especies de encinos (antes

diseñados) y sobre ellos se añadió una cuadrícula con escala UTM de 27.7 × 32.5 km (alrededor de 0.25° latitud × 0.33° longitud). Esta cuadrícula representa una escala espacial 1:50,000, y divide la superficie continental de México en 2,312 celdas de aproximadamente 900 km² cada una. El mapa de riqueza basado en probabilidades de ocurrencia (en lo sucesivo, mapa basado en probabilidad) se conformó contando el número de especies de encinos que solaparon sus rangos de distribución dentro de cada celda de la cuadrícula. Este mapa se comparó con un mapa de riqueza conformado solo con los datos de ocurrencias reales (en lo sucesivo, mapa basado en ocurrencias). Este último mapa se elaboró mediante el trazo de los puntos de ocurrencia de los encinos sobre la misma cuadrícula que se mencionó anteriormente, y después se procedió a contar el número de especies contenidas dentro de cada celda. Para simplificar la comparación entre estos mapas y visualizar mejor las áreas que contienen un elevado número de encinos, se clasificaron las celdas en categorías de riqueza que fueron aumentando cada diez especies (1-10 especies, 11-20 especies, etc.). Después de esto, el siguiente paso consistió en repetir el mismo procedimiento, pero considerando únicamente las especies endémicas (37 especies), lo anterior para identificar aquellas áreas que contienen un elevado endemismo de encinos.

Se usaron regresiones lineales simples para comparar las salidas de ambos métodos de mapeo. En estos análisis, el valor de riqueza y endemismo de cada celda de los mapas basados en ocurrencias se contrastó con el respectivo valor para los mapas basados en probabilidad. Para considerar que los valores de riqueza y endemismo de los encinos en cada celda son similares en ambos métodos (es decir, las salidas están correlacionadas espacialmente), la función de la regresión de cada comparación debe resultar en intercepto cercano a 0 (cero) y pendiente próxima a 1 (uno). De lo contrario,

si los valores de riqueza y endemismo de los encinos difieren entre las celdas de los mapas basados en ocurrencias y los basados en probabilidad, los parámetros de las funciones de regresión deben desviarse de estos valores teóricos. Para estas comparaciones se calculó el intervalo de predicción (95%) para cada función de regresión, y se evaluó si la curva lineal teórica con intercepto=0 y pendiente=1 se contuvo dentro del intervalo de predicción.

Finalmente, se sobrepusieron los polígonos de las áreas naturales protegidas en los mapas basados en probabilidad y los basados en ocurrencias para evaluar si las celdas con mayor riqueza y endemismo de encinos están actualmente protegidas. Para lo anterior, se consideraron tanto a las áreas naturales protegidas federales como las estatales. Los polígonos de las reservas se obtuvieron de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (disponible en <http://www.biodiversidad.gob.mx>; consultado en marzo de 2017) y, para cada celda de la cuadrícula de los mapas, se calculó la fracción de las celdas contenidas dentro de un área natural protegida.

Resultados

Para calibrarse, cada modelo de hábitat adecuado requirió de un conjunto específico de variables ambientales y la contribución que cada una de estas variables tuvo al modelo fue exclusiva de cada especie de encino. Las variables ambientales utilizadas para calibrar cada modelo de hábitat adecuado variaron entre siete y trece dependiendo de la especie (Tabla 1). Las variables bioclimáticas más comúnmente retenidas en estos modelos fueron, temperatura media del trimestre más seco del año (en 93.2% de los modelos), estacionalidad de la temperatura (en 91.5% de los modelos), rango diurno promedio de temperatura (89.8% de los modelos), precipitación del trimestre

más seco del año (84.7% de los modelos) y estacionalidad de la precipitación (69.5% de los modelos) (Tabla 1). Entre las variables topográficas, la elevación siempre se correlacionó con las variables bioclimáticas, por lo tanto, no se incluyó en el diseño de los modelos. Las otras variables topográficas (exposición del suelo al sol, inclinación del suelo y tipo de suelo) se mantuvieron en todos los modelos de idoneidad del hábitat (Tabla 1). Las variables ambientales de cada modelo explicaron más del 99% de la varianza total, no obstante, la contribución individual de cada variable para explicar la varianza difirió ampliamente entre las especies de encino (Tabla 1).

A partir de estos modelos, los rangos de distribución estimados de los encinos solo consideraron probabilidades de ocurrencia superiores a 0.5, ya que contuvieron en promedio el 57% de los puntos de ocurrencia reales de cada especie. Estos rangos de distribución de los encinos se extendieron principalmente en las cuatro cadenas montañosas más importantes de México (Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur y Sistema Neovolcánico Transversal -ver información complementaria SM02). El clima en estas regiones es templado, sin embargo, existen algunas especies de encino que se estimó extienden su distribución potencial en valles más cálidos a lo largo de las costas del Océano Pacífico y el Golfo de México (*Quercus aristata*, *Quercus cedrosensis*, *Quercus glaucescens*, *Quercus glaucoides*, *Quercus elliptica*, *Quercus magnoliifolia*, *Quercus oleoides*, *Quercus peduncularis*, *Quercus polymorpha*, *Quercus tuberculata* y *Quercus xalapensis*- ver información complementaria SM02).

El mapa de riqueza de especies basado en probabilidad que resultó de la superposición de rangos de distribución predijo que, 18 celdas de la cuadrícula contienen

Tabla 1. Especies de encinos incluidos en el estudio (especies endémicas se indican con asterisco). La tabla indica el número de puntos utilizados para desarrollar el modelo de idoneidad del hábitat de cada especie (N), el número de variables ambientales incluidas en el modelo (VAR) y su valor AUC, junto con la cobertura predicha del rango de distribución de la especie (km²). Las siguientes columnas indican el porcentaje de varianza explicado por cada variable en el modelo, mientras que la última columna indica la variación total explicada por estas variables (Var). Las variables bioclimáticas son: rango diurno promedio de temperatura (B01), isothermalidad (B02), estacionalidad de la temperatura (B03), temperatura máxima del mes más cálido (B04), temperatura mínima del mes más frío (B05), rango anual de temperatura (B06), temperatura media del trimestre más húmedo del año (B07), temperatura media del trimestre más seco del año (B08), temperatura media del trimestre más cálido del año (B09), temperatura media del trimestre más frío del año (B10), precipitación anual (B11), precipitación del mes más húmedo (B12), precipitación del mes más seco (B13), estacionalidad de la precipitación (B14), precipitación del trimestre más húmedo del año (B15), precipitación del trimestre más seco del año (B16), precipitación del trimestre más cálido del año (B17) y precipitación del trimestre más frío del año (B18). Las variables topográficas son: exposición del suelo al sol (T01), inclinación del suelo (T02) y tipo de suelo (T03).

Nombre de la especie	N	VAR	AUC	km ²	Variables bioclimáticas																		Variables topográficas			Var
					B01	B02	B03	B04	B05	B06	B07	B08	B09	B10	B11	B12	B13	B14	B15	B16	B17	B18	T01	T02	T03	
<i>Quercus acutifolia</i> *	127	9	0.97	71586	2.5		55.8					22.2					4.3		1.3	2.2		3.2	4.8	3.6	99.9	
<i>Quercus affinis</i> *	63	10	0.98	28467	4.8	3.8	10.4					20.9					1.0	1.0	39.6			1.1	13.5	3.8	99.9	
<i>Quercus albocincta</i> *	43	8	0.99	38286	2.6		34.1					6.0						33.4	0.9			2.9	16.0	4.1	100	
<i>Quercus aristata</i> *	33	11	0.99	11427	0.9		15.5	5.5				2.5					16.4		38.8	0.6		2.1	2.9	4.0	10.8	100
<i>Quercus arizonica</i>	94	10	0.96	44233	4.4		21.1					2.8		29.5			3.6	20.9	2.8			1.2	8.3	5.4	100	
<i>Quercus canbyi</i> *	68	8	0.98	24959	7.1						4.7						2.1	21.7	39.9			1.0	16.4	7.0	99.9	
<i>Quercus candicans</i>	153	10	0.97	51311	2.9		33.4					23.0						23.0	2.6	1.0	0.7	1.4	4.4	7.7	100	
<i>Quercus castanea</i>	340	11	0.94	112006	7.4				13.0					8.5			1.4		36.2	1.3	1.9	10.7	1.1	15.3	3.3	100
<i>Quercus cedrosensis</i> *	33	9	1.00	8889	1.6							0.1	27.8				51.1	1.6	1.0			2.3	10.6	4.0	100	
<i>Quercus chihuahuensis</i>	107	10	0.95	91543	5.1		27.9					1.8		9.4				8.4	27.0	1.6		2.7	11.4	4.6	99.9	
<i>Quercus conspersa</i> *	87	10	0.96	72495	3.5		50.7					6.6					4.4	2.7	1.2	4.0		3.2	18.3	5.4	100	
<i>Quercus conzattii</i> *	31	13	0.98	27575	5.5	6.1						3.5	27.8	2.5				3.6	8.7	5.9	2.1	1.9	3.3	13.5	15.6	100
<i>Quercus crassifolia</i>	252	10	0.95	99158	2.2		21.4					37.5						3.9	16.1	6.5	1.2		1.3	5.7	4.1	99.9
<i>Quercus crassipes</i> *	128	11	0.97	34801	0.8	1.2	36.7					20.7						3.3	1.6	0.8	1.1		1.4	2.1	30.3	100
<i>Quercus depressipes</i>	34	8	0.97	50734			9.4					12.7		34.9				3.0	18.3				4.6	6.6	10.4	99.9

Continúa→

Nombre de la especie	N	VAR	AUC	km ²	Variables bioclimáticas																		Variables topográficas			Var
					B01	B02	B03	B04	B05	B06	B07	B08	B09	B10	B11	B12	B13	B14	B15	B16	B17	B18	T01	T02	T03	
<i>Quercus deserticola</i> *	84	11	0.96	59915	1.0		40.8					25.5					7.0	4.0	0.9	4.1	0.6	2.2	5.2	8.7	100	
<i>Quercus durifolia</i> *	72	9	0.96	59174			16.5		29.2			12.6					1.3	19.5	3.3			1.6	5.4	10.5	99.9	
<i>Quercus eduardii</i> *	132	9	0.97	51751	8.1		41.1					21.9						10.9	4.4		4.7	1.6	3.9	3.5	100	
<i>Quercus elliptica</i>	106	9	0.96	65261	1.9		27.4					9.4						40.5	2.3	0.9		1.4	11.3	5.0	100	
<i>Quercus emoryi</i>	57	10	0.96	82595	4.4		12.2					2.1		34.6			0.9	24.6	2.2			2.4	6.3	10.3	100	
<i>Quercus frutex</i> *	35	11	0.99	25018	2.0	3.3	36.9					39.1					0.9	1.4	1.2	2.0		2.2	4.4	6.6	100	
<i>Quercus gentry</i> *	73	11	0.97	49521	0.8		15.9					8.6					11.6	24.6	2.5	0.7	3.8	1.6	18.3	11.7	100	
<i>Quercus glabrescens</i> *	40	10	0.96	40594	0.9		29.6					17.8					2.6	1.3	6.0	4.5		4.6	18.9	13.9	100	
<i>Quercus glaucenscens</i> *	43	9	0.96	50242	2.9		36.8					2.9						18.8	1.6	1.1		4.3	14.0	17.5	99.9	
<i>Quercus glaucoides</i> *	115	9	0.95	74263	2.8		40.0					3.6						3.8	1.7	17.7		2.1	25.4	3.0	100	
<i>Quercus greggii</i> *	69	9	0.99	11365	1.6		16.6					32.1					20.2	5.5	6.0			0.9	11.7	5.4	100	
<i>Quercus grisea</i>	84	13	0.95	63956	3.4		5.4	18.9				9.8		19.3			1.6	3.8	0.7	12.0	1.9	2.7	8.4	12.0	99.9	
<i>Quercus hypoleucoides</i>	45	9	0.98	16753	2.3		21.7					1.7		19.1			10.5		24.8			2.7	14.1	3.1	100	
<i>Quercus intricata</i>	31	11	0.98	28738	1.8		7.4		12.4			5.8		0.1			31.2	13.7	5.1			3.4	9.6	9.6	100	
<i>Quercus jonesii</i> *	100	10	0.96	49464	3.7		12.2					19.2					6.8	25.7	4.6		10.0	3.9	7.4	6.3	99.8	
<i>Quercus laeta</i> *	253	11	0.94	128777	5.4		6.0			20.0		10.2	25.8					8.2	4.8		5.5	2.6	9.3	2.3	100	
<i>Quercus lancifolia</i>	49	9	0.97	29063			24.3					10.6						17.9	3.7	5.8		1.7	14.1	9.2	100	
<i>Quercus laurina</i>	227	10	0.96	63337	3.1		42.2					34.0					1.7	4.6	1.8	1.6		1.7	4.9	4.3	99.9	
<i>Quercus magnoliifolia</i> *	191	10	0.96	77416	3.6		52.6					3.9						7.0	12.2	3.4	1.4	1.3	10.3	4.3	100	
<i>Quercus mexicana</i> *	110	8	0.96	47456	2.4		30.5					37.8					11.2	2.5				0.9	8.7	6.0	100	
<i>Quercus microphylla</i> *	66	10	0.97	48792	1.2		29.9			2.4		48.4						3.0	0.5	1.9		2.0	2.4	8.3	100	
<i>Quercus oblongifolia</i>	56	11	0.97	26805	1.2		19.3					2.4		18.1				13.4	1.1	1.1		23.9	1.0	11.9	6.6	100

Continúa→

Nombre de la especie	N	VAR	AUC	km ²	Variables bioclimáticas																		Variables topográficas			Var
					B01	B02	B03	B04	B05	B06	B07	B08	B09	B10	B11	B12	B13	B14	B15	B16	B17	B18	T01	T02	T03	
<i>Quercus obtusata</i> *	272	11	0.95	96300	3.5		37.4					21.6						12.3	9.3	3.2	1.8	2.3	1.3	4.0	3.3	100
<i>Quercus oleoides</i>	41	11	0.98	27008	48.4		2.7			3.2	4.6	0.9						4.1	13.0		1.4		2.3	8.2	11.1	99.9
<i>Quercus peduncularis</i>	115	9	0.95	87250	3.3		37.1					9.0							24.0	2.0	1.4		1.1	13.7	8.5	100
<i>Quercus peninsularis</i> *	31	7	1.00	3357			3.4					88.7						2.2		1.6			1.0	1.7	1.5	100
<i>Quercus polymorpha</i>	125	10	0.98	34073	11.9		7.0					11.0	13.9					8.5	9.5	19.5			0.9	15.3	2.5	100
<i>Quercus potosina</i> *	56	11	0.98	29686	4.0		24.7			1.0		32.5							5.6	3.7	6.7	7.1	2.4	3.1	9.1	99.9
<i>Quercus pringlei</i> *	51	9	0.97	21940	3.9		8.2					21.7						21.5	11.3	16.5			1.8	10.2	4.9	100
<i>Quercus resinosa</i> *	67	10	0.97	65144	8.7		29.7					6.5							13.7	11.1	5.2	8.1	2.5	8.7	5.9	100
<i>Quercus rhysophylla</i> *	40	7	0.99	18006						15.9	1.3					14.2		27.2					4.2	30.6	6.7	100
<i>Quercus rugosa</i>	306	11	0.94	84898	2.3		18.6					40.3						2.9	15.8	1.4	2.4	1.1	1.3	8.4	5.5	100
<i>Quercus sapotifolia</i>	42	9	0.99	26305	11.1		17.7			11.4		15.4						9.0	16.7				3.7	9.0	6.0	100
<i>Quercus sartorii</i> *	64	8	0.99	29142	12.7		12.3					16.3						21.3	15.4				1.1	15.9	5.0	100
<i>Quercus scytophylla</i> *	84	9	0.95	65551	3.7		3.3					19.3							46.7	5.5	0.9		3.8	13.0	3.8	100
<i>Quercus sebifera</i> *	38	8	0.98	34702			17.8			15.5		18.0						9.7	8.5				3.4	15.6	11.5	100
<i>Quercus sideroxylla</i>	149	10	0.96	53217	1.9	7.0	17.7		9.6			31.3							21.2	6.2			1.6	2.1	1.5	100
<i>Quercus striatula</i> *	36	9	0.99	14346	5.0		19.2		2.2			46.3			1.9			14.0					1.1	1.9	8.4	100
<i>Quercus subspathulata</i> *	40	9	0.97	41099	1.5		9.8					4.3							36.0	9.9	0.6		6.3	15.0	16.6	100
<i>Quercus toumeyii</i>	38	10	0.99	11784	2.7		5.2		33.4			1.4						13.5	2.3			32.8	1.2	2.4	5.0	99.9
<i>Quercus tuberculata</i> *	76	10	0.96	51373	3.2		24.5	2.7				7.5						11.7	12.3	2.7			2.3	28.5	4.5	99.9
<i>Quercus urbanii</i> *	40	9	0.95	42260	3.8		22.0					18.4						12.5		9.1		2.2	4.3	19.0	8.8	100
<i>Quercus viminea</i>	86	9	0.95	69662	6.4		23.0					8.8						4.4	25.0	2.3			1.4	20.0	8.6	99.9
<i>Quercus xalapensis</i> *	103	11	0.97	31867	5.9	1.8	7.4	3.5				10.8						2.1	0.9	41.5			0.9	17.5	7.7	100

más de 30 especies de encino (Figura 1 –ver también información complementaria SM03), mientras que para el mapa basado en ocurrencias no existe ninguna celda de la cuadrícula que haya alcanzado este nivel de riqueza (Figura 2 –ver también información complementaria SM03). El número de celdas de la cuadrícula en todas las demás categorías de riqueza también fue mayor en el mapa basado en probabilidad en comparación con el mapa basado en ocurrencias (celdas con 1-10 especies: 967 vs 730; celdas con 11-20 especies: 419 vs 62 celdas, con 21-30 especies: 216 vs 3, Figura 1 y 2). Los valores de riqueza de las celdas de la cuadrícula del mapa basado en ocurrencias se relacionó positivamente con los valores predichos por el mapa basado en probabilidad ($F_{(1, 2310)} = 1718.694$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.427$). La intersección y la pendiente de esta función de regresión fue de -0.195 y 0.230 respectivamente, pero el intervalo de predicción (95%) de esta función no contuvo la curva teoría de intersección 0 y pendiente 1 (Figura 3).

El número de especies en las celdas de la cuadrícula disminuyó en todas las categorías cuando se construyó el mapa de encinos endémicos, tanto para el mapa basado en probabilidad (Figura 4), como para el mapa basado en ocurrencias (Figura 5). Sin embargo, todas las categorías de riqueza obtuvieron frecuencias más altas en el mapa basado en probabilidad en comparación con el mapa basado en ocurrencias (celdas con 1-10 especies: 966 vs 596; celdas con 11-20 especies: 376 vs 8; celdas con más de 20 especies: 25 vs 0, Figura 4 y 5 –ver también información complementaria SM03). Los valores de riqueza de estos mapas también se correlacionaron positivamente ($F_{(1, 2310)} = 1675.302$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.420$), siguiendo una función lineal con intersección de -0.077 y pendiente 0.204 . No obstante, la curva teórica con intersección 0 y pendiente 1 tampoco se contuvo dentro del intervalo de predicción (95%) de esta función de regresión (Figura 6).

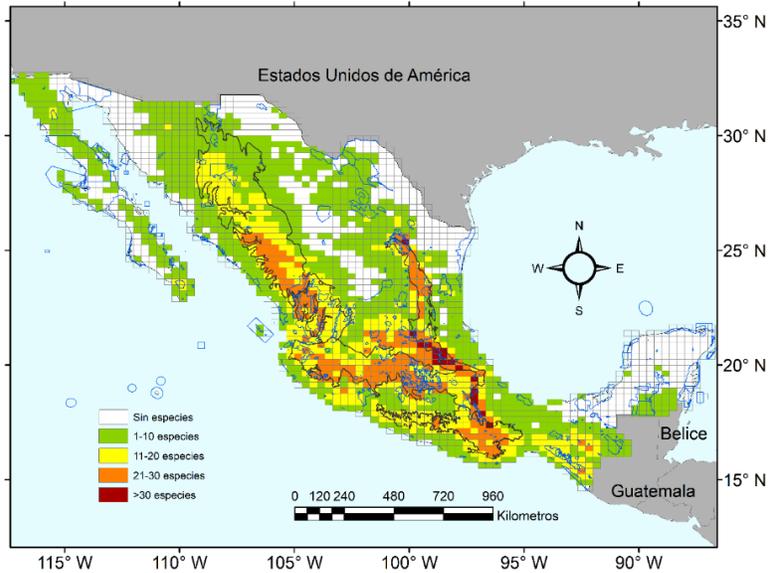


Figura 1. Mapa de riqueza de especies basado en probabilidad, incluye los 59 encinos para los cuales se calibraron los modelos de hábitat adecuado (escala 1:50000; cada celda de la cuadrícula cubre aproximadamente 900 km²). La figura muestra las cuatro cadenas montañosas más importantes que albergan los bosques templados en México (límites negros) y las áreas naturales protegidas (límites azules). Las cordilleras montañosas son Sierra Madre Oriental al este, Sierra Madre Occidental al oeste, Sierra Madre del Sur al sur, y Sistema Neovolcánico Transversal que se extiende de este a oeste a través del sur de México.

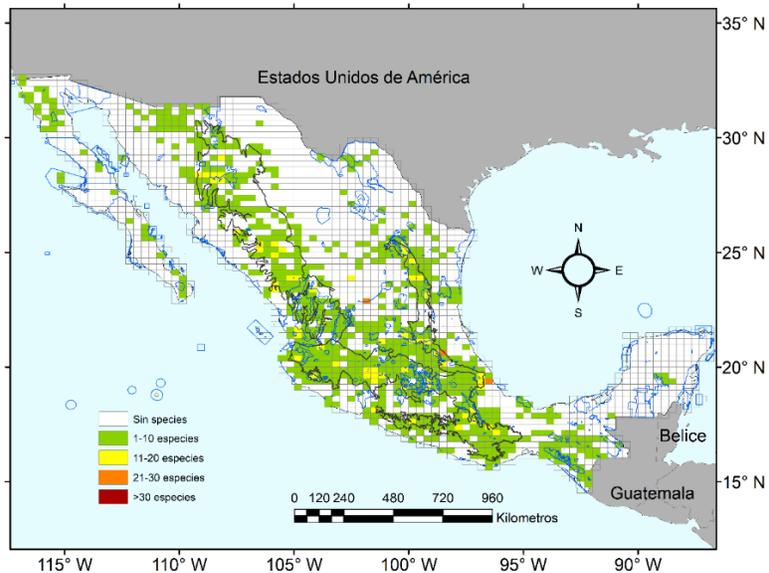


Figura 2. Mapa de riqueza de especies basado en ocurrencias, incluye los 59 encinos para los cuales se calibraron los modelos de hábitat adecuado (escala 1:50000; cada celda de la cuadrícula cubre aproximadamente 900 km²). La figura muestra las cuatro cadenas montañosas más importantes que albergan los bosques templados en México (límites negros) y las áreas naturales protegidas (límites azules). Las cordilleras montañosas son Sierra Madre Oriental al este, Sierra Madre Occidental al oeste, Sierra Madre del Sur al sur, y Sistema Neovolcánico Transversal que se extiende de este a oeste a través del sur de México.

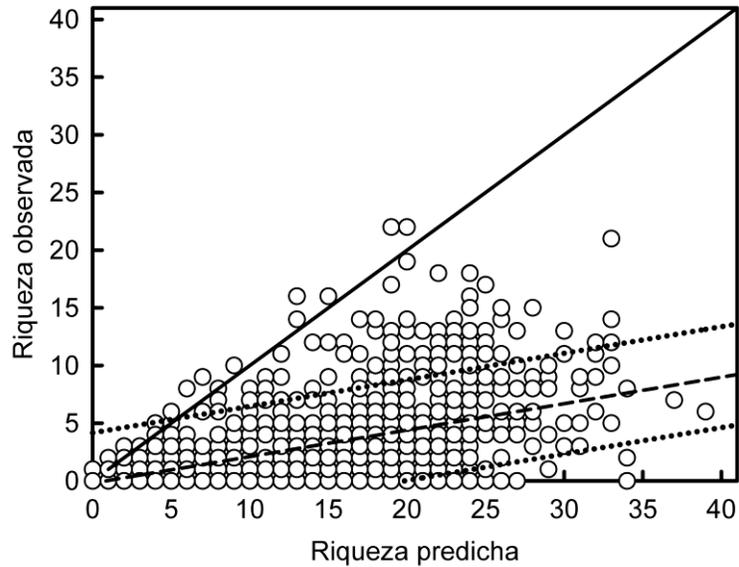


Figura 3. La figura muestra la relación entre la riqueza de encinos dentro de las celdas del mapa basado en ocurrencias y la riqueza de encinos respectiva para el mapa basado en probabilidad. Los valores de riqueza de las celdas de la cuadrícula del mapa basado en ocurrencias se relacionó positivamente con los predichos por el mapa basado en probabilidad $F_{(1, 2310)} = 1718.694$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.427$). La intersección y la pendiente de esta función de regresión fue de -0.195 y 0.230 respectivamente.

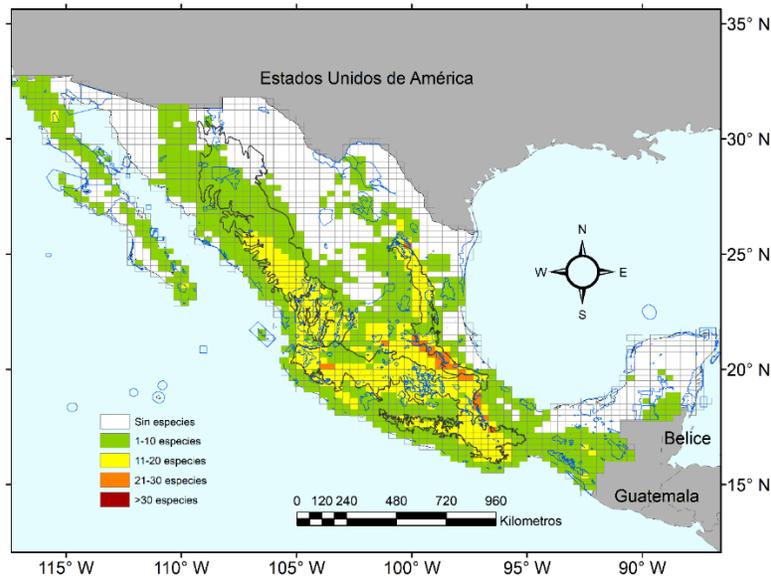


Figura 4. Mapa de riqueza de especies basado en probabilidad, solo incluye los 39 encinos endémicos para los cuales se construyeron los modelos de hábitat adecuado (escala 1: 50000; cada celda de la cuadrícula cubre aproximadamente 900 km²). La figura muestra las cuatro cadenas montañosas más importantes que albergan los bosques templados en México (límites negros) y las áreas naturales protegidas (límites azules). Las cordilleras montañosas son Sierra Madre Oriental al este, Sierra Madre Occidental al oeste, Sierra Madre del Sur al sur, y el Sistema Neovolcánico Transversal que se extiende de este a oeste a través del sur de México.

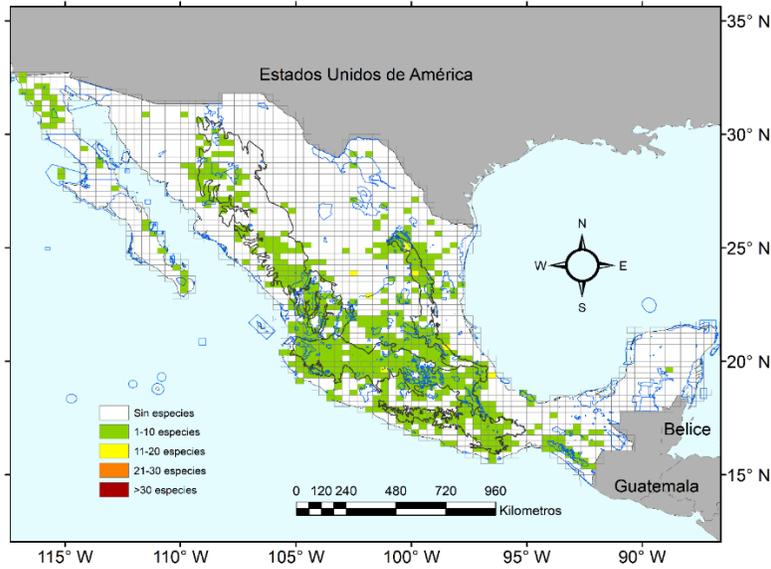


Figura 5. Mapa de riqueza de especies basado en ocurrencias, solo incluye los 39 encinos endémicos para los cuales se construyeron los modelos de hábitat adecuado (escala 1: 50000; cada celda de la cuadrícula cubre aproximadamente 900 km²). La figura muestra las cuatro cadenas montañosas más importantes que albergan los bosques templados en México (límites negros) y las áreas naturales protegidas (límites azules). Las cordilleras montañosas son Sierra Madre Oriental al este, Sierra Madre Occidental al oeste, Sierra Madre del Sur al sur, y Sistema Neovolcánico Transversal que se extiende de este a oeste a través del sur de México.

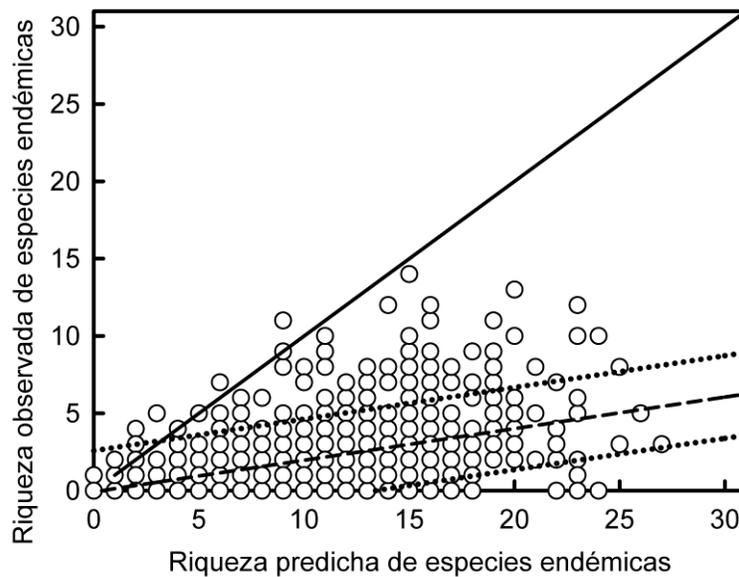


Figura 6. La figura muestra la relación entre el número de encinos endémicos dentro de las celdas del mapa basado en ocurrencias y el número respectivo de encinos endémicos predichos por el mapa basado en probabilidad. Los valores de riqueza de estos mapas también se correlacionaron positivamente ($F_{(1, 2310)} = 1675.302$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.420$), siguiendo una función lineal con intersección de -0.077 y pendiente 0.204 .

Una vez obtenidos los mapas de riqueza y endemismo, se consideró que las acciones de conservación deben enfocarse en aquellas celdas con las categorías más altas de riqueza, es decir, las celdas con más de 20 especies. Por lo tanto, se evaluó en las celdas que se localizaron dentro de un área natural protegida, la superficie ocupada. México cuenta con 182 áreas naturales protegidas de ámbito federal y 370 estatal, en total cubren una superficie aproximada de 948,259 km² (48% de la superficie continental del país). El mapa basado en probabilidad que incluye las 59 especies de encinos predijo que 224 celdas (210,600 km²) pueden contener más de 20 especies de encinos, de estas solo el 18% de las celdas se encuentra actualmente bajo protección (Figura 1 -ver también información complementaria SM03). Por otro lado, el mapa basado en ocurrencias indicó que solo tres celdas de la cuadrícula (2,700 km²) tienen más de 20 diferentes especies de encinos y en este caso menos del 10% de la superficie está protegida (Figura 2). Con relación al endemismo, el mapa basado en probabilidad predijo 25 celdas con más de 20 especies endémicas (22,500 km²), de las cuales menos de un cuarto de la superficie que abarcan (5,211 km²) se encuentra dentro de un área natural protegida (Figura 4 -ver también información complementaria SM03). Esta evaluación no se realizó para el mapa basado en ocurrencias, debido a que ninguna de las celdas de la cuadrícula contuvo más de 20 especies de encinos endémicos (Figura 5).

Discusión

Los modelos de hábitat adecuado indicaron una gran variabilidad en el tipo de variables ambientales que influyen en la presencia de las diferentes especies de encinos en México. De hecho, cuando la misma variable ambiental se incluyó en diferentes modelos, se tuvieron discrepancias considerables, en el poder con el que esta variable

explicaba la distribución potencial de las diferentes especies. Estos resultados sugieren que las especies de encinos que se incluyeron en el estudio tienen requisitos de supervivencia diferenciados, lo cual contradice la hipótesis ampliamente aceptada de que las especies filogenéticamente cercanas deberían tener nichos ecológicos considerablemente superpuestos (Losos, 2008). Sin embargo, la elevada diversidad de requerimientos de supervivencia que tuvieron los encinos coincide con la propuesta de que la diversificación del género *Quercus* en México, es resultado de los procesos de diferenciación de nicho que adaptaron estas especies debido a la gran variabilidad de condiciones climáticas que prevalecen en el país como consecuencia de su topografía irregular (Hipp et al., 2017).

El mapa basado en probabilidad indicó que aproximadamente el 70% de la superficie continental de México cumple con los requisitos de supervivencia de los encinos. No obstante, es importante señalar que se debe tener precaución al analizar los patrones de riqueza y endemismo que resultaron de este procedimiento. Lo anterior, debido que, para su diseño, los rangos de distribución de los encinos solo consideraron variables bioclimáticas y topográficas, siendo que, existen otros factores que también pueden influir en su distribución, como los impactos antropogénicos y las limitaciones de dispersión. Por ejemplo, la expansión de la frontera agrícola en México durante los últimos cuatro siglos ha despojado progresivamente a más del 50% de los bosques nativos (Ricker et al., 2007; Rosete-Vergés et al., 2014). En consecuencia, los modelos de hábitat adecuado pueden haber predicho probabilidad de ocurrencia de encinos en unidades espaciales operativas donde ya no se encuentran bosques presentes. Por lo tanto, este enfoque puede ser útil para identificar áreas de elevada riqueza y endemismo de especies de plantas, pero para tomar decisiones de conservación, esta información

requiere de muestreos previos de vegetación de campo, esto con la finalidad de verificar si las especies objetivo están presentes en estas áreas.

Los valores elevados de riqueza y endemismo de los encinos predichos por los mapas basados en probabilidad, en comparación con los valores de los mapas basados en ocurrencias, refuerzan la sugerencia de que este último procedimiento puede desestimar la riqueza de especies (Hurlbert y White, 2005; Hurlbert y Jetz, 2007). Sin embargo, es importante indicar que los mapas basados en probabilidad también pueden sobrevalorar la riqueza de especies en algunas unidades espaciales, debido a que como se mencionó anteriormente, no consideran las limitaciones de dispersión de las plantas. Lo anterior es vital para los encinos, ya que son árboles zoocóricos los cuales dependen de pequeños vertebrados (roedores y aves) para la dispersión secundaria de sus bellotas (Steele y Smallwood, 2002; Ramos-Palacios et al., 2014), sin embargo, el movimiento de estos animales pudiera ser restringido por barreras naturales, como desiertos, cadenas montañosas y áreas alteradas por el hombre (campos agrícolas y áreas urbanizadas). Por lo tanto, los mapas basados en probabilidad pueden predecir la ocurrencia de algunas especies de encinos en unidades espaciales que aún no los contienen, lo que a su vez podría sobreestimar la riqueza local. En este estudio, es probable que estos sesgos sean mínimos, ya que se utilizaron ocurrencias reales de los encinos para validar los umbrales de probabilidad que determinan los límites de sus rangos de distribución, sin embargo, esta advertencia debe considerarse antes de tomar decisiones de conservación para otros grupos de plantas.

Los mapas basados en probabilidad también mostraron que las áreas que concentran elevada riqueza y endemismo de encinos (celdas con más de 20 especies) se localizan principalmente en las regiones montañosas de México. Esto concuerda con

la sugerencia de que los encinos dominan los bosques templados de este país (Rzedowski, 1978; Martínez, 1981; Zavala-Chávez, 1989; Valencia, 2004; Romero-Rangel et al., 2015). Asimismo, los resultados indicaron que estas regiones albergan varias áreas naturales protegidas, aunque también mostraron que solo una pequeña fracción de las áreas con elevada riqueza y endemismo están actualmente protegidas. Lo cual podría atribuirse a la falta de conocimiento del valor funcional de este grupo de plantas, así como a la elevada prioridad que los gobiernos otorgan a la preservación de zonas con alto valor estético y recreativo para las personas (Toledo, 2005). De hecho, a pesar del valor cultural que tienen los encinos en México, al elevado endemismo del género y a las fuertes amenazas que enfrentan por al avance de la deforestación, actualmente no existe ninguna especie de encino incluida en la lista oficial de especies en peligro de extinción de este país (NOM-059-SEMARNAT 2010), y tampoco existe un área natural protegida destinada específicamente a preservar estos árboles (Arriola-Padilla et al., 2014). Por lo tanto, los mapas basados en probabilidad permiten proponer que, después de verificar la presencia de los encinos en las celdas con elevada riqueza y endemismo, las áreas naturales protegidas que cubran parcialmente estas celdas deben expandirse para proteger mejor a los encinos mexicanos. Además, como varias de estas celdas se encuentran completamente fuera de algún área natural protegida, también se debe considerar el establecimiento de nuevas áreas.

En términos generales se puede indicar que los modelos de hábitat adecuado de los encinos que se desarrollaron en este estudio permitieron estimar los patrones de riqueza y endemismo de este grupo de árboles para todo el país. A pesar de las posibles limitaciones que se identificaron en los mapas basados en probabilidad, los resultados sugirieron que este procedimiento puede proporcionar información confiable sobre que

regiones contienen elevada riqueza y endemismo de las especies. Esta metodología puede facilitar la toma de decisiones sobre qué áreas se deben priorizar para preservar la diversidad de especies altamente funcionales, así como los servicios ecosistémicos asociados. Además, este procedimiento también se puede emplear para identificar si las áreas naturales protegidas salvaguardan la diversidad de especies dentro de una región determinada. En este caso, los resultados indicaron que extensas áreas de bosques de encinos están desprotegidas.

Información complementaria

Capítulo 1: <http://doi.org/10.5281/zenodo.1133339>. Este repositorio contiene archivos asociados al manuscrito “Habitat suitability models to make conservation decisions based on areas of high species richness and endemism” de N.S. Hernandez-Quiroz, E.I. Badano, F. Barragán-Torres, J. Flores y C. Pinedo-Álvarez. El archivo de Microsoft Excel “SM 01- Oak occurrences.xlsx” contiene los puntos de ocurrencia usados para calibrar los modelos de hábitat adecuado de las 59 especies de encinos. Este archivo indica el nombre de la especie (columna A), las coordenadas geográficas en longitud y latitud de cada punto de ocurrencia (columnas B y C), el conjunto completo de variables bioclimáticas (columnas D a V), y las variables topográficas (columnas W a Z) asociadas a cada punto. Estos datos climáticos se obtuvieron de las capas bioclimáticas de WorldClim y los datos de las variables topográficas del Instituto Nacional de Estadística y Geografía de México. Este repositorio también contiene mapas interactivos que muestran las distribuciones predichas y observadas de las 59 especies de encinos mexicanos (SM 02 -Estimated oak distribution ranges.kmz), así como los mapas de riqueza basados en probabilidad y en ocurrencias (SM 03 -Oak richness

maps.kmz) Estos mapas interactivos se proporcionan en formato KMZ para facilitar su visualización en Google Earth (disponible gratuitamente en www.google.com/earth). Los detalles sobre estos archivos KMZ se pueden consultar accediendo a las propiedades del archivo después de abrirlos en Google Earth.

CAPITULO II: CAMBIOS ESPACIO-TEMPORALES EN LA DIVERSIDAD ALFA Y BETA DE ÁRBOLES DEBIDO AL CAMBIO CLIMÁTICO: CASO DE LOS ENCINOS MEXICANOS

Introducción

La diversidad de especies es un fenómeno natural que se origina de la sobreposición de los rangos de distribución de las especies, y puede ser medida en términos de número e identidad de especies que comparten espacio y tiempo (Magurran, 2011). Debido a que el clima es el principal factor que regula los patrones de distribución de la vida silvestre (Dynesius y Jansson, 2000), se puede proponer que, tanto la diversidad como la composición de las especies varían espacio-temporalmente acorde a variaciones climáticas. Estudios paleoecológicos respaldan esta sugerencia, ya que han confirmado que los cambios climáticos que se produjeron en los últimos 100 milenios reconfiguraron la distribución de plantas y animales en extensas áreas geográficas (Comes y Kadereit, 1998; Carotenuto et al., 2016). Sin embargo, actualmente las especies silvestres están enfrentando un cambio climático acelerado a consecuencia de las actividades humanas, y esto puede alterar sus patrones de distribución en el futuro cercano (Thomas et al., 2004; Thuiller et al., 2005).

El planeta Tierra se ha estado calentando de manera progresiva desde el inicio de la revolución industrial, y los últimos modelos de circulación general del Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC) predicen que la temperatura aumentará más rápido durante este siglo (Flato et al., 2013). Estos modelos climáticos también predicen cambios en la precipitación; se espera disminución en la precipitación

anual de las regiones tropicales y aumento en los ecosistemas fríos (Flato et al., 2013). Las especies de plantas son extremadamente sensibles a estos cambios climáticos, principalmente, porque la mayoría de los procesos que regulan su dinámica poblacional (germinación, establecimiento, crecimiento y reproducción) están estrechamente relacionados con los regímenes locales de temperatura y precipitación (Ibáñez et al., 2007; Canham y Murphy, 2016; Pérez-Ruiz et al., 2018). Por lo tanto, es probable que, para algunas especies de plantas, el cambio climático reduzca la disponibilidad de hábitats climáticamente adecuados, causando extinciones locales y reduciendo sus rangos de distribución (Thuiller et al., 2005; Gutiérrez y Trejo, 2014). Por el contrario, otras especies de plantas pueden aprovechar estos cambios climáticos y, en ausencia de limitaciones de dispersión, podrían colonizar áreas recientemente favorables y así, ampliar sus rangos de distribución (Kelly y Goulden, 2008). Independientemente de si una especie en particular reduce o amplía su rango de distribución, la consecuencia biogeográfica de estos procesos será un cambio en el número de especies que sobreponen sus rangos de distribución en los diferentes sitios de una región determinada (diversidad alfa, según Whittaker 1972). De hecho, esto también podría inducir pérdida de especies en estos sitios, lo que ocasionaría cambios temporales en la composición de la vegetación (diversidad beta, de acuerdo con Whittaker 1972).

Debido a que la cantidad y calidad de los servicios que los ecosistemas brindan a los seres humanos están relacionados positivamente con su biodiversidad, predecir cómo afectará el cambio climático a la diversidad alfa y beta es fundamental para tomar decisiones de conservación y adaptación dirigidas a garantizar el bienestar humano. Sin embargo, estas predicciones deben considerar que la intensidad de los cambios climáticos dependerá del forzamiento radiativo (diferencia entre la energía absorbida por

el planeta y la energía devuelta al espacio) que ejerza la concentración acumulada de gases de efecto invernadero en la atmosfera (Myhre et al., 2013). El IPCC estimó cuatro vías de concentración representativas (RCP) de gases de efecto invernadero para el siglo XXI que conducen a diferentes valores de forzamiento radiativo (2.6, 4.5, 6.0 y 8.5 W / m²). Esto define un gradiente de aumento de la intensidad del cambio climático (Cubasch et al., 2013), y la magnitud en los cambios de la diversidad alfa y beta dependerá de cuál de estos escenarios RCP ocurra en el futuro.

Los cambios en la diversidad alfa y beta de la vegetación a través de los sitios de una región objetivo pueden estimarse modelando, sobreponiendo y comparando los rangos de distribución actual y futuro de las especies de plantas. Los modelos de hábitat adecuado pueden ser útiles para alcanzar este objetivo, ya que estiman la probabilidad de encontrar a una especie determinada en el espacio geográfico en función de los valores de las variables ambientales asociadas con sus registros de ocurrencias (Elith et al., 2006; Elith y Leathwick, 2009). Este enfoque describe con precisión los rangos de distribución de las especies de plantas en el clima actual, mientras que sus rangos de distribución futuros se pueden predecir extrapolando los resultados de estos modelos a escenarios de cambio climático (Bakkenes et al., 2002; Berry et al., 2002; Gómez-Mendoza y Arriaga, 2007; Reyma et al. 2015; Carrillo-Ángeles et al., 2016). La sobreposición de los rangos de distribución estimados de las especies en la región objetivo permitiría configurar mapas que indiquen el número y la composición de especies que se pueden encontrar en diferentes sitios en condiciones climáticas actuales y futuras, mientras que la comparación de estos mapas debería permitir predecir la magnitud de los cambios en la diversidad alfa y beta inducida por el cambio climático.

Para probar esta propuesta, el estudio se enfocó en los encinos mexicanos (*Quercus spp.*, Fagaceae). Se seleccionó este grupo de especies porque, aunque los encinos se localizan en la gran mayoría de los países del hemisferio norte, el centro de diversificación más importante se encuentra en México (Manos y Stanford, 2001). Este país alberga la mayor diversidad de encinos del mundo (Nixon, 2006) y se han utilizado como alimento, medicina, leña y materia prima desde la época precolombina (Luna-José et al., 2003). Además, los bosques de encinos en México soportan varios servicios ecosistémicos, incluido el suministro de agua dulce (Muñoz-Piña et al., 2008) y el secuestro de carbono (Osborne y Shapiro-Garza 2017) así como también proporcionan hábitat y alimento a varias plantas y animales endémicos (Koleff et al., 2004). Por lo tanto, predecir cómo se distribuirán los encinos mexicanos en escenarios de cambio climático, es crítico para estimar la tasa de suministro de estos servicios ecosistémicos en el futuro, así como para desarrollar programas de conservación y adaptación que estén dirigidos a preservar la alta biodiversidad que existe en México.

Métodos

Base de datos de los encinos: Para calibrar los modelos de hábitat adecuado, se buscaron las ocurrencias georreferenciadas de estas especies en el portal Global Biodiversity Information Facility (<https://www.gbif.org>). Se eligió este sistema de base de datos porque alberga la mayor colección de reportes de especies de herbarios y publicaciones científicas (James et al., 2018). Del sistema GBIF se obtuvo una sola base de datos con todas las ocurrencias de los encinos en México, independientemente de la especie a la cual perteneciera cada ocurrencia (ver GBIF.org, 2018). Los registros de los encinos ubicados en jardines botánicos y parques fueron eliminados de la base de datos,

después se construyó un conjunto de datos individual para cada especie de encino. La resolución taxonómica de las bases de datos fue a nivel de especie y se utilizó la lista de encinos mexicanos de Valencia-Avalos (2004) para garantizar la inclusión de los sinónimos, subespecies y variedades para cada especie. Cada conjunto de datos se visualizó en Quantum GIS 2.18 (<https://www.qgis.org>) y se excluyeron los registros que se ubicaron dentro de ciudades, ya que pudieron haber sido subsidiados por el ser humano en lugar de constituir ocurrencias naturales de las especies (Sax et al., 2013; Ramírez-Albores et al., 2016). Finalmente, para evitar sobreajuste en los modelos de hábitat adecuado, se trazó un buffer circular de 1.5 km alrededor de cada punto de ocurrencia y se conservó solo un registro cuando dos o más puntos estuvieron sobrepuestos (Elith et al., 2006)

Variables medioambientales: Los valores actuales y futuros de las variables climáticas asociadas a los puntos de ocurrencia de los encinos se obtuvieron de las capas de WorldClim (<http://worldclim.org>). Estas bases de datos interpolan datos de temperatura y precipitación del periodo de 1950 a 2000, con la finalidad de proporcionar valores actuales de 19 variables bioclimáticas a una resolución espacial de 1 km² por pixel, asimismo WorldClim también proporciona para las mismas variables predicciones futuras de diferentes modelos de cambio climático (Fick y Hijmans, 2017). Para el estudio se seleccionó el modelo de circulación general HadGEM2-ES debido a que presenta desviaciones más bajas en comparación a otros modelos al hacer predicciones climáticas en México (Fernández-Eguiarte et al., 2014). Dado que la intensidad de los cambios climáticos dependerá del forzamiento radiativo que ejerzan las actividades humanas (Cubasch et al., 2013), las distribuciones futuras de los encinos se estimaron utilizando

el escenario de cambio climático más moderado (RCP2.6) y el más extremo (RCP8.5). Asimismo, se ha reportado que la fiabilidad de estas predicciones disminuye a medida que los modelos consideran más tiempo hacia el futuro (Flato et al., 2013), por lo tanto, para el estudio solo se consideraron los escenarios de cambio climático predichos para mediados del siglo XXI (2041-2060).

Las variables bioclimáticas se complementaron con variables topográficas obtenidas al mismo nivel de resolución (1 km² por píxel) de la base de datos del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (<http://www.inegi.org.mx>). Las variables topográficas incluidas fueron la elevación, la inclinación del terreno al sol, la pendiente del terreno y el tipo de suelo. Aunque no se espera que las variables topográficas cambien en el futuro, se consideraron en los procedimientos de modelado porque pueden influir en la distribución de las plantas (Hernández-Quiroz et al., 2018). Por lo tanto, la distribución actual y la futura de los encinos se estimó con los mismos valores de las variables topográficas, mientras que las capas climáticas se modificaron. Sin embargo, debido a que estos modelos sobrestiman la distribución de especies cuando se usan variables redundantes (Beaumont et al., 2005), se comprobó la relación cruzada entre todos los pares de variables dentro del conjunto de datos de cada especie de encino. Para esto, se utilizaron correlaciones de Spearman para buscar coeficientes por encima de 0.70. Cuando se relacionaron varias variables, se conservó aquella variable con coeficientes de correlación más altos en comparación con las demás (Elith et al., 2011).

Modelos de hábitat adecuado y rangos de distribución: Se utilizó MaxEnt 3.4 para modelar la distribución de hábitats adecuados para cada especie de encino. Aunque existen otros programas disponibles, MaxEnt funciona mejor cuando solo se cuenta con

datos de ocurrencias, como en este caso (Elith et al., 2011). Sin embargo, el programa requiere más de 30 datos de ocurrencia disponibles de la especie objetivo para generar modelos robustos (Wisz et al., 2008; Elith et al., 2011), y esta condición solo se cumplió para 59 especies de encinos (Tabla 1). Por lo tanto, todos los análisis que se describen a continuación solo se centraron en estas especies.

Los valores de las variables ambientales actuales se utilizaron como base para modelar la distribución de hábitat adecuado de cada especie de encino. Para esto, se usó el algoritmo de remuestreo Bootstrap de MaxEnt. El procedimiento remuestreó aleatoriamente 100 veces el 75% de los registros incluidos en la base de datos de cada especie (puntos de entrenamiento), mientras que el 25% restante de los registros se utilizaron para evaluar la exactitud del modelo resultante (puntos de prueba). La precisión de los modelos se evaluó con las curvas características operativas del receptor (ROC), que se estiman como la fracción de puntos de prueba correctamente clasificados por el modelo frente a la fracción de puntos de prueba clasificados incorrectamente por el modelo (Elith et al., 2011). Posterior a esto, MaxEnt calcula el área bajo la curva ROC (AUC). Los valores de AUC varían entre 0 y 1, donde valores cercanos a la unidad (1) indican que la distribución de la especie objetivo está fuertemente correlacionada con las variables ambientales utilizadas para calibrar el modelo, mientras que valores inferiores a 0.5 indican que el modelo no tiene poder para diferenciar ocurrencias reales y ocurrencias aleatorias de la especie (Fielding y Bell, 1997).

Una vez calibrados los modelos de hábitat adecuado de las especies de encinos, estos se visualizan como mapas interactivos (resolución=1km² por píxel) que indican la distribución de las probabilidades de ocurrencia de las diferentes especies de encinos en México (ver mapas interactivos S1). Estos mapas se diseñaron utilizando los valores

actuales y futuros de las variables medioambientales como fondo ambiental. Los mapas que indican la distribución futura de las probabilidades de ocurrencia de los encinos se construyeron con las predicciones para mediados del siglo XXI de los escenarios de cambio climático RCP2.6 y RCP8.5. Con estos mapas, se estimó que especies es probable que modifiquen la distribución de sus probabilidades de ocurrencia en el futuro. Para lo anterior, se generaron diez mil coordenadas aleatorias (latitud-longitud) en México y, para cada coordenada, se extrajo la probabilidad de ocurrencia de cada especie de encino para el clima actual y para los escenarios RCP2.6 y RCP8.5. Estos valores se usaron para realizar regresiones lineales simples en las cuales las probabilidades de ocurrencia actuales se usaron como variable predictora, mientras que las probabilidades de ocurrencia estimadas para los escenarios RCP2.6 y RCP8.5 constituyeron la variable de respuesta. En las funciones de regresión, se asume que las especies de encino que tienen valores de intercepto cercano a 0 (cero), así como pendiente cercana a 1 (uno) no cambiarán sustancialmente la distribución de sus probabilidades de ocurrencia. En otras palabras, indicaría que la distribución de sus probabilidades de ocurrencia actual y futura se distribuirán aproximadamente de la misma manera a través del espacio geográfico. Por el contrario, se esperan grandes cambios en la distribución de las probabilidades de ocurrencia para las especies de encinos en las cuales, el valor del intercepto y el de la pendiente de la función de regresión se desvíen significativamente de los valores teóricos antes mencionados. Para evaluar estadísticamente los cambios en la distribución de las probabilidades de ocurrencia, se calculó el intervalo de predicción (95%) a la función de regresión de cada especie de encino y se determinó si el intervalo de predicción contuvo la regresión lineal teórica con $\text{intercepto}=0$ y $\text{pendiente}=1$.

Los mapas de probabilidad de ocurrencia de los encinos también se usaron para estimar diferencia en superficie de cobertura entre los rangos de distribución actual y los futuros. Como los valores de probabilidad de estos mapas varían de 0 a 1, fue necesario definir un criterio para indicar que pixeles tienen alta probabilidad de contener cada especie de encino y, por lo tanto, estimar con mayor precisión su rango de distribución. Para esto, se reclasificaron los pixeles de los mapas generados en el clima actual, en cuartiles de probabilidad (0.00-0.25, 0.25-0.50, 0.50-0.75 y 0.75-1.00). Después a cada mapa se le sobrepusieron los registros de ocurrencias reales de la especie correspondiente y se contabilizó el número de ocurrencias contenidas dentro de cada cuartil. Este procedimiento indicó que todos los encinos tenían la mayor cantidad de ocurrencias (más del 50%) dentro del tercer cuartil. De tal manera que, se estimó la superficie de cobertura de los rangos de distribución actual y futuros a partir de contar el número de pixeles con valores de probabilidad superiores a 0.5 y se calculó la diferencia entre estos valores. Los valores positivos en esta diferencia indicarían que las especies ampliarían sus rangos de distribución en los escenarios de cambio climático, mientras que los valores negativos indicarían que reducirán sus rangos de distribución.

Estimación de la diversidad alfa y beta: Para evaluar los posibles cambios en los valores de diversidad alfa y beta debido al cambio climático, se subdividió la superficie de México en celdas a escala UTM de 27.7 x 32.5 km, lo que resultó en 2,312 celdas. Sobre esa cuadrícula se trazaron los rangos de distribución actual de los encinos (pixeles con valores de probabilidad de ocurrencia superiores a 0.5) para evaluar la identidad de las especies que se localizan dentro de cada celda. El mismo procedimiento se usó para estimar que especies sobrepondrán sus rangos de distribución en cada celda de la

cuadrícula en las condiciones climáticas de los escenarios RCP2.6 y RCP8.5. Esta información se visualiza en tres mapas interactivos uno para clima actual y los dos restantes para los escenarios futuros (ver mapas interactivos S2). La diversidad alfa en cada celda de la cuadrícula se estimó como riqueza de especies (número total de especies, independientemente de su identidad) por ser la medida más intuitiva y simple de la diversidad (Gotelli y Colwell, 2011). Para determinar si el cambio climático podría causar modificaciones significativas en la diversidad alfa de los encinos, se realizó un análisis de regresión simple usando los valores riqueza actual de los encinos de cada celda como variable predictora, y los valores correspondientes riqueza de los mapas de los escenarios de cambio climático (RCP2.6 y RCP8.5) como variable de respuesta. Se descartaron del análisis las celdas que no contuvieron alguna especie en ningún escenario climático. La lógica detrás de estos análisis fue similar a la propuesta en la sección anterior, en donde se evaluó la existencia de diferencias significativas en la distribución de las probabilidades de ocurrencia de los encinos de manera individual. En este caso, no ocurrirían cambios sustanciales en la diversidad alfa si el intervalo de predicción (95%) de la función de regresión contiene la línea teórica con intercepto=0 y pendiente=1, mientras que cambios fuertes sucederían en situaciones inversas.

Para estimar si el cambio climático provocara cambios en la diversidad beta de los encinos (recambio de especies), se calculó el coeficiente de similitud de Jaccard (JC) para cada celda de la cuadrícula, usando la composición de especies actual y las futuras. La métrica se calculó como $JC_i = S_i / (C_i + F_i - S_i)$, donde C_i y F_i son el número total de especies en la i -ésima celda en condiciones climática actuales y futuras, respectivamente, mientras que S_i es el número de especies compartidas entre escenarios

climáticos. Los valores de JC varían de 0 a 1, dos ensamblajes de especies presentan más similitud entre ellos a medida que el JC se aproxima a la unidad (Jost et al., 2011). Usando como referencia la composición de especies actual, los valores de JC se usaron para construir un mapa interactivo que muestra cuales especies podrían extinguirse y cuales podrían añadirse en cada celda (ver mapas interactivos S3). Para evaluar qué tanto la composición futura de las especies podría desviarse de la composición actual, así como cual escenario de cambio climático podría provocar cambios más fuertes en la composición de las especies, se utilizó un análisis de regresión múltiple con variables categóricas. En estos análisis, los valores JC de las celdas de la cuadrícula se usaron como una variable de respuesta continua, los valores actuales de riqueza de los encinos en las respectivas celdas se usaron como otra variable de predictiva continua y los escenarios de cambio climático (RCP2.6 y RCP8.5) fueron incluidos como niveles categóricos de la variable predictora. Si los valores de JC aumentan con la riqueza de especies, entonces se puede proponer que los ensamblajes que actualmente contienen un número elevado de especies de encinos serán menos susceptibles a cambiar su composición específica ante el cambio climático. Por el contrario, si estas relaciones son negativas, entonces se pueden esperar grandes cambios en la composición de las especies de encinos en las celdas que poseen una gran variedad de especies. Si no se presentara ninguna relación, significaría que los cambios en la diversidad beta se pueden presentar independientemente de la riqueza actual del ensamblaje de los encinos. Debido a que no se tenía expectativa *a priori* sobre como esta relación se podrían comportar, se exploraron varias funciones matemáticas para describirla (lineal, potencial, polinómica y asintótica). Se optó por un modelo asintótico ya que presentó un mejor desempeño en

comparación con los modelos alternativos al explicar la varianza de los datos y cumplió con los supuestos de los análisis. El modelo utilizado para la regresión múltiple fue $JC = (b_0 + b_1S + b_2C + b_3SC)/(1 + b_0 + b_1S + b_2C + b_3SC)$ donde S es el valor de la riqueza de especies en el clima actual, C indica el escenario de cambio climático, SC es la interacción entre estos factores, y b_0 , b_1 , b_2 , y b_3 son los parámetros (constantes) que se estimaron con el método de mínimos cuadrados. El resultado de este análisis fue curvo, describiendo la relación entre JC y S para cada nivel de C (Kutner et al., 2005). En este análisis, se descartaron las celdas que no contaban con ninguna especie en ningún escenario climático.

Resultados

Modelos de hábitat adecuado y rangos de distribución: Las 59 especies de encinos incluidas en el estudio requirieron de un conjunto diferente de variables ambientales para calibrar su modelo de hábitat adecuado. El número de variables osciló entre 7 y 13 y la contribución que cada variable tuvo para explicar la distribución de probabilidades de ocurrencia de los encinos en el clima actual difirió entre especies (mapas interactivos S1). Sin embargo, algunas variables bioclimáticas fueron retenidas en más del 80% de los casos, por ejemplo, la temperatura del trimestre más seco del año (en 93.2% de las especies), estacionalidad de la temperatura (en 91.5% de las especies), rango diario promedio de temperatura (en 89.8% de las especies), precipitación del trimestre más húmedo del año (en 88.1% de las especies) y precipitación del trimestre más seco del año (en 84.7% de las especies). Las restantes variables bioclimáticas se conservaron en menos del 70% de los modelos (mapas interactivos S1). A excepción de la elevación, que

siempre se correlaciono con variables bioclimáticas, la exposición del terreno al sol, la inclinación del terreno y el tipo de suelo siempre se incluyeron en la calibración de los modelos (mapas interactivos S1). Los modelos de hábitat adecuado de todas las especies de encinos tuvieron valores de AUC superiores a 0.99, y las variables incluidas en cada modelo explicaron más del 99% de la varianza total (mapas interactivos S1). Estos resultados indican que los modelos de hábitat adecuado predicen con precisión las probabilidades de ocurrencia de los encinos en el clima actual y, por tanto, pueden utilizarse para estimar su distribución en escenarios de cambio climático (RCP2.6 y RCP8.5 en mapas interactivos S1).

Los análisis de regresión utilizados para evaluar las relaciones entre las probabilidades de ocurrencia actual y futura de los encinos indicaron que, para mediados de este siglo, el cambio climático puede alterar la distribución de estos valores en 54 casos, es decir, los intervalos de predicción (95%) de las funciones de regresión no contuvieron la línea teórica con intercepto=cero y pendiente=uno (RCP2.6 y RCP8.5 en mapas interactivos S1). De estas especies, 50 cambiarán significativamente sus probabilidades de ocurrencia en México en los escenarios RCP2.6 y RCP8.5, mientras que cuatro de ellas (*Quercus castanea*, *Quercus emoryi*, *Quercus subspathulata* y *Quercus toumeyi*) cambiarán sus probabilidades de ocurrencia solamente en el escenario RCP8.5 (Tabla 1). Los análisis también indicaron que cinco especies (*Quercus albocincta*, *Quercus chihuahuensis*, *Quercus resinosa*, *Quercus tuberculata* y *Quercus viminea*) no alterarán su probabilidad de ocurrencia bajo ningún escenario de cambio climático (Tabla 1).

Tabla 1. Superficie estimada de cobertura de los rangos de distribución (km²) de las especies de encinos incluidas en el estudio, en el clima actual y bajo los escenarios de cambio climático RCP2.6 y RCP8.5. También se indica el porcentaje de cambio en la superficie de cobertura en cada escenario de cambio climático, donde los valores positivos y negativos indican si se espera que la especie expanda o reduzca su rango de distribución. Un asterisco al lado de estos valores indica que se esperan cambios significativos en la distribución de las probabilidades de ocurrencia de la especie en el escenario de cambio climático correspondiente (detalles de estos análisis, consultar mapas interactivos S1).

Nombre de la especie	Cobertura actual del rango de distribución	Escenario de cambio climático RCP2.6		Escenario de cambio climático RCP8.5	
		Cobertura del rango de distribución	Porcentaje de cambio de la cobertura	Cobertura del rango de distribución	Porcentaje de cambio de la cobertura
<i>Q. acutifolia</i>	71,586	53,970	-24.6%*	42,277	-40.9%*
<i>Q. affinis</i>	28,467	15,656	-45.0%*	9,878	-65.3%*
<i>Q. albocincta</i>	38,286	36,538	-4.6%	33,220	-13.2%
<i>Q. aristata</i>	11,427	3,882	-66.0%*	4,487	-60.7%*
<i>Q. arizonica</i>	44,233	42,096	-4.8%*	22,037	-50.2%*
<i>Q. canbyi</i>	24,959	13,582	-45.6%*	18,352	-26.5%*
<i>Q. candicans</i>	51,311	42,385	-17.4%*	24,301	-52.6%*
<i>Q. castanea</i>	112,006	96,319	-14.0%	60,537	-46.0%*
<i>Q. cedrosensis</i>	8,889	449	-94.9%*	148	-98.3%*
<i>Q. chihuahuensis</i>	91,543	119,619	30.7%	116,973	27.8%
<i>Q. conspersa</i>	72,495	52,650	-27.4%*	41,588	-42.6%*
<i>Q. conzattii</i>	27,575	17,013	-38.3%*	17,896	-35.1%*
<i>Q. crassifolia</i>	99,158	58,653	-40.8%*	30,855	-68.9%*
<i>Q. crassipes</i>	34,801	30,440	-12.5%*	13,457	-61.3%*
<i>Q. depressipes</i>	50,734	24,075	-52.5%*	12,342	-75.7%*
<i>Q. deserticola</i>	59,915	40,844	-31.8%*	18,903	-68.5%*
<i>Q. durifolia</i>	59,174	35,242	-40.4%*	22,267	-62.4%*
<i>Q. eduardii</i>	51,751	19,219	-62.9%*	19,308	-62.7%*
<i>Q. elliptica</i>	65,261	42,801	-34.4%*	24,488	-62.5%*
<i>Q. emoryi</i>	82,595	81,948	< 1.0%	63,071	-23.6%*
<i>Q. frutex</i>	25,018	10,600	-57.6%*	5,519	-77.9%*
<i>Q. gentryi</i>	49,521	16,894	-65.9%*	31,293	-36.8%*
<i>Q. glabrescens</i>	40,594	27,208	-33.0%*	22,508	-44.6%*
<i>Q. glaucenscens</i>	50,242	31,606	-37.1%*	18,511	-63.2%*
<i>Q. glaucoides</i>	74,263	58,489	-21.2%*	63,502	-14.5%*
<i>Q. greggii</i>	11,365	4,551	-60.0%*	4,216	-62.9%*
<i>Q. grisea</i>	63,956	17,694	-72.3%*	9,348	-85.4%*
<i>Q. hypoleucoides</i>	16,753	8,328	-50.3%*	2,069	-87.6%*
<i>Q. intricata</i>	28,738	16,962	-41.0%*	14,010	-51.2%*
<i>Q. jonesii</i>	49,464	32,379	-34.5%*	21,133	-57.3%*
<i>Q. laeta</i>	128,777	79,189	-38.5%*	73,168	-43.2%*
<i>Q. lancifolia</i>	29,063	16,620	-42.8%*	8,224	-71.7%*
<i>Q. laurina</i>	63,337	40,848	-35.5%*	20,196	-68.1%*
<i>Q. magnoliifolia</i>	77,416	57,327	-25.9%*	57,685	-25.5%*
<i>Q. mexicana</i>	47,456	22,789	-52.0%*	16,867	-64.5%*
<i>Q. microphylla</i>	48,792	13,941	-71.4%*	4,189	-91.4%*
<i>Q. oblongifolia</i>	26,805	20,136	-24.9%*	9,465	-64.7%*
<i>Q. obtusata</i>	96,300	69,645	-27.7%*	31,668	-67.1%*
<i>Q. oleoides</i>	27,008	8,841	-67.3%*	7,668	-71.6%*

Continua→

Nombre de la especie	Cobertura actual del rango de distribución	Escenario de cambio climático RCP2.6		Escenario de cambio climático RCP8.5	
		Cobertura del rango de distribución	Porcentaje de cambio de la cobertura	Cobertura del rango de distribución	Porcentaje de cambio de la cobertura
<i>Q. peduncularis</i>	87,250	53,431	-38.8%*	41,323	-52.6%*
<i>Q. peninsularis</i>	3,357	143	-95.7%*	130	-99.6%*
<i>Q. polymorpha</i>	34,073	28,962	-15.0%*	33,635	-1.3%*
<i>Q. potosina</i>	29,686	16,007	-46.1%*	8,616	-71.0%*
<i>Q. pringlei</i>	21,940	11,635	-47.0%*	11,068	-49.6%*
<i>Q. resinosa</i>	65,144	65,271	< 1.0%	72,904	11.9%
<i>Q. rhysophylla</i>	18,006	14,899	-17.3%*	13,189	-26.8%*
<i>Q. rugosa</i>	84,898	58,227	-31.4%*	28,128	-66.9%*
<i>Q. sapotifolia</i>	26,305	18,187	-30.9%*	16,031	-39.1%*
<i>Q. sartorii</i>	29,142	14,396	-50.6%*	10,600	-63.6%*
<i>Q. scytophylla</i>	65,551	48,912	-25.4%*	24,652	-62.4%*
<i>Q. sebifera</i>	34,702	24,635	-29.0%*	29,694	-14.4%*
<i>Q. sideroxylla</i>	53,217	18,295	-65.6%*	6,272	-88.2%*
<i>Q. striatula</i>	14,346	4,166	-71.0%*	1,124	-92.2%*
<i>Q. subspathulata</i>	41,099	45,289	10.2%	32,847	-20.1%*
<i>Q. toumeyi</i>	11,784	20,513	74.1%	9,089	-22.9%*
<i>Q. tuberculata</i>	51,373	64,951	26.4%	61,078	18.9%
<i>Q. urbanii</i>	42,260	24,234	-42.7%*	16,475	-61.0%*
<i>Q. viminea</i>	69,662	84,094	20.7%	78,062	12.1%
<i>Q. xalapensis</i>	31,867	26,033	-18.3%*	19,597	-38.5%*

Los rangos de distribución estimados con pixeles que contienen probabilidades de ocurrencia superiores a 0.5 (capas rojas en mapas interactivos S1) variaron entre 3,357 km² y 128,777 km² en las 59 especies de encinos incluidas en el estudio (Tabla 1). De estas especies, 52 especies perderán hábitat adecuado en el escenario de cambio climático RCP2.6. Las pérdidas de hábitat oscilarán entre 4.6% y 95.7%, dependiendo de la especie de encino (Tabla 1). No obstante, en este escenario de cambio climático es probable que al menos cinco especies de encinos (*Quercus chihuahuensis*, *Quercus subspathulata*, *Quercus toumeyi*, *Quercus tuberculata* y *Quercus viminea*) amplíen sus rangos de distribución entre 10.2% y 74.1%, mientras que los rangos de distribución de dos especies de encinos (*Q. emoryi* y *Q. resinosa*) podrían no verse afectadas por el cambio climático (Tabla 1). La pérdida de hábitat adecuado fue más marcada en el escenario RCP8.5, donde 55 especies de encinos (de las 59 especies) reducirán sus

rangos de distribución (Tabla 1). En este escenario de cambio climático, sin embargo, cuatro especies de encinos (*Quercus resinosa*, *Quercus viminea*, *Quercus tuberculata* y *Quercus chihuahuensis*) se estima expandirán sus rangos de distribución entre 11.9% y 27.8% (Tabla 1). Por lo tanto, los resultados descritos en esta sección indican que el cambio climático tiene potencial de reconfigurar la distribución de los encinos mexicanos en el futuro próximo, causando cambios en su diversidad alfa y beta.

Cambios en la diversidad alfa de los encinos: El mapa de diversidad alfa en condiciones climáticas actuales indicó que 1,620 celdas de las 2,312 de la cuadrícula contienen al menos una especie de encino (Tabla 2, Figura 1). El número de celdas ocupadas por encinos disminuyó a 1,395 en el escenario de cambio climático RCP2.6 y para el escenario climático RCP8.5 el valor fue de 1,371 celdas (Tabla 2, Figura 1). Lo anterior indica que, para mediados del siglo XXI, las especies de encinos se perderán por completo en varios sitios de México, como resultado de la reorganización de sus rangos de distribución.

Tabla 2. Numero de celdas de la diversidad alfa contenidas en cada categoría de riqueza de especies en el clima actual y en los escenarios de cambio climático RCP2.6 y RCP8.5.

Categorías de riqueza de especies	Clima actual	RCP 2.6	RCP 8.5
1-10 especies	967	865	939
11-20 especies	419	375	332
21-30 especies	216	141	94
> 30 especies	18	14	6
Número total de celdas ocupadas por encinos	1620	1395	1371

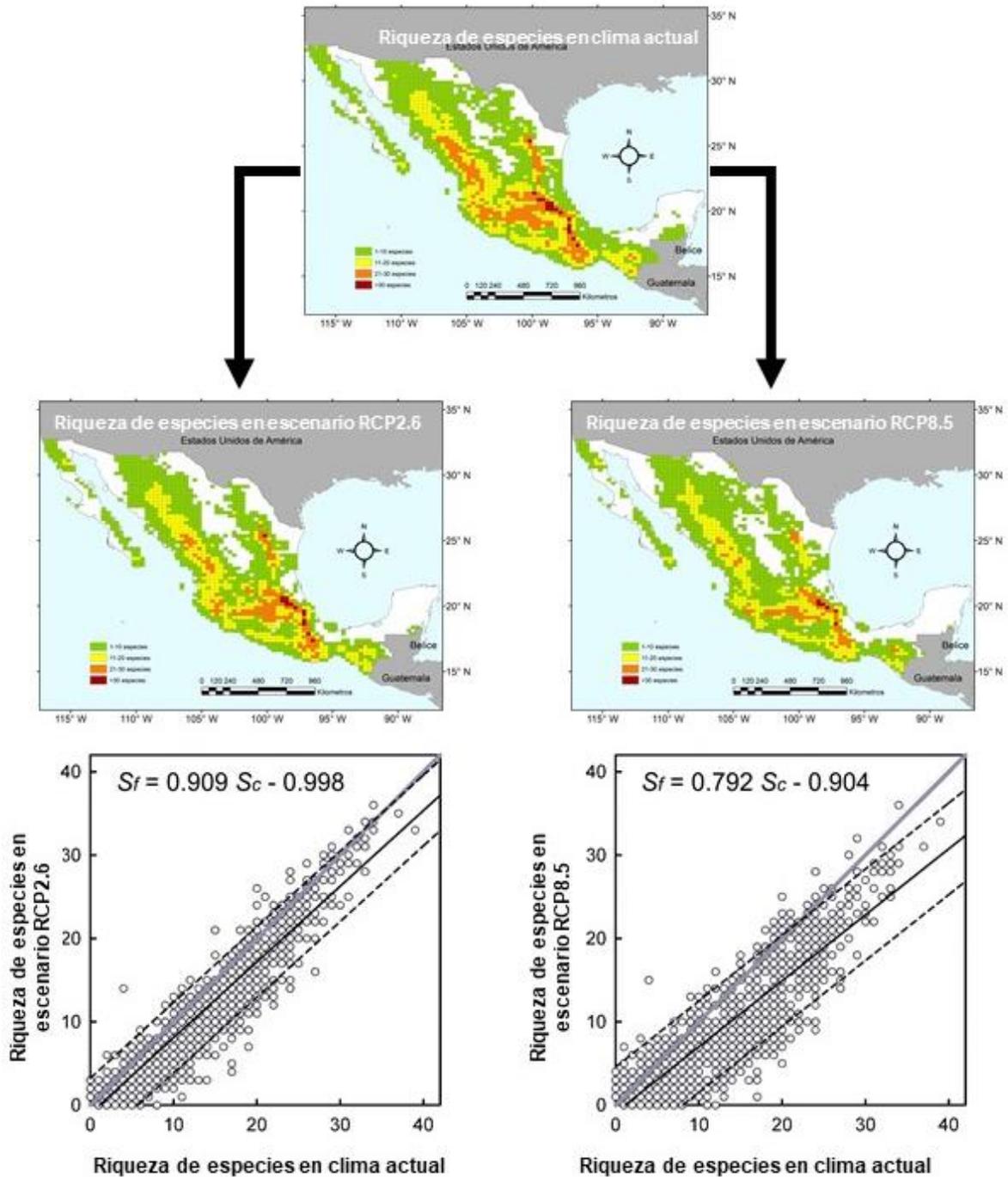


Figura 1. Patrones de diversidad alfa de los encinos en el clima actual y en los escenarios de cambio climático RCP2.6 y RCP8.5. El primer mapa indica el número de especies de encinos que sobreponen sus rangos de distribución en las celdas (27.7×32.5 km) en las que se subdividió la superficie de México. A continuación, se proporcionan los mapas de los escenarios RCP2.6 y RCP8.5, así como las relaciones lineales entre los valores actuales (S_c) y los futuros (S_f) de la diversidad alfa (riqueza de especies). Estos gráficos contienen las funciones de regresión y las líneas empíricas que describen estas relaciones (líneas negras solidas), sus intervalos de predicción al 95% (líneas negras discontinuas) y la curva teórica con intercepto =0 y pendiente =1 (líneas grises continuas).

En los mapas de diversidad alfa, las celdas que contienen especies de encinos se reclasificaron en cuatro categorías de riqueza de especies (1-10 especies, 11-20 especies, 21-30 especies y >30 especies) para simplificar su visualización (Figura 1; información de apoyo interactiva mapas S2). En el clima actual, 18 celdas del mapa estimaron más de 30 especies de encinos. Sin embargo, se predice que esta cantidad de celdas disminuirá a 4 celdas en el escenario de cambio climático RCP2.6, mientras que para el escenario de cambio climático RCP8.5 la disminución será de 12 celdas (Tabla 2, Figura 1). El mismo patrón decreciente se registró para el número de celdas de las otras categorías de riqueza de encinos cuando se compararon los valores de las celdas actuales con los valores futuros de la diversidad alfa (Tabla 2, Figura 1).

La evaluación visual de los posibles cambios en la diversidad alfa de los encinos se corroboró mediante análisis de regresión lineal, estos estuvieron dirigidos a determinar cuánto se desviarán los valores futuros de riqueza de encinos, de los valores actuales (Figura 1). Los análisis indicaron relaciones positivas y significativas entre la riqueza actual de los encinos y la predicha en el escenario RCP2.6 ($F_{(1,1641)} = 20629.914$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.926$), así como para el escenario RCP8.5 ($F_{(1,1659)} = 9437.289$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.850$). No obstante, la línea teórica con intercepto =0 y pendiente =1 estuvo casi totalmente contenida dentro del intervalo de predicción (95%) de la línea ajustada de los valores de riqueza del escenario RCP2.6 (Figura 1). En esta relación, las reducciones sustanciales en la diversidad alfa solo se predijeron en las celdas que actualmente contienen más de 30 especies de encinos, es decir, el intervalo de predicción (95%) sale de la línea teórica después de esa cantidad de especies (Figura 1). Para el escenario de cambio climático RCP8.5 se predijeron cambios más fuertes en la diversidad alfa, ya que

el intervalo de predicción (95%) se desvió de la línea teórica con intercepto =0 y pendiente =1 a partir de las celdas que contienen actualmente 20 especies (Figura 1).

Cambios en la diversidad beta de los encinos: En los mapas de diversidad beta que evalúan los cambios en la composición de las especies, los valores del coeficiente de Similitud de Jaccard (JC) variaron entre 0.0 y 1.0 en las celdas de la cuadrícula. Para simplificar la visualización de la información, las celdas se reclasificaron en cuartiles de acuerdo con el valor de JC (0.000-0.250; 0.251-0.500; 0.501-0.750; y de 0.751-1.000; Figura 2, mapas interactivos S3). El análisis visual de estos mapas indicó que, 310 celdas cambiarán completamente la composición del ensamble de encinos (celdas con $JC = 0.000$) en el escenario RCP2.6, mientras que para el escenario RCP8.5 el valor será de 388 celdas. Por el contrario, mientras que 126 celdas mantendrán la composición del ensamble de encinos en el escenario RCP2.6 (celdas con $JC = 1.000$), en el escenario RCP8.5 el número disminuirá a 66 celdas.

El análisis de regresión no lineal que se empleó para evaluar la relación entre la riqueza actual de los encinos y los valores de JC indicó que, en ambos escenarios de cambio climático, el recambio en la composición de las especies será menos marcado en las celdas que albergan un mayor número de especies de encinos (Figura 2). Sin embargo, este análisis también mostró que los cambios en la composición de los encinos serán más notorios en el escenario RCP8.5 en comparación con el escenario RCP2.6 ($F_{(2,1661)} = 3169.880$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.383$).

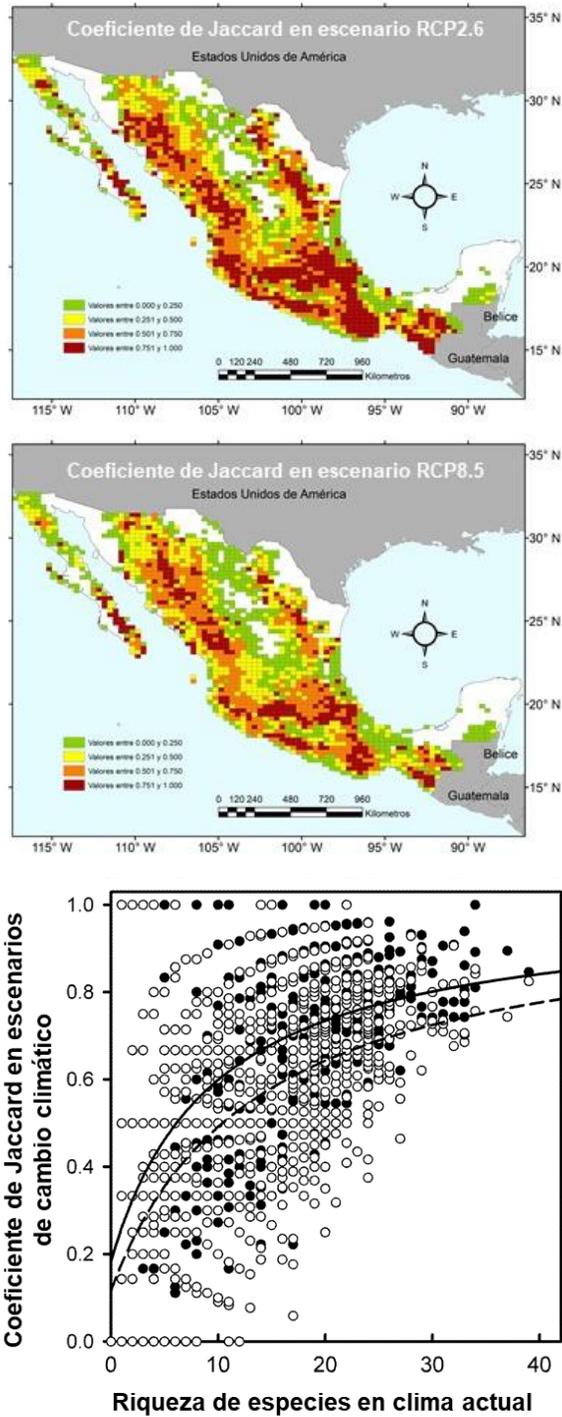


Figura 2. Patrones de la diversidad beta de los encinos en escenarios de cambio climático (RCP2.6 y RCP8.5). Los mapas indican los valores del coeficiente de Jaccard de las diferentes celdas en las que se subdividió la superficie de México. Debajo de los mapas se encuentran los resultados del análisis de regresión múltiple con variables categóricas empleado para comparar los cambios en la diversidad beta entre los escenarios de cambio climático. Este último gráfico contiene las curvas que describen la relación entre la riqueza actual de encinos (S_c) y los valores del coeficiente de Jaccard (J_c) en el escenario RCP2.6 (línea sólida; símbolos negros) y el escenario RCP8.5 (línea discontinua; símbolos blancos).

Discusión

La amplia variabilidad en número y tipo de variables ambientales requeridas para calibrar los modelos de hábitat adecuado de las diferentes especies de encinos sugiere que las especies tienen diferentes requerimientos de nicho para su supervivencia. De hecho, para los encinos que compartieron las mismas variables ambientales, la contribución que tuvo cada variable para explicar la varianza de los modelos difirió entre especies. Esto concuerda con la propuesta general que señala que, incluso dentro del mismo género, la respuesta de las especies de árboles a las variables ambientales a menudo es individualista, debido a que fueron sometidas a diferentes presiones selectivas a lo largo de sus historias evolutivas (Rehfeldt et al., 2008; Thuiller et al., 2011). Por esta razón, se propuso que los análisis dirigidos a evaluar los efectos del cambio climático en la biodiversidad deben llevarse a cabo al nivel taxonómico más bajo posible (idealmente, el nivel de especie), ya que esto evita enmascarar los efectos de las variables ambientales que pueden ocurrir cuando taxones más altos se agrupan (Bakkenes et al., 2002). Basados en este principio metodológico, se construyeron los modelos de hábitat adecuado de alta resolución para 59 especies de encinos mexicanos y se utilizaron para predecir los cambios a nivel de especie de los rangos de distribución en escenarios de cambio climático.

A nivel de especie, los resultados indicaron que el cambio climático alterará la distribución de las probabilidades de ocurrencia del 92% de los encinos incluidos en el estudio, lo que también indica que el 90% de ellos reducirá sus rangos de distribución para mediados del siglo XXI. Esta elevada proporción de especies que se verá afectada por el avance del cambio climático podría vincularse con la marcada preferencia que la mayoría de los encinos mexicanos tiene por los climas templados (Rzedowski, 2006),

donde se prevén los mayores cambios de temperatura y precipitación (Gómez-Mendoza y Arriaga, 2007; Gutiérrez and Trejo, 2014; Villers y Trejo, 2004). En México, la temperatura media en los bosques templados aumentará entre 1.5 y 4.5°C para mediados de este siglo, mientras que se espera que la precipitación disminuya entre un 10% y un 20%, dependiendo del escenario de cambio climático (RCP2.6 o RCP8.5, respectivamente) (Fernández-Eguiarte et al., 2014). Por lo tanto, los modelos de hábitat adecuado sugieren que los cambios ambientales serán lo suficientemente fuertes como para alterar los rangos de distribución de los encinos.

Estudios en climas templados de Europa y Estados Unidos indicaron que los cambios acumulativos que se presentaron durante el siglo pasado en la temperatura y precipitación, están causando la muerte de árboles adultos y reduciendo la cobertura de los bosques, así como desplazamiento a otras latitudes, y también predicen que estos efectos negativos serán más fuertes a futuro (Allen et al., 2010; Clark et al., 2016). Adicionalmente, experimentos recientes en campo en la zona centro de México mostraron que, en condiciones más cálidas y secas, la emergencia y supervivencia de las plántulas de encinos en ecosistemas forestales disminuirá (Badano et al., in press; Pérez-Ruiz et al., 2018). Por lo tanto, las reducciones en los rangos de distribución predichos para la mayoría de las especies de encinos bajo los escenarios de cambio climático podrían deberse a extinciones locales causadas por la muerte de árboles adultos y/o el detenimiento del reclutamiento de plántulas. Sin embargo, independientemente de los procesos demográficos que podrían impulsar estas reducciones en los rangos de distribución de las especies, los resultados indican que ocurrirán cambios en los patrones de diversidad de los encinos.

Los mapas de diversidad alfa construidos mediante la superposición de los rangos de distribución de las especies indicaron que, a mediados de este siglo, la riqueza de encinos disminuirá en todo México. La comparación de los patrones actuales y futuros de la diversidad alfa sugirió que las reducciones en la riqueza de especies serán más graves en el escenario RCP8.5 que en el escenario RCP2.6. Sin embargo, en ambos casos, se predijo que se producirían mayores disminuciones en la riqueza de encinos en regiones que actualmente contienen un número elevado de especies (celdas de los mapas con más de 20 o 30 especies), mientras que las reducciones en la diversidad alfa serán menos marcadas en regiones que contienen pocas especies de encinos (celdas de los mapas con menos de 20 especies). Las pérdidas de encinos que se predicen en las zonas de elevada riqueza sugieren que, es probable que estas zonas contengan especies más susceptibles a las condiciones climáticas cambiantes y, como el funcionamiento del ecosistema está positivamente relacionado con la biodiversidad (Díaz et al., 2006 Mace et al., 2012), esto puede tener implicaciones importantes para el bienestar humano. Los encinos son especies dominantes en los bosques templados de México (Rzedowski, 2006) y aproximadamente una cuarta parte de la población de este país depende actualmente de los bosques de encinos para el suministro de agua dulce (Muñoz-Piña et al., 2008). Por lo tanto, la extinción local de los encinos en áreas de elevada riqueza puede disminuir la calidad y cantidad de los servicios hidrológicos. Sin embargo, como ningún estudio ha evaluado las relaciones entre el funcionamiento de los bosques y la diversidad de árboles en México, se requiere más investigación para determinar cómo los efectos del cambio climático en los encinos pueden transferirse a la provisión de servicios ecosistémicos.

Los mapas de diversidad beta, por otro lado, ilustran los cambios potenciales en la composición de las especies que pueden ocurrir en México frente al cambio climático, en este caso también fueron más fuertes en el escenario RCP8.5. Sin embargo, a la inversa de lo observado para la diversidad alfa, se predijeron cambios mayores en la diversidad beta en regiones que actualmente contienen pocas especies de encinos (celdas de los mapas que contienen menos de 20 especies), mientras que los cambios menores en la composición de las especies se predijeron en áreas de elevada riqueza (celdas de los mapas con menos de 20 especies). Estos patrones de diversidad beta coincidieron entre los escenarios de cambio climático y sugieren que la alta capacidad de resistencia de las áreas de elevada riqueza a los cambios en la composición de las especies puede estar relacionada con el elevado número de especies que contienen. En otras palabras, aunque las áreas de elevada riqueza parecen ser más propensas a extinciones de especies que las regiones de baja riqueza en los escenarios de cambio climático, su elevada riqueza de encinos puede amortiguar la pérdida de especies y, por lo tanto, minimizar sus cambios en la diversidad beta. A la inversa, si solo se pierden unas pocas especies en áreas de baja riqueza, entonces los cambios en la composición de las especies serán más notorios.

Se debe hacer una advertencia importante sobre los mapas de diversidad utilizados en este estudio y es que, tanto para el escenario actual como para los futuros, solo se consideraron las variables climáticas y topográficas como factores determinantes de la distribución de las especies de encinos y sus patrones de diversidad. Por lo tanto, como las interacciones con los competidores, los consumidores, los dispersores y las perturbaciones antrópicas no se tomaron en cuenta en el diseño de los modelos de hábitat adecuado, estos mapas pueden sobreestimar o subestimar la diversidad actual y

futura de los encinos en algunas regiones de México. Varios autores han criticado estas limitaciones de los modelos de hábitat adecuado (Guisan y Thuiller, 2005; Pearson y Dawson, 2003), pero para hacer frente a estas restricciones se requeriría contar con información de alta resolución (1-km² / píxel) sobre los factores bióticos y antropogénicos que podrían afectar la distribución de especies en la región de objetivo (Elith y Leathwick, 2009). Dado que existe un gran retraso en la generación de esta información a escalas biogeográficas, los modelos de distribución de especies basados en variables ambientales físicas (por ejemplo, clima y topografía) son el método más sólido para evaluar los efectos del cambio climático en las especies de plantas en el estado actual del arte (Elith y Leathwick, 2009; Kearney, et al., 2010) y, por este motivo, se utilizaron estos procedimientos para predecir cambios en los patrones de diversidad de los encinos.

En general, estos resultados sugieren que las condiciones climáticas esperadas para mediados del siglo XXI inducirán cambios en la diversidad alfa y beta de los encinos en México, y también sugieren que estos cambios serán impulsados principalmente por las extinciones locales que reducirán los rangos de distribución de la mayoría de las especies. Además, los mapas de diversidad predijeron que el escenario RCP2.6 causaría cambios más leves en la diversidad de los encinos que el escenario RCP8.5, pero la incertidumbre sobre qué escenario climático es más probable que ocurra en el futuro hace que sea difícil predecir lo que sucederá con la diversidad de los encinos. Después del Acuerdo de París en 2015, las partes se comprometieron a mantener el aumento global de la temperatura por debajo de 2°C, en comparación con los tiempos preindustriales. Alcanzar este objetivo requiere cumplir con el escenario RCP2.6 (Richardson et al., 2018). El escenario RCP2.6 se basa en la rápida sustitución de combustibles fósiles por fuentes de energía alternativas y esto, junto con los crecientes esfuerzos para preservar

y recuperar los ecosistemas fijadores de carbono (por ejemplo, los bosques), conducirá a la reducción de las emisiones de gases de efecto invernadero después de 2020 (Cubasch et al., 2013; van Vuuren et al., 2011). Dado que el cambio climático es un fenómeno irreversible (Solomon et al., 2009), los resultados obtenidos indican que este sería el escenario más favorable para los encinos mexicanos, pero en la mayoría de los países, la implementación de políticas dirigidas para cumplir los compromisos del Acuerdo de París se está desarrollando más lentamente de lo esperado (Millar et al., 2017). Por otro lado, el escenario RCP8.5 propone que el desarrollo de tecnologías dirigidas a reemplazar los combustibles fósiles ocurrirá lentamente y, por lo tanto, la creciente demanda energética de la población humana causará emisiones elevadas de gases de efecto invernadero en el corto plazo (Riahi et., 2011). De acuerdo con los resultados de este estudio, el escenario RCP8.5 inducirá severas reducciones en la riqueza de especies y fuertes cambios en la composición de los ensamblajes de encinos de México, pero los esfuerzos globales están enfocados en evitar este escenario climático (Millar et al., 2017). Por lo tanto, aunque no podemos predecir el futuro, parece que los patrones de diversidad de los encinos mexicanos a mediados del siglo XXI estarán en algún lugar entre estos dos escenarios climáticos extremos.

Información complementaria

Capítulo 2: <https://doi.org/10.5281/zenodo.1475171>. Este repositorio contiene los mapas interactivos asociados al artículo “Spatiotemporal shifts in Alpha and Beta diversity on trees due to climate change: the case of Mexican oaks” por N.S. Hernandez-Quiroz y E.I. Badano. Los mapas se proporcionan en formato KMZ para facilitar su visualización en Google Earth (disponible gratuitamente en www.google.com/earth). Cada mapa contiene

diferentes elementos que se pueden visualizar haciendo clic en el cuadro ubicado a su lado.

El primer archivo (interactive map S1-HSM of mexican oaks.kmz) contiene los modelos de hábitat adecuado (la distribución de la probabilidad de ocurrencia) de las 59 especies de encinos mexicanos incluidos en el estudio. En este archivo existe una carpeta con el nombre de cada especie de encino, la cual tiene información sobre: (1) los puntos de ocurrencia utilizados para calibrar el modelo de hábitat adecuado; (2) un mapa que ilustra la distribución de las probabilidades de ocurrencia en el clima actual; (3) un mapa que muestra la distribución de las probabilidades de ocurrencia en el escenario de cambio climático RCP2.6; y (4) un mapa que indica la distribución de las probabilidades de ocurrencia en el escenario climático RCP8.5. El valor de AUC de cada modelo y el porcentaje de variación explicado por las diferentes variables ambientales utilizadas para calibrar el modelo, se pueden visualizar como información complementaria dando clic en el mapa “current” de cada especie de encino. La resolución de los modelos de hábitat adecuado es de 1 km² por pixel. Para simplificar la visualización de las probabilidades de ocurrencia, los mapas se agruparon los pixeles con probabilidades de ocurrencia entre 0.1 y 0.5 (capa amarilla) y los pixeles con probabilidades de ocurrencia por encima de 0.5 (capa roja). Pixeles con probabilidades de ocurrencia por debajo de 0.1 se omitieron debido a que se asumió que estos sitios no son climáticamente adecuados para los encinos. Los pixeles que tenían probabilidades de ocurrencia superiores a 0.5 se utilizaron para estimar los rangos de distribución de las especies. Para cada especie, la relación entre su distribución de probabilidades de ocurrencia natural y la futura en México se puede visualizar dando clic en el mapa “RCP2.6” y en el mapa “RCP8.5”. Los gráficos que se muestran contienen los resultados estadísticos de los análisis de regresión para

cada escenario de cambio climático (RCP2.6 y RCP8.5). Estos gráficos muestran las relaciones empíricas entre las probabilidades de ocurrencia actuales y las futuras, junto con sus intervalos de predicción del 95% (en azul para el RCP2.6; rojo para el RCP8.5). Dentro de cada gráfico la línea negra sólida es la relación teórica con intercepto =0 y pendiente =1 contra la cual se comparó la relación empírica para determinar si la especie de encino cambiara su distribución de probabilidades de ocurrencia bajo el clima de los escenarios RCP2.6 y RCP8.5.

El segundo archivo (interactive map S2-alpha diversity shifts of oaks.kmz) contiene los mapas de diversidad alfa que indican la distribución actual y futura de la riqueza de encinos en México. Para la construcción de estos mapas, la superficie del país se subdividió en 2,312 celdas con escala UTM de 27.7 x 32.5 km y los rangos de distribución de los encinos (píxeles con probabilidades de ocurrencia superiores a 0.5 -capas rojas en los modelos de hábitat adecuado) se superpusieron en la cuadrícula. La riqueza de los encinos en cada celda se estimó contando el número de especies que superpusieron sus rangos de distribución. Para simplificar la visualización de esta información, las celdas de la cuadrícula de los mapas se clasificaron en cuatro categorías de riqueza que aumentan cada diez especies; celdas que contienen entre 1 y 10 especies están en amarillo, celdas que contienen entre 11 y 20 especies están en verde, las celdas que contienen entre 21 y 30 especies están en naranja y las que contienen más de 30 especies están en rojo (verificar la escala de referencia incluida en estos mapas). En el archivo denominado "current climate" se ilustra la distribución de la riqueza de especies en México que resultó de la superposición de los rangos de distribución actuales de los encinos, mientras que los mapas que se nombran como "RCP2.6 climate change scenario" y el "RCP8.5 climate change scenario" son predicciones que muestran como la

riqueza de encinos se podría distribuir en el futuro. En todos los mapas, el número y la identidad de las especies dentro de cada celda de la cuadrícula se puede visualizar haciendo clic en ella. Esta información se muestra como la lista completa de especies, donde los encinos contenidos en cada celda se indican con el símbolo de una cruz (X).

El tercer archivo (interactive map S3-beta diversity shifts of oaks.kmz) contiene los mapas de diversidad beta que muestran los valores del coeficiente de Jaccard que resultaron de la comparación de la composición de especies entre el clima actual y el futuro. Estos mapas también se construyeron utilizando la cuadrícula escala UTM donde las celdas tienen dimensión de 27.7 x 32.5 km (2,312 celdas), los modelos resultantes de los escenarios de cambio climático RCP2.6 y RCP8.5 y la riqueza de encinos estimada con el clima actual. Para simplificar la visualización de esta información, las celdas se clasificaron en cuatro categorías según sus valores de coeficiente de Jaccard; las celdas con valores entre 0.000 y 0.250 están en amarillo; las celdas con valores entre 0.251 y 0.500 están en verde; las celdas con valores entre 0.501 y 0.750 están en naranja y las celdas con valores entre 0.751 y 1.000 están en rojo (verificar la escala de referencia incluida en los mapas) En ambos mapas (RCP2.6 y RCP8.5) el valor de coeficiente de Jaccard calculado para cada celda se puede visualizar haciendo clic en la celda. En esta lista, se indica las especies que están presentes en el clima actual y que se mantendrán (will remain) en los diferentes escenarios de cambio climático (RCP2.6 y RCP8.5) así como que especies se perderán (will be lost) o agregarán (will be added) en cada celda debido a los cambios de los rangos de distribución.

DISCUSIÓN GENERAL

Preservar la biodiversidad de especies es vital para el mantenimiento de los servicios ecosistémicos de los cuales depende el bienestar del ser humano. Ante esta situación, se han propuesto metodologías para estimar la condición actual de la biodiversidad en diferentes regiones del planeta. Estas metodologías han proporcionado información pertinente para diseñar estrategias que coadyuven a conservar la biodiversidad y por ende preservar los servicios ecosistémicos. Sin embargo, estas metodologías no consideran el efecto que el cambio climático podría tener en la diversidad de especies a futuro.

Los resultados que se obtuvieron en esta investigación indicaron que los modelos de hábitat adecuado son una herramienta útil para estimar la diversidad de especies en extensas superficies de terreno. Lo anterior debido a que para el caso de los encinos las probabilidades de ocurrencia más elevadas (>0.5) de los modelos de hábitat adecuado de los encinos albergaron más del 57% de las ocurrencias reales de cada especie de encino, lo que indica buen ajuste en los modelos (Sáenz-Romero et al., 2010). Adicionalmente, en su gran mayoría, los modelos de hábitat adecuado del género (*Quercus*) coincidieron con la ubicación de los climas templados de México, áreas en las cuales se ha reportado de preferencia por los encinos mexicanos (Rzedowski, 2006). Sin embargo, estos resultados se deben tomar con cautela ya que para el diseño de los modelos de hábitat adecuado de los encinos solo se consideraron variables bioclimáticas y topográficas, siendo que existen otros factores que también pueden influir en la presencia de una especie en un determinado lugar (Tang y Beckage, 2010; Amano et al.,

2014), como por ejemplo los factores antropogénicos y los bióticos. Por lo cual se sugiere que, previo a establecer medidas de conservación, se debe realizar monitoreos en campo con el objetivo de corroborar la presencia de encinos.

Estimar la riqueza de especies (diversidad alfa) a partir de la implementación de modelos de hábitat adecuado es una metodología cuestionada debido a que no evalúa de manera consistente el número de especies (Sosa et al., 2018). No obstante, si el objetivo es determinar qué áreas debieran ser consideradas prioritarias para conservación de especies, es importante no limitar las estrategias de conservación únicamente a aquellas zonas donde se ha registrado puntualmente a la especie, ya que se excluirían sitios donde podría encontrarse la especie, pero que no ha sido reportada su presencia por difícil accesibilidad al área o falta de monitoreo (Caley et al., 2014; Hortal et al., 2007). Este aspecto se reduce al utilizar modelos de hábitat adecuado como herramienta para determinar qué zonas deben considerarse prioritarias para conservación, debido a que estos modelos probabilísticos estiman la probabilidad de encontrar a una especie en un determinado espacio geográfico en función de los requerimientos climáticos que tiene la especie para sobrevivir (Elith et al., 2011). Para el caso de los encinos se consideró presente a la especie en probabilidades superiores a 0.5. por lo tanto, la riqueza estimada no se limita solo a las presencias puntuales de las especies, sino que considera todas aquellas regiones en las cuales es más probable encontrar encinos y que por ende deben ser consideradas en estrategias de conservación.

Con relación al cambio climático, esta investigación proporciono una aproximación de la severidad que el cambio climático pudiera tener en la diversidad de los encinos. Los resultados obtenidos indicaron que las modificaciones previstas en las variables

climáticas para mediados del siglo XXI si afectaran la distribución de probabilidades de ocurrencia de los encinos, así como sus patrones de diversidad. Sin embargo, la incidencia dependerá del escenario de cambio climático que se presente (RCP2.6 o RCP8.5), así como también de la localización actual que tienen los encinos, ya que en su mayoría los encinos se ubican en los climas templados (Rzedowski, 2006), donde se prevén los mayores cambios de temperatura y precipitación (Gómez-Mendoza y Arriaga, 2007; Gutiérrez y Trejo, 2014; Villers y Trejo, 2004). Los patrones de diversidad indicaron que la riqueza de encinos (diversidad alfa) disminuirá de manera general en ambos escenarios (RCP2.6 y RCP8.5). No obstante, será más notable en las regiones que actualmente estiman más de 30 especies en el escenario RCP2.6 y más de 20 en el escenario RCP8.5. Lo anterior sugiere que es probable que en estas regiones se encuentren distribuidas especies con alta vulnerabilidad a modificaciones climáticas. Por otro lado, los resultados de la diversidad beta indicaron que en ambos escenarios (RCP2.6 y RCP8.5) los cambios en la composición de especies serán menos marcados en las regiones con elevado número de especies. Por lo tanto, se propone que a pesar de que estas regiones son propensas a extinción de especies debido de su vulnerabilidad, su amplia riqueza podría amortiguar la disminución de especies y así, minimizar los cambios en la composición de especies.

Es importante recordar que estos resultados solo consideraron variables climáticas y topográficas por lo que es probable que los mapas puedan sobreestimar o subestimar la diversidad actual y futura de los encinos en algunos sitios de México. Sin embargo, los modelos de respuesta de las especies al cambio climático pueden ser informativos y útiles para indicar el rango plausible y las probabilidades relativas de resultados potenciales (Brooks y Newbold, 2013).

En términos globales se puede concluir que los modelos de hábitat adecuado representan una herramienta útil para determinar la riqueza de especies en extensas regiones geográficas. Asimismo, estos modelos permiten identificar si las áreas naturales protegidas resguardan la diversidad de especies dentro de una región determinada. Considerando los dos puntos anteriores, se puede sustentar la toma de decisiones para conservación de la biodiversidad. Adicionalmente debido a que las estrategias de conservación deben expandir su planeación hacia el futuro, el implementar modelos de cambio climático para estimar modificaciones en los patrones de diversidad permite identificar zonas vulnerables en las cuales deben enfocarse esfuerzos para conservar la biodiversidad.

Para el caso de los encinos mexicanos el panorama no es muy alentador ya que actualmente existen regiones de alta diversidad que no se encuentran bajo algún estatus de protección. Conjuntamente, los modelos de cambio climáticos utilizados en esta metodología predicen cambios significativos en sus patrones de diversidad incluso con el modelo más conservador. Por lo tanto, es primordial establecer medidas que coadyuden a conservar los encinos mexicanos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J., Allard G., Running S.W., Semerci A., Cobb N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660-684.
- Alvarez-Zuñiga E., A. Sanchez-Gonzalez and S. Valencia-Avalos. 2010. Los encinos del Parque Nacional Los Marmoles, Hidalgo, Mexico. *Maderas y Bosques*. 16(4): 55-66.
- Amano T., Freckleton R.P., Queenborough S. A., Doxford S. W., Smithers R. J., Sparks T. H., Sutherland W. J. (2014). Links between plant species' spatial and temporal responses to warming climate. *Proceedings of The Royal Society B*. 281:20133017.
- Arriola-Padilla V.J., Estrada-Martínez E., Ortega-Rubio A., Pérez-Miranda R., Gijón-Hernández A.R. (2014). Deterioro en áreas naturales protegidas del centro de México y del Eje Neovolcánico Transversal. *Investigación y Ciencia* 22:37-49.
- Avendaño S., M.C. Sánchez. 1999. *Especies de Uso Energético en México. Textos Universitarios*. Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México. 55 pp.
- Badano E.I, Guerra-Coss F.A., Gelviz-Gelvez S.M., Flores J., Delgado-Sánchez P. (in press). Functional responses of recently emerged seedlings of an endemic Mexican oak (*Quercus eduardii*) under climate change conditions. *Botanical Sciences*.
- Bakkenes M., Alkemade R.M., Ihle R., Leemans R., Latour J.B. (2002). Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology*, 8(4), 390-407.
- Balvanera P., Siddique I., Dee L., Paquette A., Isbell F., Gonzalez A., Byrnes J., O'Connor M. I., Hungate B. A., Griffin J. N. (2014). Linking biodiversity and ecosystem services: Current uncertainties and the necessary next steps. *BioScience*, 64:1 49-57.
- Beaumont L.J., Hughes L., Poulsen M. (2005). Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling*, 186(2), 250-269.
- Bellard C., Leclerc C., Leroy B., Bakkenes., Veloz S., Thuiller W., Courchamp F. (2014). Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1376-1386.
- Berry P.M., Dawson T.P., Harrison P.A., Pearson R.G. (2002). Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. *Global Ecology and Biogeography*, 11(6), 453-462.

- Brooks W. R., Newbold S. C. (2013). Ecosystem damages in integrated assessment models of climate change. NCEE Working Paper Series 201302, National Center for Environmental Economics, U.S. Environmental Protection Agency. Pp. 44.
- Caley M.J., Fisher R., Mengersen K. (2014). Global species richness estimates have not converged. *Trends in Ecology and Evolution*, 29:187–188. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.002>
- Canham C.D., Murphy L. (2016). The demography of tree species response to climate: seedling recruitment and survival. *Ecosphere*, 7(8): e01424.
- Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A et al (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Carotenuto F., Di Febbraro M., Melchionna M., Castiglione S., Saggese F., Serio C., Mondanaro A., Passaro F., Loy A., Raia P. (2016). The influence of climate on species distribution over time and space during the late Quaternary. *Quaternary Science Reviews* 149, 88-199.
- Carrillo-Ángeles I.G., Suzán-Azpiri H., Mandujano M.C., Golubov J., Martínez-Ávalos J.G. (2016). Niche breadth and the implications of climate change in the conservation of the genus *Astrophytum* (Cactaceae). *Journal of Arid Environments*, 124, 310-317.
- Clark J.S., Iverson L., Woodall C.W., Allen C.D., Bell D.M., Bragg D.C., D’Amato A.W., Davis F.W., Hersh M.H., Ibanez I., Jackson S.T., Matthews S., Pederson N., Peters M., Schwartz M.W., Waring K.M., Zimmermann N.E. (2016). The impacts of increasing drought on forest dynamics, structure, and biodiversity in the United States. *Global Change Biology*, 22(7), 2329-52.
- Comes H.P., Kadereit J.W. (1998). The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science*, 3(11), 1360-1385.
- Cruz-Cárdenas G., López-Mata L., Villaseñor J.L., Ortiz E. (2014). Potential species distribution modeling and the use of principal component analysis as predictor variables. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85:189–199. <https://doi.org/10.7550/rmb.36723>
- Cubasch U., Wuebbles D., Chen D., Facchini M.C., Frame D., Mahowald N., Winther J. G. (2013). Introduction. In: T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex & P.M. Midgley (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis* (pp. 119-158). Cambridge: Cambridge University Press.
- Curtis H., Barnes S.N., Schnek A., Massarini A. (2008). *Biología*. 7a Edición. Editorial Medica Panamericana. Madrid, España. 1160 p.
- De Vos J.M., Joppa L.N., Gittleman J.L., Stephens P.R., Pimm S.L. (2015). Estimating the normal background rate of species extinction. *Conservation Biology*, 29:452–462. <https://doi.org/10.1111/cobi.12380>
- Díaz S., Fargione J., Chapin III F.S., Tilman D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *Plos Biology*, 4(8), e277.

- Dynesius M., Jansson R. (2000). Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 97(16), 9115-9120.
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R.J., Huettmann F., Leathwick J.R., Lehmann A., Li J., Lohmann L.G., Loiselle B.A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J.M., Peterson A.T., Phillips J., Richardson K., Scachetti-Pereira R., Schapire R.E., Soberón J., Williams S., Wisz M.S., Zimmermann N.E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), 129-151.
- Elith J., Leathwick J.R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40, 677-697.
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E., Yates C.J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43-57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Felger R., M. Johnson, M. Wilson. 2001. *The trees of Sonora, Mexico*. Oxford University Press, New York, NY. 391 p.
- Fernández-Eguiarte, A., Romero-Centeno R., Zavala-Hidalgo J., Kucieńska B. (2014). *Atlas Climático Digital de México y Áreas Adyacentes, Vol. 2*. Mexico City: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Fick S.E., Hijmans R.J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302-4315.
- Fielding A.H., Bell J.F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24(1), 38-49.
- Flato G., Marotzke J., Abiodun B., Braconnot P., Chou S.C., Collins W., Cox P., Driouech F., Emori S., Eyring V., Forest C., Gleckler P., Guiyardi E., Jakob C., Kattsov V., Reason C., Rummukainen M. (2013). Evaluation of climate models. In: T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex & P.M. Midgley (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis* (pp. 741-866). Cambridge: Cambridge University Press.
- García-Coll I., Matínez A.A., Ramírez A., Niño-Cruz A., Rivas A.J., Domínguez L. (2004). La relación agua-bosque: delimitación de zonas prioritarias para pago de servicios ambientales hidrológicos en la cuenca del río Gavilanes, Coatepec, Veracruz. In: Cotler H (ed) *El manejo integral de cuencas en México: estudios y reflexiones para orientar la política ambiental*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Mexico City, pp 99–114.
- GBIF.org (2018). Occurrence Download, 16th August 2018, <https://doi.org/10.15468/dl.p6wxdl>
- Gomez-Mendoza L., Arriaga L. (2007). Modeling the effect of climate change on the distribution of oak and pine species of Mexico. *Conservation Biology*, 21(6), 1545-1555.

- Gotelli N.J., Colwell R.K. (2011). Estimating species richness. In: A.E. Magurran & B.J. McGill (Eds.), *Biological diversity* (pp. 39-54). New York: Oxford University Press.
- Guisan A., Thuiller W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8(9), 993-1009.
- Gutiérrez E., Trejo I. (2014). Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas del bosque templado de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(1), 179-188.
- Hassan R., Scholes R., Ash N. (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends, Volume 1. Findings of the Condition and Trends Working Group of the Millennium Ecosystem Assessment. Millennium Ecosystem Assessment Series, 1.* Island Press: Washington. ISBN 1-55963-227-5. 917 pp.
- Hernández-Quiroz N.S., Badano E.I., Barragán-Torres F., Flores J., Pinedo-Álvarez C. (2018). Habitat suitability models to make conservation decisions based on areas of high species richness and endemism. *Biodiversity and Conservation*, 27(12), 3185-3200.
- Hipp A.L., Manos P.S., González-Rodríguez A., Hahn M., Kaproth M., McVay J.D., Valencia-Avalos S., Cavender-Bares J. (2017). Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytologist* 217:439–452. <https://doi.org/10.1111/nph.14773>
- Hirzel A.H., Le Lay G. (2008). Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45:1372–1381. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01524.x>
- Hortal J., Lobo J.M., Jiménez-Valverde A. (2007). Limitations of biodiversity databases: case study on seed-plant diversity in Tenerife, Canary Islands. *Conservation Biology*, 21:853–63. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00686.x>
- Hurlbert A.H., Jetz W. (2007). Species richness, hotspots, and the scale dependence of range maps in ecology and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104:13384-13389. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704469104>
- Hurlbert A.H., White E.P. (2005). Disparity between range map- and survey-based analyses of species richness: patterns, processes and implications. *Ecology Letters*, 8:319–327. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00726.x>
- Ibáñez I., Clark J.S., LaDeau S., Lambers J.R.H. (2007). Exploiting temporal variability to understand tree recruitment response to climate change. *Ecological Monographs*, 77(2), 163-177.
- James S.A., Soltis P.S., Belbin L., Chapman A.D., Nelson G., Paul D.L., Collins M. (2018). Herbarium data: global biodiversity and societal botanical needs for novel research. *Applications in Plant Sciences*, 6(2): e1024.
- Jenkins C.N., Van Houtan K.S., Pimm S.L., Sexton J.O. (2015). US protected lands mismatch biodiversity priorities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112:5081–5086. <https://doi.org/10.1073/pnas.1418034112>

- Jiménez S.C.L., Sosa R.J., Cortes-Calva P., Solís C.A.B., Iñiguez D.L.I., Ortega-Rubio A. (2014). México país megadiverso y la relevancia de las áreas naturales protegidas. *Investigacion y Ciencia de la Universidad Autónoma de Aguascalientes*. 60, 16-22.
- Jost L., Chao A., Chazdon R.L. (2011). Compositional similarity and β (beta) diversity. In: A.E. Magurran & B.J. McGill (Eds.), *Biological diversity* (pp. 66-84). New York: Oxford University Press.
- Kearney M.R., Wintle B.A., Porter W.P. (2010). Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. *Conservation Letters*, 3(3), 203-213.
- Kelly A.E., Goulden M.L. (2008). Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(33), 11823-11826.
- Kerr J.T. (1997). Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation. *Conservation Biology*, 11:1094–1100. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.96089.x>
- Koleff P., Soberón J., Smith A. (2004). Madrean pine-oak woodlands. In: R.A. Mittermeier, P. Robles-Gil, M. Hoffmann, J. Pilgrim, T. Brooks, C.G. Mittermeier, J. Lamoreux & G.A.B. da Fonseca (Eds.), *Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions* (pp. 122-129). Mexico: Conservation International.
- Koleff P., Tambutti M., March I.J. et al (2009) Identificación de prioridades y análisis de vacíos y omisiones de conservación de la biodiversidad de México. In: Sarukhán J, Dirzo R, González R, March IJ (eds) *Capital natural de México*, vol II. Estado de conservación y tendencias de cambio. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México City, pp 651–718.
- Kutner M.H., Nachtsheim C.J., Neter J, Li W. (2005). *Applied Linear Statistical Models*, 5th ed. Boston: McGraw-Hill/Irwin.
- Larsen B.B., Miller E.C., Rhodes M.K., Wiens J.J. (2017). Inordinate fondness multiplied and redistributed: the number of species on earth and the new pie of life. *The Quarterly Review of Biology*, 92:3, 229-265.
- Losos J.B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11:995–1003. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x>
- Luna-José A.L., Montalvo-Espinosa L., Rendón-Aguilar B. (2003). Los usos no leñosos de los encinos en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 72, 107-117.
- Mace G.M., Norris K., Fitter A.H. (2012). Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends of Ecology and Evolution*, 27:9–26. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.006>.

- Magurran A.E. (2011). Measuring biological diversity in time (and space). In: A.E. Magurran & B.J. McGill (Eds.), *Biological Diversity* (pp. 85-96). New York: Oxford University Press.
- Manos P.S., Stanford A.M. (2001). The historical biogeography of Fagaceae: tracking the tertiary of temperate and subtropical forests of the Northern Hemisphere. *International Journal of Plant Sciences*, 162(S6), S77-S93.
- Martínez M. (1981) *Los encinos de México*. Comisión Forestal del Estado de Michoacán, Morelia.
- Martínez-Pastur G., Peri P.L., Soler R.M., Schindler S., Lencinas M.V. (2016). Biodiversity potential of Nothofagus forests in Tierra del Fuego (Argentina): tool proposal for regional conservation planning. *Biodiversity and Conservation*, 25:1843–1862. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1162-2>
- Miguel-Talonia C., Téllez-Valdés O., Murguía-Romero M. (2014). Las cactáceas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México: estimación de la calidad del muestreo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85:436–444. <https://doi.org/10.7550/rmb.31390>
- Millar R.J., Fuglestedt J.S., Friedlingstein P., Rogelj J., Grubb M.J., Matthews H.D., Skeie R.B., Forster P.M., Frame D.J., Allen M.R. (2017). Emission budgets and pathways consistent with limiting warming to 1.5 °C. *Nature Geoscience*, 10(10), 741-747.
- Mokany K., Westcott D.A., Prasad S., Ford A.J., Metcalfe D.J. (2014). Identifying priority areas for conservation and management in diverse tropical forests. *PLoS ONE* 9: e89084. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089084>
- Muñoz-Piña C., Guevara A., Torres J.M., Braña J. (2008). Paying for the hydrological services of Mexico's forests: analysis, negotiations and results. *Ecological Economics*, 65(4), 725-736.
- Myhre G., Shindell D., Bréon F.-M., Collins W., Fuglestedt J., Huang J., Koch D., Lamarque J.-F., Lee D., Mendoza B., Nakajima T., Robock A., Stephens G., Takemura T., Zhang H. (2013). Anthropogenic and natural radiative forcing. In: T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex & P.M. Midgley (Eds.), *Climate change 2013: The Physical Science Basis* (pp. 659-740). Cambridge: Cambridge University Press.
- Nixon K.C. (2006). Global and neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. In: M. Kappelle (Ed), *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests* (pp. 3-13). Berlin: Springer-Verlag.
- NOM-059-SEMARNAT (2010) Norma Oficial Mexicana-Protección Ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, México City
- Orme C.D.L., Davies R.G., Burgess M. et al (2005). Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* 436:1016–1019. <https://doi.org/10.1038/nature03850>

- Osborne T., Shapiro-Garza E. (2017). Embedding carbon markets: complicating commodification of ecosystem services in Mexico's forests. *Annals of the American Association of Geographers*, 108(1), 88-105.
- Pearson R.G., Dawson T.P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12(5), 361-371.
- Pérez-Ruiz C.L., Badano E.I., Rodas-Ortiz J.P., Delgado-Sánchez P., Flores J., Douterlungne D., Flores-Cano J.A. (2018). Climate change in forest ecosystems: a field experiment addressing the effects of raising temperature and reduced rainfall on early life cycle stages of oaks. *Acta Oecologica*, 92, 35-43.
- Peterson A.T., Egbert S.L., Sánchez-Cordero V., Price K.P. (2000). Geographic analysis of conservation priority: endemic birds and mammals in Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 93:85–94. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00074-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00074-9)
- Peterson A.T., Navarro-Sigüenza A.G. (1999). Alternate species concepts as bases for determining priority conservation areas. *Conservation Biology* 13:427–431. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.01300.2427.x>
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190:231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Pimm S. L., Jenkins C. N., Abell R., Brooks T. M., Gittleman J. L., Joppa L. N., Raven P. H., Roberts C. M., Sexton J. O. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 344 (6187).
- Ramírez-Albores J.E., Bustamante R.O., Badano E.I. (2016). Improved predictions of the geographic distribution of invasive plants using climatic niche models. *Plos One*, 11(5), e0156029.
- Ramos-Palacios C.R., Badano E.I., Flores J., Flores-Cano J.A., Flores-Flores J.L. (2014). Distribution patterns of acorns after primary dispersion in a fragmented oak forest and their consequences on predators and dispersers. *European Journal of Forest Research*, 133:391–404. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0771-5>
- Rehfeldt G.E., Ferguson D.E., Crookston N.L. (2008). Quantifying the abundance of co-occurring conifers along Inland Northwest (USA) climate gradients. *Ecology*, 89(8), 2127-2139.
- Remya K., Ramachandran A., Jayakumar S. (2015). Predicting the current and future suitable habitat distribution of *Myristica dactyloides* Gaertn. using MaxEnt model in the Eastern Ghats, India. *Ecological Engineering*, 82, 184-188.
- Riahi K., Rao S., Krey V., Cho C., Chirkov V., Fischer G., Kindermann G., Nakicenovic N., Rafaj P. (2011). RCP 8.5 - A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Climatic Change*, 109(1-2), 33-57.
- Richardson M., Cowtan K., Millar R.J. (2018). Global temperature definition affects achievement of long-term climate goals. *Environmental Research Letters*, 13, 054004.

- Ricker M., Ramírez-Krauss I., Ibarra-Manríquez G., Martínez E., Ramos C.H., González-Medellín G., Gómez-Rodríguez G., Palacio-Prieto J.L., Hernández H.M. (2007). Optimizing conservation of forest diversity: a country-wide approach in Mexico. *Plant Conservation and Biodiversity*, 16:1927–1957. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6444-9_23
- Romero-Rangel S., Rojas-Zenteno E.C., Rubio-Licona L.E. (2015). Encinos de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla.
- Rosete-Vergés F.A., Pérez-Damián J.L., Villalobos-Delgado M., Navarro-Salas E.N., Salinas-Chávez E., Remond-Noa R. (2014). El avance de la deforestación en México 1976–2007. *Madera y Bosques* 20:21–35.
- Rzedowski J (1978) *Vegetación de México*, 2nd edn. Editorial Limusa, Mexico City.
- Rzedowski J. (2006). *Vegetación de México*. Mexico City: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Saenz-Romero C., Rehfeldt G. E., Crookston N. L., Duval P., St-Amant R., Beaulieu J., Richardson B. A. (2010). Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic change*, 102, 595-623.
- Sarukan J., Koleff P., Carabias J., Soberón J., Dirzo R., Llorente-Bousquets J., Halffter G., Gonzalez R., March I., Mohar A., Anta S., De la Maza J. (2009). Capital natural de México. Síntesis. Conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Sax D.F., Early R., Bellemare J. (2013). Niche syndromes, species extinction risks, and management under climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(9) 517-523.
- Seddon N., Mace G.M., Naeem S., Tobias J.A., Pigot A.L., Cavanagh R., Mouillot D., Vause J., Walpole M. (2016). Biodiversity in the anthropocene: prospects and policy. *Proc. R. Soc. B.* 283: 20162094. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.2094>
- Solomon S., Plattner G., Knutti R., Friedlingstein P. (2009). Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106(6), 1704-1709.
- Sosa V., De-Nova J. A., Vasquez-Cruz M. (2018). Evolutionary history of the flora of Mexico: Dry forests cradles and museums of endemism. *Journal of systematics and evolution*. <https://doi:10.1111/jse.12416>
- Steele M.A., Smallwood P.D. (2002). Acorn dispersal by birds and mammals. In: McShea WJ, Healy WM (eds) *Oak forest ecosystems: ecology and management for wildlife*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp 182–195.
- Stocker T.F., Qin D., Plattner G.-K., Alexander L.V., Allen S.K., Bindoff N.L., Bréon F.-M., Church J.A., Cubasch U., Emori S., Forster P., Friedlingstein P., Gillett N., Gregory J.M., Hartmann D.L., Jansen E., Kirtman B., Knutti R., Krishna Kumar K., Lemke P., Marotzke J., Masson-Delmotte V., Meehl G.A., Mokhov I.I., Piao S., Ramaswamy

- V., Randall D., Rhein M., Rojas M., Sabine C., Shindell D., Talley L.D., Vaughan D.G., y Xie S.-P. (2013). Technical summary. In *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Doschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, and P.M. Midgley, Eds. Cambridge University Press, pp. 33-115, doi:10.1017/CBO9781107415324.005.
- Tang G. y Beckage B. (2010). Projecting the distribution of forests in New England in response to climate change. *Diversity and Distributions*, 16, 144-158.
- Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., Erasmus B.F.N., Ferrreira de Siqueira M., Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., Van Jaarsveld A.S., Midgley G.F., Miles L., Ortega-Huerta M.A., Peterson A.T., Phillips O.L., Williams S.E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970), 145-148.
- Thuiller W., Lavergne S., Roquet C., Boulangeat I., Lafourcade., Araújo M.B. (2011). Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature*, 470(7335), 531-534.
- Thuiller W., Lavorel S., Araújo M.B., Sykes M.T., Prentice I.C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 102(23), 8245-8250.
- Toledo V.M. (2005) Repensar la conservación: ¿Áreas naturales protegidas o estrategia bioregional? *Gaceta Ecológica*, 77:67–83
- Torres-Miranda A., Luna-Vega I., Oyama K. (2011). Conservation biogeography of red oaks (*Quercus*, Section *Lobatae*) in México and Central América. *American Journal of Botany*, 98:290–305. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000218>
- Turnbull L.A., Isbell F., Purves D.W., Loreau M., Hector A. (2016). Understanding the value of plant diversity for ecosystem functioning through niche theory. *Proc. R. Soc. B*. 283:20160536. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.0536>.
- Valencia-Avalos S. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 75, 33-53.
- van Vuuren D.P., Edmonds J., Kainuma M., Riahi K., Thomson A., Hibbard K., Hurtt G.C., Kram T., Krey V., Lamarque J., Masui T., Meinshausen M., Nakicenovic N. (2011). The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change*, 109(1), 5-31.
- Villers L., Trejo I. (2004). Evaluación de la vulnerabilidad en los ecosistemas forestales. In: J. Martinez, A.F. Bremauntz (Eds.), *Cambio Climático: Una Visión desde México*. Mexico City: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62:2868–2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>

- Whittaker R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2), 213-251.
- Wisn M.S., Hijmans R.J., Li J., Peterson A.T., Graham C.H., Guisan A. (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14(5), 763-773.
- Zavala-Chávez F. (1989) Identificación de encinos de México. Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco.