

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

L. Guevara<sup>1,2,\*</sup>, L. León-Paniagua<sup>1</sup>, J. Ríos<sup>2</sup>, R.P. Anderson<sup>2,3,4</sup>

(1) Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 04510, México.

(2) Department of Biology, City College of New York, City University of New York, New York, NY 10031, USA.

(3) Program in Biology, Graduate Center, City University of New York, New York, NY 10016, USA.

(4) Division of Vertebrate Zoology (Mammalogy), American Museum of Natural History, New York, NY 10024, USA.

\* Autor de correspondencia: L. Guevara [[llg@st.ib.unam.mx](mailto:llg@st.ib.unam.mx)]

> Recibido el 15 de mayo de 2017 - Aceptado el 21 de noviembre de 2017

**Guevara, L., León-Paniagua, L., Ríos, J., Anderson, R. P. 2018. Variación entre Modelos de Circulación Global para reconstrucciones de distribuciones geográficas del Último Máximo Glacial: relevancia para la filogeografía. *Ecosistemas* 27(1): 62-76. Doi.: 10.7818/ECOS.1443**

La reconstrucción de distribuciones geográficas durante el Último Máximo Glacial (UMG) es una práctica cada vez más común en estudios filogeográficos. Permite inferir áreas de estabilidad a lo largo del tiempo (refugios potenciales) y otras de expansión postglacial, hipótesis que pueden ser puestas a prueba por patrones de variación genética. Usualmente, los investigadores estiman más de una paleodistribución al transferir el modelo de nicho ecológico usando la salida de diferentes Modelos de Circulación Global (MCG, que estiman el clima). Aquí nos enfocamos en la variación entre paleodistribuciones reconstruidas para el UMG, que podría deberse a dos razones estrechamente relacionadas: (1) el uso de diferentes MCG para transferir un modelo de nicho ecológico y (2) el grado de extrapolación que sería necesario (dependiendo del MCG) para predecir en condiciones climáticas más extremas que las existentes en el presente (condiciones no-análogas). Primero, cuantificamos las diferencias de dos MCG (CCSM4 y MIROC-ESM) comúnmente usados para transferir los modelos de nicho hacia el clima del UMG (en tres regiones ampliamente estudiadas en la filogeografía). Segundo, investigamos si estas diferencias en los MCG causaron variación en paleodistribuciones reportadas en los 31 estudios filogeográficos encontrados para estas regiones. Los dos MCG examinados mostraron diferencias significativas para casi todas las variables en las tres áreas de estudio. Importantly, las diferencias entre los dos MCG se manifestaron de manera diferente en cada área de estudio. Estas diferencias condujeron a discrepancias notorias en las paleoreconstrucciones reportadas por los artículos que usaron ambos MCG. A pesar de la importancia de detectar condiciones no-análogas y decidir la manera de extrapolar en aquellas condiciones (y sus efectos sobre los resultados e inferencias), ninguno de los estudios examinados consideró estos factores. El presente trabajo ilustra el valor de conocer la variación de los MCG en cada área de estudio para crear paleoreconstrucciones (basados en modelos de nicho) que deban ser puestas a prueba con información adicional, como datos genéticos y paleoecológicos.

**Palabras clave:** cambio climático; condiciones no-análogas; extrapolación; modelos de nicho ecológico; paleoecología; truncamiento de nicho

**Guevara, L., León-Paniagua, L., Ríos, J., Anderson, R. P. 2018. Variation among Global Circulation Models for reconstructions of geographic distributions at the Last Glacial Maximum: relevance for phylogeography. *Ecosistemas* 27(1): 62-76. Doi.: 10.7818/ECOS.1443**

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

**Key words:** climate change; ecological niche models; extrapolation; niche truncation; non-analog conditions; paleoecology

## Introducción

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

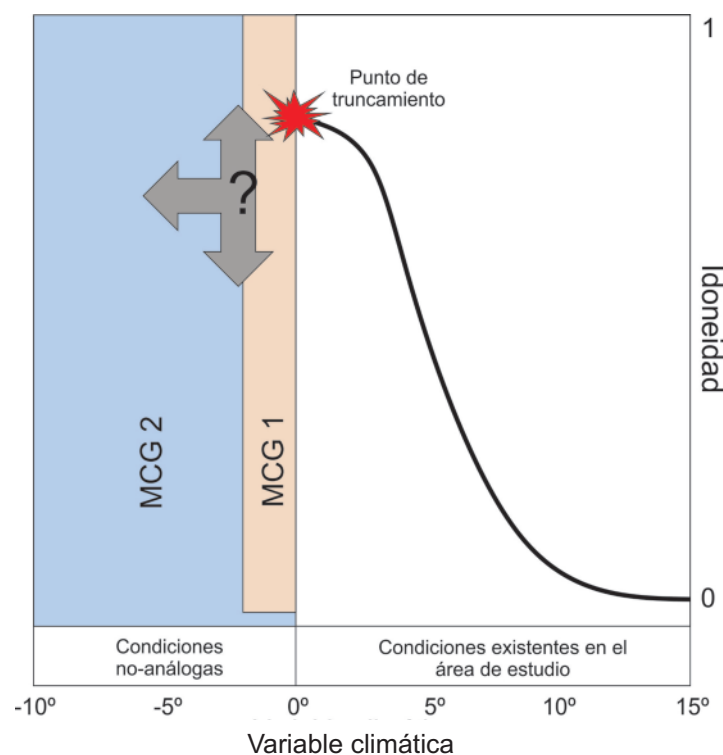
Evaluar explícitamente el efecto potencial del UMG sobre la distribución geográfica de las especies ha sido posible debido a la mayor disponibilidad de evidencia paleoecológica, de datos genéticos y, más recientemente, de técnicas correlativas de Modelado de Nicho Ecológico (MNE; Svenning et al. 2011; Gavin et al. 2014). Con el MNE se pueden caracterizar las asociaciones climáticas de las especies (es decir la idoneidad del ambiente para las especies de interés) y así estimar sus distribuciones geográficas potenciales actuales, futuras o pasadas (e.g. durante el UMG, Waltari et al. 2007). Al integrar aquellas hipótesis de distribución geográfica a través del tiempo en estudios filogeográficos, ahora los patrones de variación genética son comúnmente interpretados en un contexto geográfico y ecológico para revelar las causas probables de la estructura poblacional e historia demográfica de las especies (Chan et al. 2011; Alvarado-Serrano y Knowles 2014).

Uno de los usos más habituales del MNE en los estudios filogeográficos es la identificación de la existencia potencial de poblaciones durante el UMG, es decir, áreas adecuadas según el clima. Los mapas de distribución potencial durante el UMG se pueden comparar con mapas correspondientes en la actualidad para detectar zonas de estabilidad potencial a lo largo del tiempo (refugios potenciales) u otras de expansión postglacial (Carnaval et al. 2009; Gavin et al. 2014). Con estos patrones geográficos propuestos, los patrones filogeográficos pueden ser utilizados para inferir procesos causales a través de estadísticos de resumen o simulaciones coalescentes (Carnaval et al. 2009; Peterson y Anamza 2015). Por lo tanto, la variación en las áreas de distribución potencial estimadas para el UMG influirá en la interpretación de los resultados de la variación genética. Así que, puede ser importante fomentar un uso más cuidadoso de la estimación de distribuciones potenciales pasadas (i.e. paleoreconstrucciones) en estudios filogeográficos y, consecuentemente, obtener un mejor entendimiento del efecto del clima sobre la distribución de la variación genética de las especies.

No obstante, diversas fuentes de incertidumbre complican la estimación de paleodistribuciones y han sido tratadas con detalle (e.g. climas no-análogos, variación debida al uso de diferentes algoritmos para modelar el nicho ecológico; Williams y Jackson 2007, Nogués-Bravo 2009; Varela et al. 2015b; Collevatti et al. 2013), en el presente trabajo nos enfocamos en el reto para reconstruir paleodistribuciones que se deriva de no saber con exactitud cómo fue el clima durante el UMG. Primero, para estimar paleodistribuciones se requiere que el modelo de nicho ecológico típicamente calibrado con las condiciones actuales sea transferido a reconstrucciones del clima que probablemente existió durante el UMG. Este clima del UMG ha sido recreado con Modelos de Circulación General (MCG) que se encargan de estimar la dinámica climática pasada a través de simulaciones de los procesos físicos que operan en la atmósfera, océanos y superficie terrestre (Braconnot et al. 2012). Hoy en día, existen disponibles múltiples MCG desarrollados por varios grupos de investigación, los cuales basan sus simulaciones en diferentes condiciones experimentales iniciales y en diversos algorit-

mos (Harrison et al. 2016). Debido a estas diferencias, el clima que es estimado para un determinado período de tiempo (e.g. para el UMG o para el futuro) puede diferir entre MCG en los valores de temperatura y precipitación (Varela et al. 2015a). El tema de la variación entre los MCG no es trivial, ya que, si un mismo modelo de nicho ecológico de una especie es transferido a estimaciones de diferentes MCG, es predecible hallar diferencias en las paleodistribuciones predichas para esa misma especie y, consecuentemente, la interpretación de patrones filogeográficos podría cambiar.

Segundo, la transferencia de modelos de nicho ecológico a diferentes periodos -o áreas geográficas- conlleva la posible necesidad de extrapolación del modelo debido a la existencia de condiciones climáticas diferentes de aquellas usadas en la calibración del modelo (Williams y Jackson 2007; Fitzpatrick y Hargrove 2009). Por ejemplo, para alguna variable climática los valores en el nuevo período o área podrían ser más extremas que aquellos presentes en el área usada para calibrar el modelo (e.g. más frías que las actuales, véase el punto de truncamiento en la Fig. 1; la forma más simple de condiciones no-análogas, que también pueden incluir novedosas combinaciones multivariadas). Este hecho causa que el investigador deba extrapolar las curvas de respuesta del modelo para esa variable (extrapolación univariada o estricta, según Owen et al. 2013). Al extra-



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

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

polar el modelo hacia condiciones climáticas más extremas existen dos posibilidades para llegar a una predicción: permitir que el modelo estime la respuesta a la variable sin alguna restricción o mantener la respuesta al valor de idoneidad estimado en el punto de truncamiento (conocido como 'clamping' en inglés para usuarios del algoritmo de Máxima Entropía, Maxent; Fig. 2, Elith et al. 2010). Sin embargo, sin un conocimiento de la forma de la curva de respuesta modelada (es decir si está incrementando o decreciendo en el punto de truncamiento; Anderson 2013), el investigador no puede tomar una decisión bien informada sobre el método de extrapolación más adecuado al extrapolar el modelo de nicho ecológico. Además, el grado de extrapolación y, por lo tanto, la predicción geográfica en esas condiciones diferentes podría variar dependiendo del MCG usado, ya que algún MCG podría estar estimando condiciones más extremas que otro (y en regiones diferentes).

Por todo lo anterior, es propicio distinguir dos posibilidades. Primero, la variación en la estimación de distribución potencial para el UMG de un mismo modelo de nicho de una especie (i.e. el mismo modelo transferido al UMG, pero usando más de 1 MCG) en zonas geográficas en donde no hay extrapolación del modelo, se debe a la idiosincrasia de los MCG. En contraste, en zonas en donde hay que extrapolar el modelo, la diferencia (si la hay) se puede deber a dos factores: 1) la propia idiosincrasia de los MCG y/o 2) la manera de extrapolar las curvas de respuesta hacia esas condiciones extremas. Para poner a prueba estas ideas, a) cuantificamos las diferencias de los dos MCG más comúnmente usados en la literatura filogeográfica reciente (en tres regiones ampliamente estudiadas) y b) comprobamos cómo estas diferencias entre los MCG causaron (o no) variación en paleodistribuciones reconstruidas en estudios filogeográficos publicados. Para tal fin, se investigó el uso de las paleodistribuciones reconstruidas en un contexto filogeográfico a través de una búsqueda de literatura científica. Finalmente, ofrecemos algunas prácticas que deben beneficiar el uso de las paleodistribuciones en estudios filogeográficos.

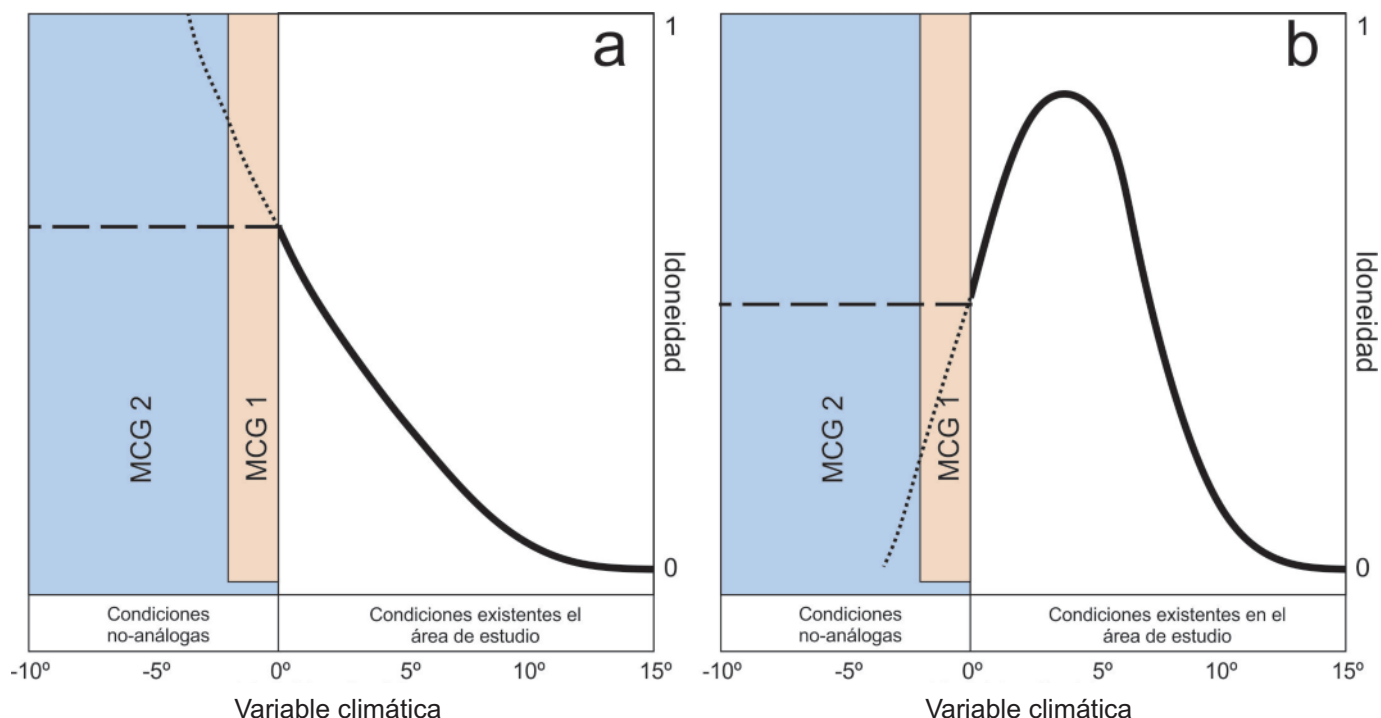
## Materiales y métodos

### Áreas de estudio

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

### Variables ambientales

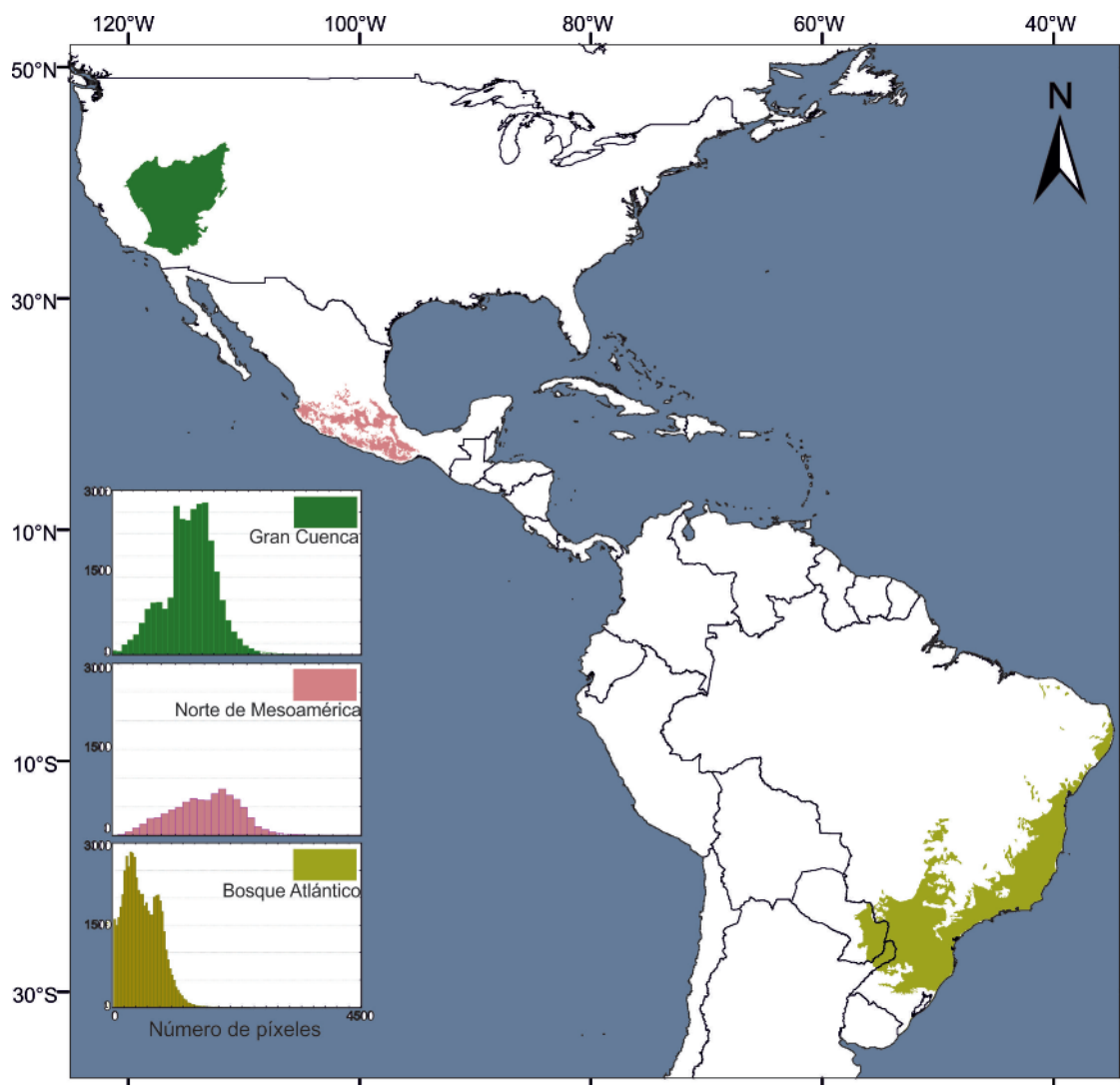
Para caracterizar las condiciones climáticas actuales y pasadas en las áreas de estudio, se utilizaron 19 variables que describen condiciones de temperatura, precipitación y la estacionalidad de ellos: temperatura promedio anual (BIO 01), oscilación diurna de la temperatura (BIO 02), isothermalidad (BIO 03), estacionalidad de la temperatura (BIO 04), temperatura máxima del mes más cálido (BIO 05), temperatura mínima del mes más frío (BIO 06), oscilación anual de la temperatura (BIO 07), temperatura del trimestre más lluvioso (BIO 08), temperatura del trimestre más seco (BIO 09), temperatura del trimestre más cálido (BIO 10), temperatura del tri-



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

**Figure 2.** Two hypothetical response curves for a temperature variable ( $^{\circ}\text{C}$ ) illustrating the two methods to extrapolate into non-analog conditions: allowing the model to estimate the response to the variable without constraint (dotted line) or setting the response to match the suitability value found at the truncation point (dashed line). Note that if the response is increasing at the truncation point (a), the more conservative way of extrapolating would be to set the suitability value to that of the truncation point (dashed line, i.e. clamping), whereas if the response is decreasing (b), the more conservative way would be allowing the model to estimate the response without constraint (dotted line).





**Figura 3.** Mapa del hemisferio occidental mostrando las tres áreas de estudio: La Gran Cuenca de Estados Unidos (en verde), los Bosques montañosos del norte de Mesoamérica (en rosa) y el Bosque Atlántico de Brasil (en mostaza). Nótese la variación latitudinal y altitudinal (histograma de píxeles) entre las tres áreas de estudio.

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

mestre más frío (BIO 11), precipitación anual (BIO 12), precipitación del mes más lluvioso (BIO 13), precipitación del mes más seco (BIO 14), estacionalidad de la precipitación (BIO 15), precipitación del trimestre más lluvioso (BIO 16), precipitación del trimestre más seco (BIO 17), precipitación del trimestre más cálido (BIO 18) y la precipitación del trimestre más frío (BIO 19). Estas 19 variables son ampliamente usadas para modelar el nicho ecológico de especies a través del planeta (Peterson et al. 2011; Varela et al. 2015b). Para describir las condiciones climáticas durante UMG en cada una de las áreas de estudio, se escogieron dos reconstrucciones climáticas desarrolladas por el *Paleoclimate Modelling Intercomparison Project* que han sido usadas comúnmente para estimar paleodistribuciones: el *Community Climate System Model* (CCSM4) y el *Model for Interdisciplinary Research on Climate* (MIROC-ESM). Todas las variables fueron descargadas de la base de datos WorldClim (<http://www.worldclim.org>, Hijmans et al. 2005) a una resolución de 2.5 minutos, tanto para el UMG como para el presente.

### Caracterización y comparación ambiental

Para cada área de estudio, se extrajeron los valores ambientales para caracterizarlas en términos de la mediana y valores extremos (mínimo y máximo), tanto para el presente como para el UMG según los dos MCG. Este proceso se hizo después de convertir el *shapefile* a  *raster* y después a puntos con coordenadas geográficas.

Se generaron diagramas de cajas (uno para cada variable) para visualizar y comparar la distribución de los conjuntos de datos entre los dos MCG en cada área de estudio (Apéndice 1). Finalmente, se realizó una serie de pruebas no paramétricas para dos muestras pareadas de Wilcoxon para cada variable climática durante el UMG, para determinar si las medianas de los dos MCG difieren en cada área de estudio. Con el fin de ilustrar la extrapolación que sería requerida al transferir un modelo al UMG, se generaron histogramas sobrepuestos de tres variables climáticas para visualizar la forma y frecuencia de valores ambientales del presente en comparación con las de los dos MCG para el UMG.

### Búsqueda de literatura

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

De los artículos referentes a las tres áreas, se extrajo la siguiente información: 1) si los autores usaron solo uno o los dos MCG (CCSM4 y MIROC-ESM) para estimar la distribución potencial durante el UMG, 2) si existieron discrepancias en las distribuciones geográficas potenciales estimadas al usar los dos MCG, 3) si se especificó algún método para detectar la presencia de condiciones no-análogas al transferir el modelo de nicho al UMG y si se mostraron los mapas indicando las zonas en donde hubo extrapolación del modelo. Adicionalmente, también para los artículos en los cuales el 2 es afirmativo, se registró si los autores atribuyeron la discrepancia entre las paleodistribuciones reconstruidas a alguna razón específica. Con esta revisión de literatura nuestra intención fue averiguar el estado actual del uso de paleodistribuciones en estudios filogeográficos y, de esta forma, sugerir lineamientos que podrían beneficiar la integración de ambos campos. La base de datos con los artículos examinados se encuentra disponible en el [Apéndice 2](#).

## Resultados

### Caracterización climática actual

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

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

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

### Caracterización y comparación del UMG entre MCG

**La Gran Cuenca.** MIROC-ESM estimó temperaturas más bajas que CCSM4 durante el UMG, tanto en el promedio anual como en condiciones extremas, así como una oscilación diurna mayor (BIO 02; [Tabla 1](#); [Apéndice 1](#)). Además, en comparación con CCSM4, MIROC-ESM indicó mayor precipitación anual durante el UMG y una mayor variación en variables extremas de precipitación como la del mes más lluvioso. La comparación entre ambos MCG arrojó diferencia significativa en la mediana para cada una de las 19 variables ( $p < 0.001$ ), excepto para la precipitación del trimestre más frío (BIO 19; [Tabla 1](#)).

**Bosques montañosos al norte de Mesoamérica.** MIROC-ESM estimó temperaturas más bajas que CCSM4 durante el UMG, tanto para el promedio anual como para condiciones extremas ([Tabla 2](#); [Apéndice 1](#)). La variación entre mínimos y máximos fue considerablemente más amplia en MIROC-ESM para algunas variables que describen condiciones extremas de temperatura, como la máxima del mes más cálido. A diferencia de la Gran Cuenca, aquí fue CCSM4 el que mostró mayor precipitación durante el UMG. Para algunos píxeles, la diferencia en la precipitación anual estimada entre los dos GCM fue mayor a 1000 mm. Por ejemplo, el mayor valor de precipitación anual de acuerdo a CCSM4 fue de 4001 mm, mientras que MIROC-ESM estimó solamente 2027 mm para ese mismo píxel. La comparación entre ambos MCG arrojó diferencia significativa en la mediana de 18 variables ( $p < 0.01$ ; [Tabla 2](#)), resultando no significativa la temperatura máxima del mes más cálido (BIO 05).

**Bosque Atlántico de Brasil.** Para variables que se refieren a promedios anuales, MIROC-ESM también estimó temperaturas más bajas que CCSM4 durante el UMG (igual que para los Bosques montañosos al norte de Mesoamérica). Sin embargo, para variables

**Tabla 1.** Comparación ambiental de 19 variables bioclimáticas para el presente y el Último Máximo Glacial de acuerdo con dos Modelos de Circulación Global (MCG; CCSM4 y MIROC-ESM) para la Gran Cuenca de Estados Unidos. Se muestra la mediana, los valores mínimo (min) y máximo (max) para cada MCG, así como el resultado de la prueba no paramétrica pareada de Wilcoxon (valor-z) para determinar si las medianas de los dos MCG difieren en el área de estudio. Aparece en negritas el valor de  $p$  para las variables no significativas.

**Table 1.** Environmental comparison for 19 bioclimatic variables between the present and the Last Glacial Maximum according to two General Circulation Models (GCMs; CCSM4 and MIROC-ESM) for the Great Basin and Range of the United States. Median, minimum (Min) and maximum (Max) values are shown for each GCM, as well as the result of the nonparametric Wilcoxon paired test (z-score) to determine for each variable whether medians of the two GCMs differ in the study area. P-values appear in bold for the non-significant variables.

Variables	Presente			CCSM4			MIROC-ESM			z	p
	Mediana	Min	Max	Mediana	Min	Max	Mediana	Min	Max		
BIO 01	9.6	-1.6	23.9	-0.1	-10.8	16.6	-1.5	-12.6	15.5	132.6	< 0.01
BIO 02	16.3	11.6	19.4	15.9	10.0	19.1	16.3	9.8	20.1	21.9	< 0.01
BIO 03	4.1	2.9	4.8	4.0	2.9	4.7	3.9	3.0	4.6	45.4	< 0.01
BIO 04	804.8	554.6	961.3	825.5	550.2	1034.9	810.2	529.3	952.5	69.0	< 0.01
BIO 05	32.4	14.4	45.6	22.6	4.6	36.9	20.0	2.2	34.7	135.4	< 0.01
BIO 06	-8.5	-15.7	6.0	-18.0	-28.3	0.1	-21.4	-34.4	-1.6	144.7	< 0.01
BIO 07	40.1	27.6	45.1	40.0	26.0	46.9	41.0	24.9	46.6	65.9	< 0.01
BIO 08	7.7	-7.7	33.2	-5.8	-18.0	14.5	-2.5	-23.9	12.2	35.0	< 0.01
BIO 09	17.3	-4.2	32.9	7.3	-15.0	26.2	2.3	-16.7	26.8	88.6	< 0.01
BIO 10	20.6	6.0	36.0	11.9	-2.7	28.5	9.6	-3.7	27.0	138.4	< 0.01
BIO 11	-0.9	-8.7	13.3	-9.5	-19.2	6.4	-11.4	-24.4	4.7	143.8	< 0.01
BIO 12	236.0	46.0	788.0	256	57	969	257	75	1292	33.6	< 0.01
BIO 13	28.0	7.0	123.0	31	10	194	33	14	241	57.5	< 0.01
BIO 14	10.0	0.0	41.0	10	0	34	9	0	42	11.0	< 0.01
BIO 15	25.0	8.0	88.0	28	12	90	31	11	92	55.1	< 0.01
BIO 16	77.0	19.0	336.0	86	25	528	89	35	669	38.2	< 0.01
BIO 17	39.0	3.0	140.0	39	3	123	39	4	145	17.4	< 0.01
BIO 18	50.0	6.0	147.0	49	5	170	55	5	202	38.7	< 0.01
BIO 19	63.0	18.0	324.0	77	25	511	74	18	669	0.07	<b>0.94</b>

**Tabla 2.** Comparación ambiental de 19 variables bioclimáticas para el presente y el Último Máximo Glacial de acuerdo con dos Modelos de Circulación Global (MCG; CCSM4 y MIROC-ESM) en los Bosques montañosos al norte de Mesoamérica. Se muestra la mediana, los valores mínimo (Min) y máximo (Max) para cada MCG, así como el resultado de la prueba no paramétrica pareada de Wilcoxon (valor-z) para determinar si las medianas entre los dos MCG para cada variable climática difieren en el área de estudio. Aparece en negritas el valor de p para las variables no significativas.

**Table 2.** Environmental comparison for 19 bioclimatic variables between the present and the Last Glacial Maximum according to two General Circulation Models (GCMs; CCSM4 and MIROC-ESM) in the Montane forests of northern Mesoamerica. Median, minimum (Min) and maximum (Max) values are shown for each GCM, as well as the result of the nonparametric Wilcoxon paired test (z-score) to test whether medians of the two CGMs for each variable differ in the study area. P-values appear in bold for the non-significant variables.

Variables	Presente			CCSM4			MIROC-ESM			z	p
	Mediana	Min	Max	Mediana	Min	Max	Mediana	Min	Max		
BIO 01	17.7	2.1	28.3	13.7	-2.4	25.3	13.7	-3.7	27.1	12.3	< 0.01
BIO 02	14.8	9.0	18.1	15.6	10.6	19.1	16.9	9.4	23.1	32.2	< 0.01
BIO 03	6.8	5.5	8.3	6.6	4.9	8.1	6.6	5.3	7.8	7.3	< 0.01
BIO 04	165.9	49.5	338.9	202.8	87.7	439.0	226.3	98.0	363.2	33.8	< 0.01
BIO 05	28.4	10.3	39.5	25.5	7.0	37.0	25.4	3.9	44.9	0.5	<b>0.61</b>
BIO 06	6.8	-5.1	20.1	1.8	-11.8	16.7	1.1	-13.1	14.0	62.1	< 0.01
BIO 07	21.7	13.9	27.1	23.4	15.4	29.9	24.5	14.9	35.9	22.3	< 0.01
BIO 08	18.9	2.1	28.8	15.1	-2.2	26.4	15.4	-2.6	28.2	30.3	< 0.01
BIO 09	16.6	1.7	27.9	12.5	-3.4	24.5	12.5	-5.1	28.0	9.6	< 0.01
BIO 10	19.8	3.3	30.3	16.3	-1.0	27.2	16.3	-2.2	30.9	9.7	< 0.01
BIO 11	15.3	1.1	26.9	10.5	-4.1	23.0	10.3	-6.1	24.0	29.1	< 0.01
BIO 12	1113.5	354.0	4040.0	898	308	4001	757	192	2803	65.3	< 0.01
BIO 13	248.0	64.0	828.0	197	65	858	178	40	525	45.1	< 0.01
BIO 14	6.0	1.0	111.0	5	0	68	6	0	77	24.2	< 0.01
BIO 15	97.0	49.0	118.0	91	59	114	94	39	119	12.3	< 0.01
BIO 16	669.0	174.0	2162.0	503	148	2289	449	102	1240	48.0	< 0.01
BIO 17	27.0	5.0	366.0	26	4	233	27	4	318	9.9	< 0.01
BIO 18	314.0	53.0	1135.0	234	63	1126	267	59	1115	19.7	< 0.01
BIO 19	42.0	5.0	402.0	65	4	279	35	5	466	42.8	< 0.01

**Tabla 3.** Comparación ambiental de 19 variables bioclimáticas para el presente y el Último Máximo Glacial de acuerdo con dos Modelos de Circulación Global (MCG; CCSM4 y MIROC-ESM) para el Bosque Atlántico de Brasil. Se muestra la mediana, los valores mínimo (Min) y máximo (Max) para cada MCG, así como el resultado de la prueba no paramétrica pareada de Wilcoxon (valor-z) para determinar si las medianas de los dos MCG para cada variable climática difieren en el área de estudio.

**Table 3.** Environmental comparison for 19 bioclimatic variables between the present and the Last Glacial Maximum according to two General Circulation Models (GCMs; CCSM4 and MIROC-ESM) for the Atlantic Forests of Brazil. Median, minimum (Min) and maximum (Max) values are shown for each GCM, as well as the result of the nonparametric Wilcoxon pairedtest (z-score) to test whether medians of the two CGMs for each variable differ in the study area.

Variables	Presente			CCSM4			MIROC-ESM			z	p
	Mediana	Min	Max	Mediana	Min	Max	Mediana	Min	Max		
BIO 01	20.8	11.0	27.6	17.1	7.7	24.1	16.9	8.1	25.3	40.7	< 0.01
BIO 02	11.7	5.9	14.1	12.3	7.3	16.0	10.9	5.7	15.8	177.4	< 0.01
BIO 03	6.2	4.1	8.1	6.0	4.6	8.2	5.5	4.2	7.9	205.0	< 0.01
BIO 04	237.2	53.4	394.9	267.0	52.8	511.9	307.8	60.9	526.7	123.6	< 0.01
BIO 05	29.6	18.9	35.4	27.0	16.4	32.7	26.3	16.5	33.6	12.5	< 0.01
BIO 06	10.4	0.6	20.9	5.8	-4.2	17.2	6.9	-4.8	18.4	163.8	< 0.01
BIO 07	18.8	8.6	24.6	20.8	10.8	29.2	19.5	8.8	29.5	108.9	< 0.01
BIO 08	22.9	12.4	27.1	19.1	7.8	23.9	19.0	7.9	25.2	16.8	< 0.01
BIO 09	18.0	9.0	28.1	15.0	4.3	24.7	14.9	5.1	26.7	40.1	< 0.01
BIO 10	23.7	12.9	28.5	20.4	10.2	25.1	20.5	10.4	26.7	94.7	< 0.01
BIO 11	17.3	8.7	26.5	13.3	3.2	23.2	13.0	5.0	24.0	36.9	< 0.01
BIO 12	1447.0	381.0	3537.0	1471	359	4264	1574	389	3929	189.4	< 0.01
BIO 13	194.0	60.0	409.0	207	77	477	237	74	528	100.7	< 0.01
BIO 14	46.0	0.0	163.0	45	0	157	54	0	178	108.2	< 0.01
BIO 15	41.0	5.0	120.0	42	8	131	42	12	118	4.0	< 0.01
BIO 16	526.0	167.0	1199.0	540	200	1356	617	190	1456	120.6	< 0.01
BIO 17	171.0	2.0	563.0	188	1	541	204	2	562	173.2	< 0.01
BIO 18	465.0	6.0	1197.0	444	3	1343	469	8	1456	126.4	< 0.01
BIO 19	221.0	2.0	986.0	222	2	1097	268	3	1145	191.1	< 0.01

que describen condiciones extremas de temperatura fue CCSM4 el que generalmente estimó valores más bajos (**Tabla 3; Apéndice 1**). Al igual que en la Gran Cuenca (pero contrastando con los Bosques montañosos al norte de Mesoamérica), MIROC-ESM generalmente mostró mayor precipitación durante el UMG, aunque CCSM4 fue el único que estimó una precipitación mayor a 4000 mm en algunos píxeles. La comparación entre ambos MCG arrojó diferencia significativa en la mediana de las 19 variables ( $p < 0.01$ ; **Tabla 3**).

### Búsqueda de literatura científica

La búsqueda inicial arrojó 302 artículos publicados desde el 2007 hasta el primer trimestre de 2017. Al enfocarnos en las tres regiones geográficas de interés, se encontraron 12 artículos para la Gran Cuenca, 10 para los Bosques montañosos del norte de Mesoamérica y nueve para el Bosque Atlántico (**Apéndice 2**). Dos estudios no fueron claros si ambas paleoreconstrucciones se usaron por separado o como un consenso y tampoco se proporcionaron los mapas resultantes. Uno de los estudios usó sólo uno de los MCG (CCSM4) para generar la paleodistribución potencial. En 28 estudios se incluyeron ambos MCG; en 23 de estos los autores crearon dos hipótesis alternativas de distribuciones potenciales durante el UMG (uno para cada MCG) y en cinco se crearon mapas consenso de ambas paleodistribuciones reconstruidas. Al ser usadas por separado (los 23 estudios mencionados), el resultado evidente fue la variación entre paleodistribuciones reconstruidas, ya sea en la extensión predicha y/o en los patrones de conectividad y/o estabilidad de poblaciones durante el UMG. En siete estudios se mencionó que la discrepancia entre paleodistribuciones reconstruidas podría ser debido a que CCSM4 estima una menor temperatura y mayor precipitación que MIROC-ESM (todos ellos citando a **Otto-Bliesner et al. 2007**), pero en sólo uno se demostró tal hecho en la región de estudio. Se destacó el hecho de que ningún estudio hizo referencia a métodos para detectar regiones con condiciones climáticas no-análogas ni el método escogido para extrapolar el modelo. Un solo estudio supuso el efecto de la existencia de condiciones no-análogas como el causante de dicha discrepancia; sin embargo, no se describió el método para detectar tales condiciones en el UMG. En otro estudio se evitó la extrapolación, por lo que no hubo predicción en regiones con condiciones no-análogas. A continuación, se presentan los resultados por cada región.

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

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

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

## Discusión

### Diferencias entre Modelos de Circulación General

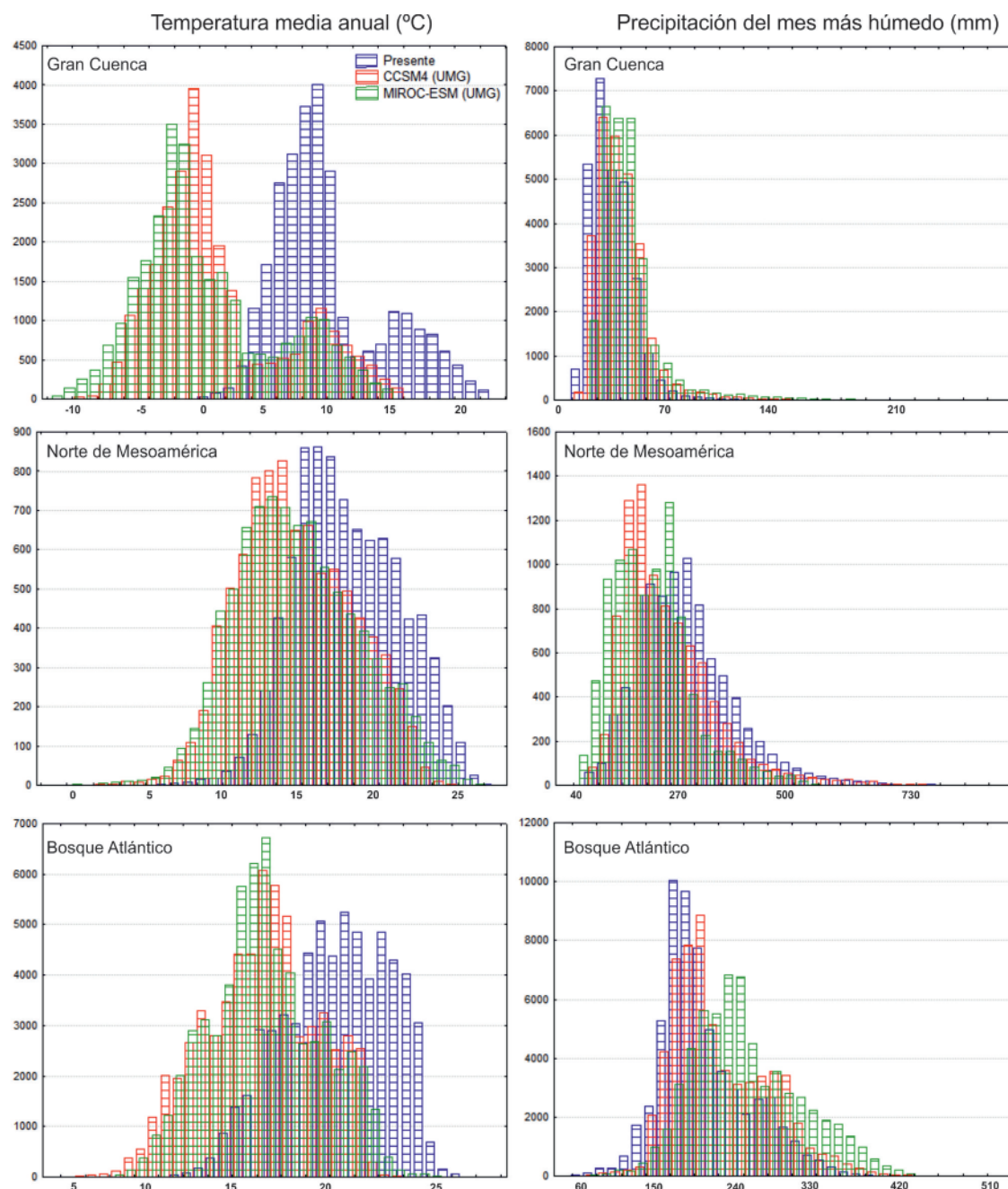
El presente trabajo ilustra el valor de conocer la variación de los MCG en cada área de estudio para interpretar las diferencias entre paleodistribuciones generadas con modelos de nicho ecológico (*i.e.* el mismo modelo de nicho transferido a diferentes MCG que estiman el clima durante el UMG). Infortunadamente, esta causa de la diferencia entre paleodistribuciones ha sido poco apreciada en estudios que transfieren modelos de nicho a otros tiempos o áreas (pero ver **Moreno-Amat et al. 2015; Varela et al. 2015a**). Esto es de gran relevancia dado que en la actualidad ya existen varios MCG disponibles no solo para el pasado, sino para escenarios del futuro (*e.g.* nueve disponibles para el Holoceno medio y más de 15 para el 2050, véase <http://www.worldclim.org/version1>). Por lo tanto, la variación posible en la estimación de distribuciones potenciales a través del tiempo tendrá que ser aún más grande que lo que encontraría un investigador usando sólo los dos MCG tratados aquí.

Con la intención de comprender de mejor manera la diferencia entre paleodistribuciones reconstruidas debida a los MCG, recomendamos a los autores proporcionar los mapas de distribución potencial para el UMG (u otro período/región) realizados usando cada uno de los MCG seleccionados. De ser necesario, algunos mapas podrían incluirse como material suplementario. En el presente trabajo, fue difícil evaluar las diferencias específicas entre paleodistribuciones ya que no siempre se presentaron los mapas para cada MCG o porque sólo se presentó el consenso de los MCG usados. En este sentido, el uso de mapas de consenso podría ser un método para detectar zonas de acuerdo entre diferentes MCG, pero no necesariamente implica exactitud en la predicción, ya que todos los MCG podrían ser incorrectos en la estimación del clima pasado (**Braconnot et al. 2012**).

De acuerdo a los dos MCG examinados aquí, fue MIROC-ESM el que generalmente estimó temperaturas aún más bajas que CCSM4 durante el UMG en estas tres regiones. Este hecho contradice lo reportado por varios artículos examinados en el presente trabajo, que atribuyen las diferencias en las paleodistribuciones reconstruidas a una menor temperatura estimada por CCSM4 (citando a **Otto-Bliesner et al. 2007**). Esta situación puede deberse a que el patrón de variación climática simulada por los MCG no es uniforme a través del planeta (**Taylor et al. 2012; Harrison et al. 2016**), sino que varía regional (o incluso localmente) como se muestra en el presente estudio. Para el caso de la precipitación, la diferencia entre MCG fue más notable e idiosincrática. MIROC-ESM mostró mayor precipitación que CCSM4 en la Gran Cuenca y el Bosque Atlántico, pero fue lo contrario para los Bosques montañosos al norte de Mesoamérica (**Tablas 1-3; Fig. 4; Apéndice 1**). Tan sólo tres estudios, todos ellos en el norte de Mesoamérica, mencionaron el posible efecto de una mayor precipitación anual estimada por CCSM4 en la diferencia entre paleodistribuciones reconstruidas. Sin embargo, tales estudios no examinaron explícitamente los valores de precipitación estimados por los dos MCG en el área de estudio.

Consideramos que conocer las condiciones climáticas que los diferentes MCG estiman para el área de estudio durante el UMG (u otro período/región) tiene por lo menos dos beneficios. Primero, aumentará el entendimiento de los factores climáticos que causan variación entre paleodistribuciones basadas en un mismo modelo de nicho ecológico. Segundo, también abrirá la posibilidad de ge-





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

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

nerar hipótesis de distribuciones potenciales de acuerdo a escenarios climáticos más detallados. Por ejemplo, si un MCG predice condiciones más frías y secas que otro MCG en el área de estudio durante el UMG, la paleodistribución estimada usando ese MCG debería ser considerada como una hipótesis bajo el supuesto de que efectivamente el clima fue así. Por lo anterior, sugerimos el uso de diferentes MCG para estimar paleodistribuciones, pero conociendo el comportamiento de cada uno de ellos en el área de estudio mediante la exploración de sus valores climáticos (ver [Tablas 1-3](#); [Fig. 4](#); [Apéndice 1](#)). Esto es particularmente relevante para aquellas variables climáticas que más influyen en el modelo de nicho.

#### Complicaciones de condiciones no-análogas

A pesar de la importancia tanto de detectar condiciones no-análogas como el método para extrapolar (y sus efectos sobre los resultados e inferencias; [Williams y Jackson 2007](#); [Fitzpatrick y Hargrove 2009](#); [Collevatti et al. 2013](#); [Owen et al. 2013](#)), esto fue

pasado por alto en los más que 30 estudios examinados en el presente trabajo. Tal omisión en estudios filogeográficos es sorprendente (sobre todo en los estudios más recientes), dada la creciente disponibilidad de literatura al respecto y su mención relativamente común en estudios de cambio climático futuro (e.g. [Thullier et al. 2004](#); [Williams y Jackson 2007](#); [Fitzpatrick y Hargrove 2009](#); [Zurell et al. 2012](#); [Anderson 2013](#); [Mesgaran et al. 2014](#)). Mapear regiones geográficas con condiciones no-análogas es de suma importancia para la filogeografía ya que estas son regiones de mayor incertidumbre ([Elith y Leathwick 2009](#)), sugiriendo que la interpretación de patrones de estructura poblacional e historia demográfica de las especies en esas regiones deberían tomarse con mayor cautela.

Es importante mencionar que la paleodistribución reconstruida en zonas geográficas con condiciones no-análogas podría diferir considerablemente entre dos MCG si es que alguno de ellos estima condiciones más extremas que el otro a partir del punto de truncamiento de nicho. Por ejemplo, para el caso de la variación de tem-



peratura diurna en las tres regiones examinadas, el uso de MIROC-ESM requerirá mayor extrapolación que CCSM4 debido a la presencia de valores más extremos en aquél (**Tablas 1-3; BIO 02 en Apéndice 1**). Cabe resaltar que tales patrones también pueden depender del área de estudio. Para el caso de la temperatura media anual, un modelo requerirá mayor extrapolación en el UMG para los dos MCG para estudios en la Gran Cuenca, que para otros en las montañas del norte de Mesoamérica o en el Bosque Atlántico (**Fig. 4**). Sin embargo, para el caso de la precipitación del mes más lluvioso, en la Gran Cuenca habrá menor necesidad de extrapolar, mientras que en el norte de Mesoamérica y el Bosque Atlántico incrementará la incertidumbre debida a la extrapolación requerida hacia diferentes extremos (**Fig. 4**).

Para lidiar con predicciones en condiciones no-análogas, sugieramos inspeccionar las curvas de respuesta de las variables climáticas para observar en donde se encuentra el punto de truncamiento de nicho y, de esta forma, tomar una mejor decisión sobre el método de extrapolar hacia condiciones más extremas (**Anderson 2013; Guevara et al. 2018**). Por ejemplo, si la curva está decreciendo en el punto de truncamiento (**Fig. 2b**), una extrapolación sin restricción podría dar una respuesta ecológicamente más realista en condiciones no-análogas que al usar *clampling* (**Guevara et al. 2018**). Además, recomendamos mostrar los mapas que indican las zonas con condiciones no-análogas si es que se decidió extrapolar el modelo en aquellas condiciones. Estos mapas ayudarán a indicar en dónde están las zonas con mayor incertidumbre en la predicción geográfica (e.g. mapa MESS, *Multivariate Environmental Similarity Surface*). Los mapas deberían proporcionarse de manera separada para cada MCG usado para estimar las paleodistribuciones ya que, como mencionamos anteriormente, las zonas con condiciones no-análogas dependerán del MCG usado.

## En perspectiva

Generar predicciones geográficas de distribuciones de especies hacia periodos en los que no conocemos con exactitud cómo fue (o será) el clima sigue siendo un reto grande en la transferencia de modelos de nicho ecológico, necesitando más progreso teórico y metodológico (**Thuiller et al. 2004; Elith et al. 2010; Peterson et al. 2011; Owens et al. 2013**). Una vez tomados en cuenta los aspectos teóricos y metodológicos encauzados a generar transferencias de modelos de nicho ecológico, se podrá ir hacia la evaluación del realismo biológico de las paleodistribuciones (**Guevara et al. 2018**). Las paleodistribuciones reconstruidas deberían ser tomadas como hipótesis para ser evaluadas con información adicional (**Gavin et al. 2014; Collevatti et al. 2013**). Una de las formas de poner a prueba dichas hipótesis es precisamente mediante el uso de la información genética de las especies con el fin de aceptar o rechazar las hipótesis sobre los patrones de expansión, conectividad/fragmentación o estabilidad poblacional sugerida por las paleoreconstrucciones (**Alvarado-Serrano y Knowles 2014**). Así, la filogeografía tiene mucho que ofrecer al desarrollo del MNE como un método de evaluación del realismo biológico de paleodistribuciones. Por otro lado, la evidencia paleoecológica en sí, siempre que esté disponible, presenta una útil fuente de datos para evaluar las paleodistribuciones reconstruidas a través del MNE (**Gavin et al. 2014; Moreno-Amat et al. 2015**). La realidad actual es que el uso del conocimiento paleoecológico para validar la estimación de distribuciones potenciales durante el UMG ha sido ignorado casi por completo en los estudios examinados (pero véase **Martínez-Meyer et al. 2004 y Veloz et al. 2012**; véase también **Svenning et al. 2011 y Varela et al. 2011** para referencias más generales). Tomando en cuenta los factores revisados en este artículo más los avances previstos, auguramos un futuro cercano de gran provecho. La fusión de los modelos de nicho ecológico, los estudios filogeográficos y la evidencia paleoecológica -con conceptos claros, buenos datos y análisis adecuados- deberá brindar un mejor entendimiento del efecto de clima del pasado sobre la distribución de las especies y de las respuestas más probables a sus cambios en el futuro (**Prates et al. 2016**).

## Agradecimientos

LG agradece a la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA, UNAM) por la beca postdoctoral (febrero 2017 – enero 2018), así como otra beca postdoctoral anterior del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, beca 263663). JR recibió apoyo de The City College Academy for Professional Preparation. El estudio representa un producto de proyectos bajo el cargo de RPA de la U.S. National Science Foundation (NSF DEB-1119915 and DBI-1650241) y PSC-CUNY (69647-0047). Agradecemos a A. Cuervo-Robayo y a dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios y sugerencias que contribuyeron a mejorar el manuscrito.

## Referencias

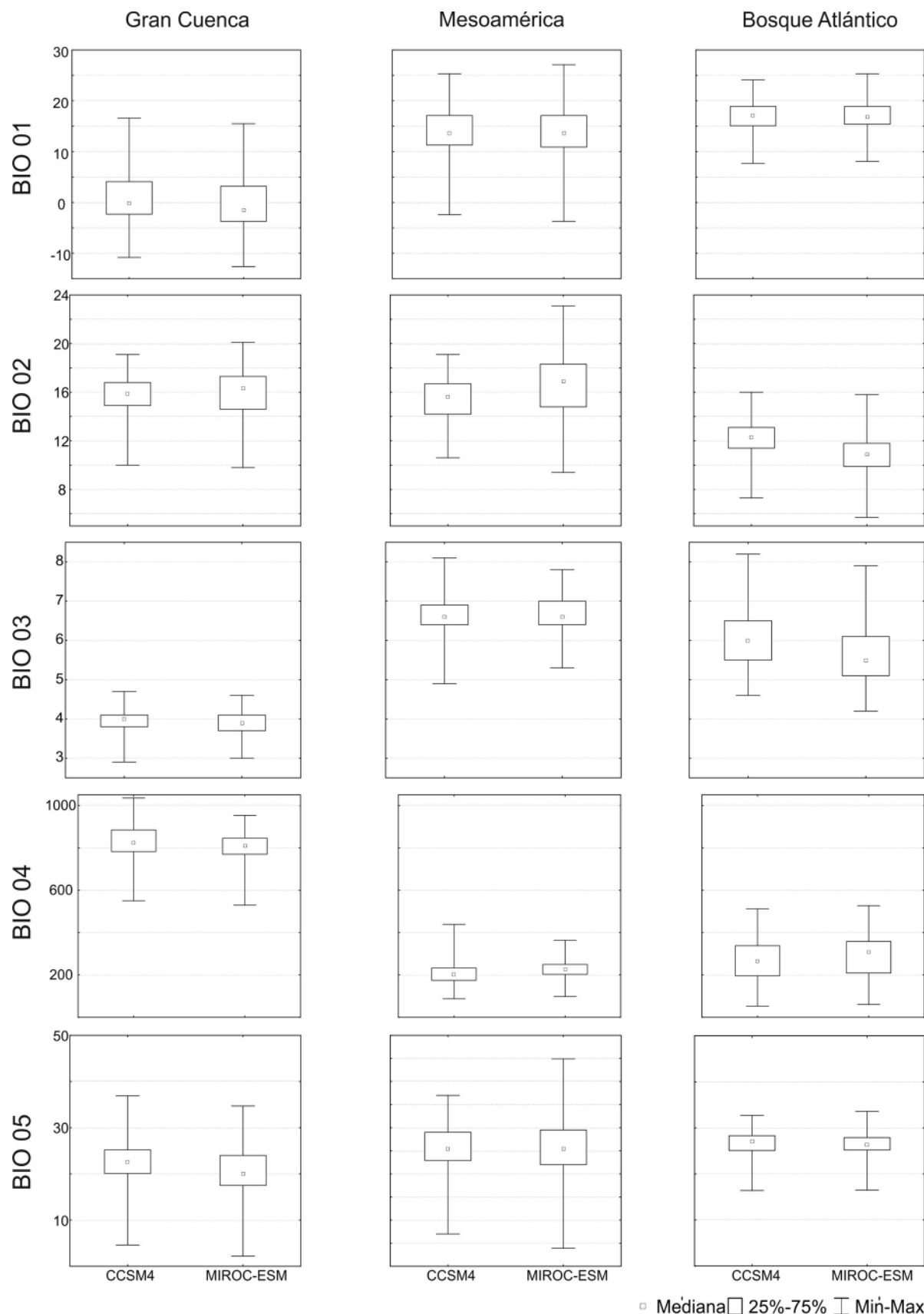
- Alvarado-Serrano, D.F., Knowles, L.L. 2014. Ecological niche models in phylogeographic studies: applications, advances and precautions. *Molecular Ecology Resources* 14(2):233-248.
- Anderson, R.P. 2013. A framework for using niche models to estimate impacts of climate change on species distributions. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1297:8-28.
- Braconnot, P., Harrison, S.P., Kageyama, M., Bartlein, P.J., Masson-Delmotte, V., Abe-Ouchi, A., et al. 2012. Evaluation of climate models using palaeoclimatic data. *Nature Climate Change* 2(6):417-424.
- Brown, J.H., Stevens, G.C., Kaufman, D.M. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27(1):597-623.
- Carnaval, A.C., Hickerson, M.J., Haddad, C.F., Rodrigues, M.T., Moritz, C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science* 323(5915):785-789.
- Chan, L.M., Brown, J.L., Yoder, A.D. 2011. Integrating statistical genetic and geospatial methods brings new power to phylogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59(2):523-537.
- Collevatti, R.G., Terribile, L.C., Oliveira, G., Lima-Ribeiro, M.S., Nabout, J.C., Rangel, T.F., et al. 2013. Drawbacks to palaeodistribution modelling: the case of South American seasonally dry forests. *Journal of Biogeography* 40(2):345-358.
- 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(1):677.
- Elith, J., Kearney, M., Phillips, S. 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution* 1(4):330-342.
- Fitzpatrick, M.C., Hargrove, W.W. 2009. The projection of species distribution models and the problem of non-analog climate. *Biodiversity and Conservation* 18(8):2255-2261.
- Gavin, D.G., Fitzpatrick, M.C., Gugger, P.F., Heath, K.D., Rodríguez-Sánchez, F., Dobrowski, S.Z., et al. 2014. Climate refugia: joint inference from fossil records, species distribution models and phylogeography. *New Phytologist* 204(1): 37-54.
- Guevara, L., Gerstner, B., Kass, J., Anderson, R.P. 2018. Toward ecologically realistic predictions of species distributions: a cross-time example from tropical montane cloud forests. *Global Change Biology* 24(4): 1511-1522.
- Harrison, S.P., Bartlein, P.J., Prentice, I.C. 2016. What have we learnt from palaeoclimate simulations? *Journal of Quaternary Science* 31(4): 363-385.
- Hewitt, G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58(3):247-276.
- Hewitt, G.M. 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 359(1442):183-195.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25(15):1965-1978.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A.T., Hargrove, W.W. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13(4): 305-314.
- Mesgaran, M.B., Cousens, R.D., Webber, B.L. 2014. Here be dragons: a tool for quantifying novelty due to covariate range and correlation change when projecting species distribution models. *Diversity and Distributions* 20(10):1147-1159.

- Moreno-Amat, E., Mateo, R.G., Nieto-Lugilde, D., Morueta-Holme, N., Svenning, J.C., García-Amorena, I. 2015. Impact of model complexity on cross-temporal transferability in Maxent species distribution models: An assessment using paleobotanical data. *Ecological Modelling* 312:308-317.
- Nogués-Bravo, D. 2009. Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography* 18(5):521-531.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., et al. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience* 51(11):933-938.
- Otto-Bliesner, B.L., Hewitt, C.D., Marchitto, T.M., Brady, E., Abe-Ouchi, A., Crucifix, M., Murakami, S., Weber, S.L. 2007. Last Glacial Maximum ocean thermohaline circulation: PMIP2 model intercomparisons and data constraints. *Geophysical Research Letters* 34(12):1-6.
- Owens, H.L., Campbell, L.P., Dornak, L.L., Saupe, E.E., Barve, N., Soberón, J., et al. 2013. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling* 263:10-18.
- Peterson, A.T. 2009. Phylogeography is not enough: The need for multiple lines of evidence. *Frontiers of Biogeography* 1(1):19-25.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Araújo, M.B. 2011. Ecological niches and geographic distributions. *Monographs in Population Biology* 49. Princeton University Press, Princeton.
- Peterson, A.T., Anamza, T. 2015. Ecological niches and present and historical geographic distributions of species: a 15-year review of frameworks, results, pitfalls, and promises. *Folia Zoologica* 64(3):207-217.
- Prates, I., Xue, A.T., Brown, J.L., Alvarado-Serrano, D.F., Rodrigues, M.T., Hickerson, M.J., Carnaval, A.C. 2016. Inferring responses to climate dynamics from historical demography in Neotropical forest lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(29):7978-7985.
- Svenning, J.C., Fløjgaard, C., Marske, K.A., Nógues-Bravo, D., Normand, S. 2011. Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quaternary Science Reviews* 30(21):2930-2947.
- Taylor, K.E., Stouffer, R.J., Meehl, G.A. 2012. An overview of CMIP5 and the experiment design. *Bulletin of the American Meteorological Society* 93(4):485-498.
- Thuiller, W., Brotons, L., Araújo, M. B., Lavorel, S. 2004. Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography* 27(2):165-172.
- Varela, S., Lobo, J.M., Hortal, J. 2011. Using species distribution models in paleobiogeography: a matter of data, predictors and concepts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 310(3-4), 451-463.
- Varela, S., Lima-Ribeiro, M.S., Terribile, L.C. 2015a. A short guide to the climatic variables of the Last Glacial Maximum for biogeographers. *PLoS one* 10(6):1-15.
- Varela, S., Terribile, L.C., de Oliveira, G., Diniz-Filho, J.A.F., González-Hernández, J., Lima-Ribeiro, M.S. 2015b. ecoClimat vs. Worldclim: variables climáticas SIG para trabajar en biogeografía. *Ecosistemas* 24(3): 88-92. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.11
- Veloz, S.D., Williams, J.W., Blois, J.L., He, F., Otto-Bliesner, B., Liu, Z. 2012. No-analog climates and shifting realized niches during the late quaternary: implications for 21st-century predictions by species distribution models. *Global Change Biology* 18(5):1698-1713.
- Waltari, E., Hijmans, R.J., Peterson, A.T., Nyári, Á.S., Perkins, S.L., Guralnick, R.P. 2007. Locating Pleistocene refugia: comparing phylogeographic and ecological niche model predictions. *PLoS one* 2(7):1-11.
- Williams, J.W., Jackson, S.T. 2007. Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5(9):475-482.
- Zurell, D., Elith, J., Schröder, B. 2012. Predicting to new environments: tools for visualizing model behaviour and impacts on mapped distributions. *Diversity and Distributions* 18(6):628-634.

## Apéndices

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

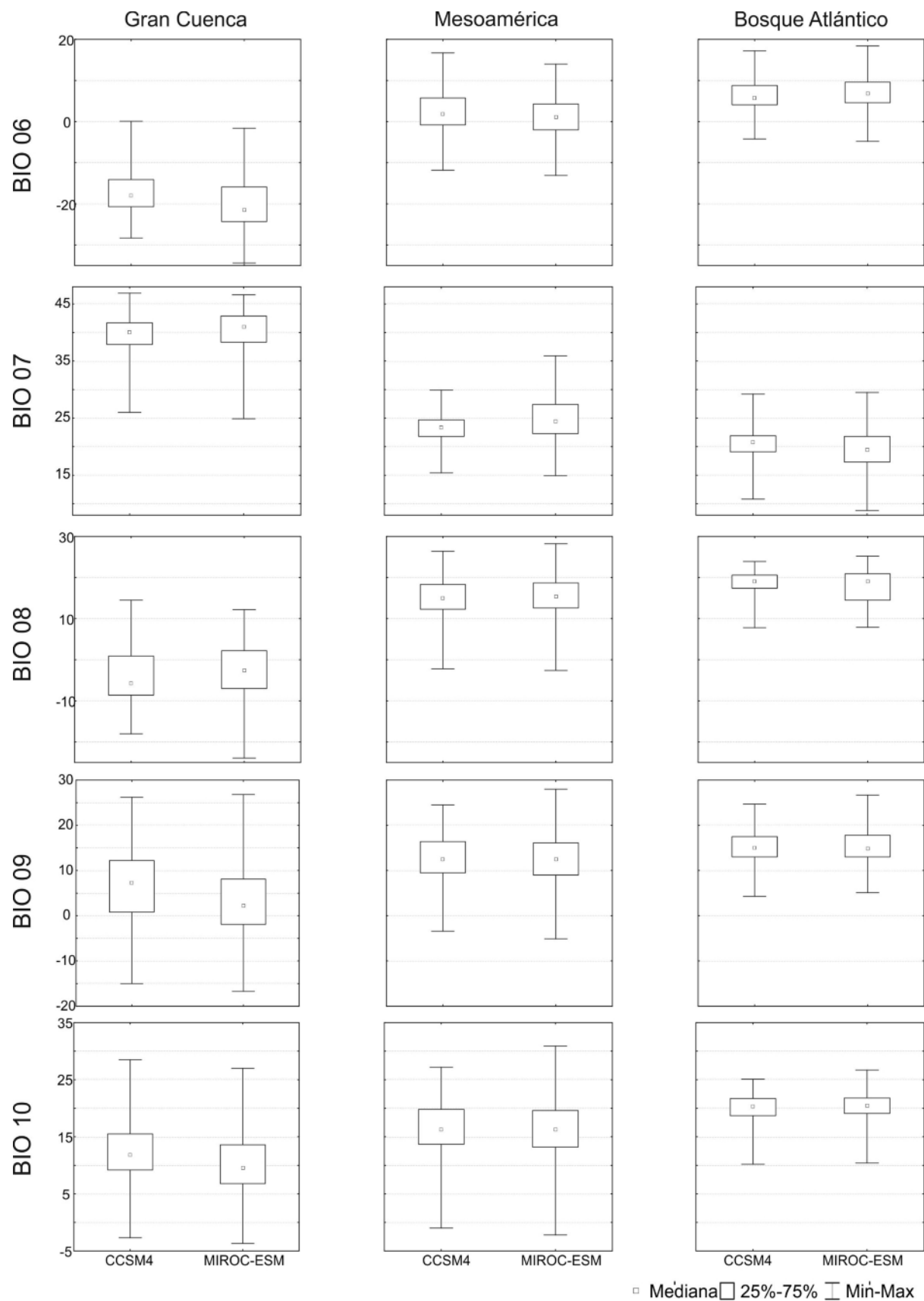
**Appendix 1.** Box-plots for the 19 bioclimatic variables (BIO 01 – BIO 19) according to two General Circulation Models (GCMs; CCSM4 and MIROC-ESM) for the three study areas. BIO 01, BIO 02, BIO 05 – BIO 11 are temperature in degrees Celsius; BIO 03 is a ratio; BIO 04 is standard deviation; BIO 12 –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



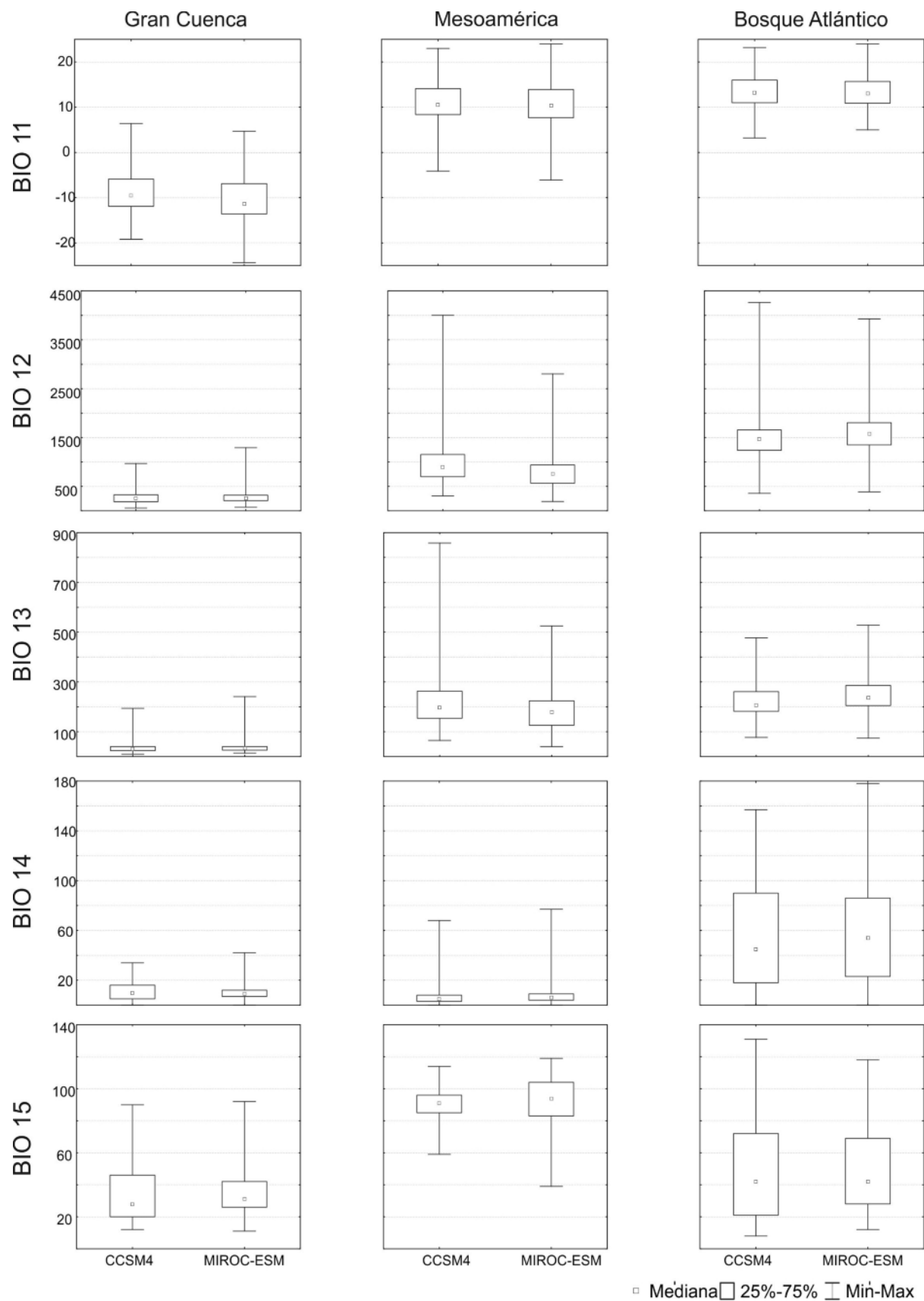
□ Mediana □ 25%-75% ┘ Min-Max



Continuación Apéndice 1.  
Appendix 1 Continuation.

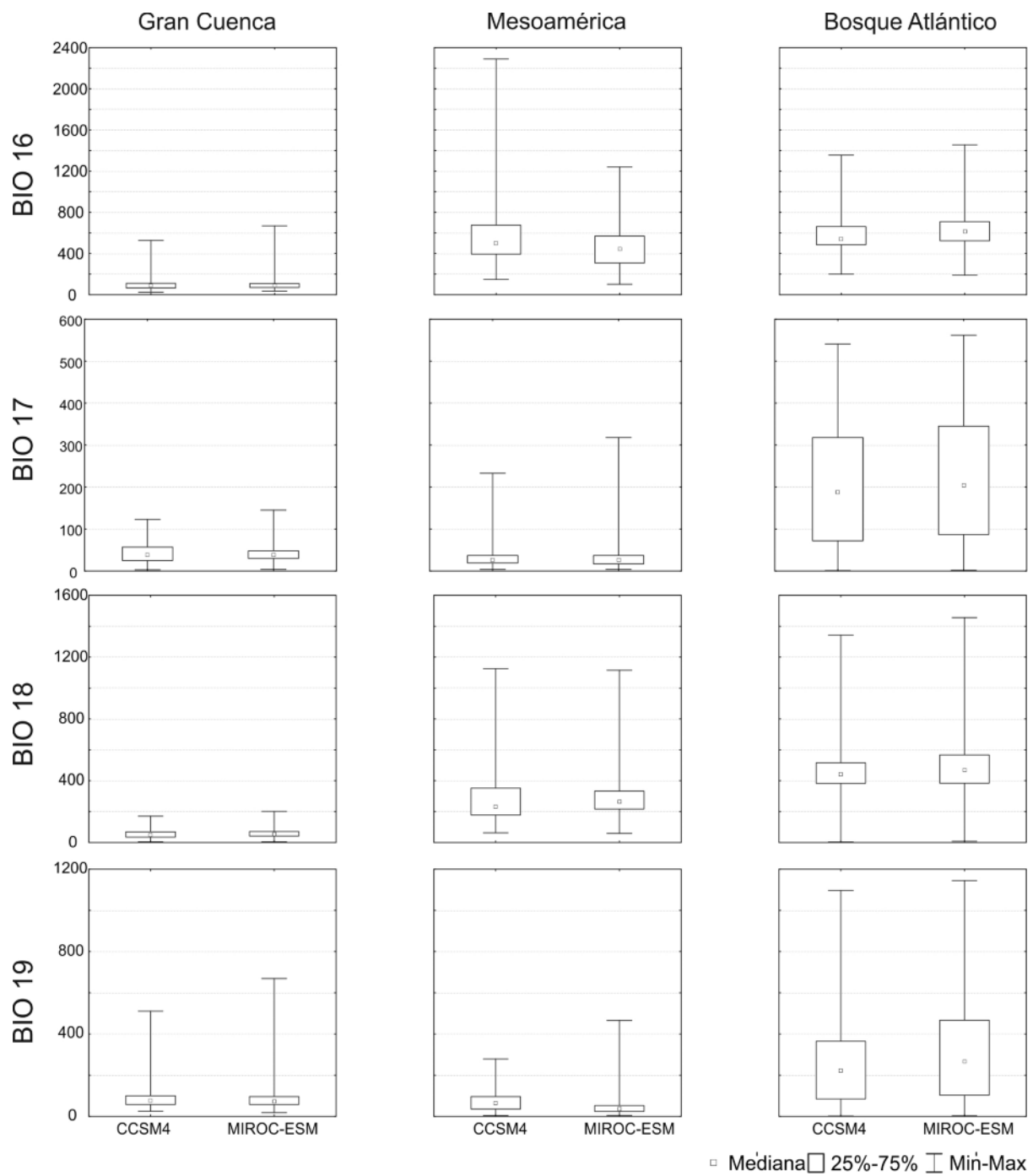


Continuación Apéndice 1.  
Appendix 1 Continuation.



## Continuación Apéndice 1.

## Appendix 1 Continuation.





**Apéndice 2.** Los artículos examinados para las tres áreas de estudio.**Appendix 2.** The articles examined for the three study areas

Área de estudio	Año, número: páginas (o DOI)	Revista
<b>Gran Cuenca</b>	2008, 36:148-161	<i>Journal of Biogeography</i>
	2010, 280:343-354	<i>Journal of Zoology</i>
	2010, 19:3421-3443	<i>Molecular Ecology</i>
	2011, 17:3486-3502	<i>Global Change Biology</i>
	2012, doi:10.5402/2012/528745	<i>Zoology</i>
	2012, 18:1139-1152	<i>Diversity and Distributions</i>
	2013, 69:502-513	<i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i>
	2013, 40:1298-1312	<i>Journal of Biogeography</i>
	2013, 109:949-967	<i>Biological Journal of the Linnean Society</i>
	2014, 68:2371-2385	<i>Evolution</i>
	2015, 42:1052-1065	<i>Journal of Biogeography</i>
	2015, 39:437-448	<i>Ecography</i>
<b>Mesoamérica</b>	2014, 106:196-210	<i>Journal of Heredity</i>
	2014, 23:4119-4136	<i>Molecular Ecology</i>
	2014, 41:2396-2407	<i>Journal of Biogeography</i>
	2014, 4:311-328	<i>Ecology and Evolution</i>
	2015, 254:86-98	<i>Zoologischer Anzeiger</i>
	2015, 64:245-258	<i>Folia Zoologica</i>
	2016, doi: 10.7717/peerj.1556	<i>PeerJ</i>
	2016, 99:76-88	<i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i>
	2016, 16:78	<i>BMC Evolutionary Biology</i>
	2016, 6:1104-1127	<i>Ecology and Evolution</i>
<b>Bosque Atlántico</b>	2010, 55:1018:1031	<i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i>
	2012, 62:880-888	<i>Molecular Phylogenetics and Evolution</i>
	2014, 112:656:665	<i>Heredity</i>
	2015, 15:695-710	<i>Organisms Diversity and Evolution</i>
	2015, 29:643:655	<i>Evolutionary Ecology</i>
	2016, 119:856-872	<i>Biological Journal of the Linnean Society</i>
	2016, 16:267	<i>BMC Evolutionary Biology</i>
	2016, 113:1008-1013	<i>PNAS</i>
	2016, 182:670-688	<i>Botanical Journal of the Linnean Society</i>