

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
ESCUELA NACIONAL DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
SECCIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO E INVESTIGACIÓN

“Ecología térmica de *Lithobates spectabilis* (anura: ranidae)
en dos hábitats contrastantes (matorral xerófilo y bosque de
pino) y su vulnerabilidad térmica ante el cambio climático”

T E S I S

Para obtener el título en:

Maestría en Biociencias

Presenta

Biól. Salcedo Eng Carlos

Director

Dr. Martínez Méndez Norberto



Campus Casco de Santo Tomás

Departamento de Zoología

Laboratorio de Bioconservación y Manejo



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de México, D.F. siendo las **13:00** horas del día **13** del mes de **junio del 2018** se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas para examinar la tesis titulada:

Ecología Térmica de *Lithobates spectabilis* (Anura: Ranidae) en dos hábitats contrastantes (matorral xerófilo y bosque de pino) y su vulnerabilidad térmica ante el cambio climático

Presentada por el alumno:

Salcedo

Apellido paterno

Eng

Apellido materno

Carlos

Nombre(s)

Con registro:

A	1	6	0	4	5	6
---	---	---	---	---	---	---

aspirante de:

Maestría en Biociencias

Después de intercambiar opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA

Director(a) de tesis

Dr. Norberto Martínez Méndez

Dr. Carlos Fabián Vargas
Mendoza

M. en C. Eduardo Soto Galera

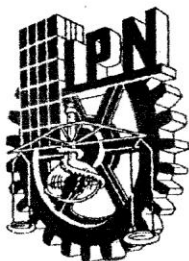
Dra. Alicia Callejas Chavero



Dr. Anibal Díaz de la Vega-Pérez

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

Dr. Gerardo Aparicio Ojores



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSTGRADO E
INVESTIGACION

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de México, D.F. el día 2 del mes de mayo del año 2018, el que suscribe **Carlos Salcedo Eng** alumno del Programa de **Maestría en Biociencias** con número de registro **A160456**, adscrito a la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, manifiesta que es autor intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del **Dr. Norberto Martínez Méndez** y cede los derechos del trabajo intitulado "**Ecología térmica de *Lithobates spectabilis* (Anura: Ranidae) en dos hábitats contrastantes (matorral xerófilo y bosque de encino) y su vulnerabilidad térmica ante el cambio climático**", al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: **nomartinezm@ipn.mx**, **calaveracuantica@hotmail.com** y **cse_oh@hotmail.com**. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Carlos Salcedo Eng

Dr. Norberto Martínez Méndez
Director de tesis

Agradecimientos

Agradezco al director de tesis, el Dr. Norberto Martínez Méndez por aceptarme como alumno de posgrado, gracias además por las enseñanzas, el apoyo y respaldo académico, la facilitación de las instalaciones y la fabricación de equipo indispensable para el proyecto además de la paciencia durante la realización del proyecto.

A mis padres y a mi familia que siempre me apoyan en todos mis proyectos, gracias por su apoyo moral necesarios para continuar siempre hacia adelante.

A los miembros de mi comité tutorial y jurado, por tomarse el tiempo de leer esta tesis y realizar las correcciones adecuadas al presente trabajo. Destacando el apoyo del Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega por su apoyo en campo para la recolecta y liberación de ejemplares así como la facilitación de las instalaciones de la Universidad Autónoma de Tlaxcala y al M. en C. Eduardo Soto Galera por la facilitación de las instalaciones del área técnica de la Colección de peces dulceacuícolas de la ENCB.

Al buen Pedro Jesús García Trejo y Moisés Becerril Cruz por su colaboración durante las salidas de campo ayudando en gran medida a la recolecta de ejemplares y obtención de datos, así como a los compañeros del posgrado.

Al proyecto “Fisiología y vulnerabilidad térmica al calentamiento global de *Lithobates spectabilis* (Anura: Ranidae) en dos hábitats contrastantes (Matorral xerófilo y bosque de pino) SIP20160070” financiado por la Secretaria de Investigación y Posgrado del Instituto Politécnico Nacional.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico que me fue proporcionado durante la realización de este proyecto.

A las autoridades civiles y militares del poblado de San Tadeo Huiloapan del municipio de Panotla en el estado de Tlaxcala y del municipio de Tecozautla en el estado de Hidalgo y a su amable gente que siempre nos brinda ayuda de toda índole durante nuestra estancia.

Índice

Contenido

Índice de tablas.....	1
Índice de figuras	4
1 Introducción.....	9
1.1 Cambio climático	9
1.2 Afectaciones a la biota.....	10
1.3 Ecofisiología y vulnerabilidad térmica de especies de vertebrados ectotermos.....	11
1.4 Vulnerabilidad térmica ante el cambio climático en especies de anfibios	16
1.5 Modelado de nicho	17
1.5.1 Datos ecofisiológicos para modelos mecanicistas.....	20
1.5.2 Tipos de algoritmos empleados en los modelos de nicho ecológico	22
1.5.2.2 GLM.....	23
1.5.2.3 GAM	25
1.5.2.4 Maxent	25
2 Antecedentes	27
3 Justificación.....	30
4 Hipótesis	31
5 Objetivo general.....	32
6 Objetivos particulares	32
7 Materiales y métodos.....	33
7.1 Especie a estudiar	33
7.2 Modelo correlativo	33
7.2.1 Obtención de datos	33
7.2.2 Modelos de distribución correlativos	34
7.2.3 Modelado de nicho ecológico actual y futuro.....	37
7.3 Modelo mecanicista.....	39
7.3.1 Ecología térmica.....	39
7.4 Generación de capas ecofisiológicas y selección de capas para el modelo de nicho ecológico mixto	48
7.5 Generación del modelo de nicho ecológico mixto	50

7.6	Protocolo de bioseguridad.....	51
7.7	Análisis estadístico	52
7.7.1	Análisis estadísticos a los datos de temperaturas críticas.....	52
7.7.2	Comparación entre el desempeño locomotor en los diferentes tratamientos térmicos	52
7.7.3	Diferencias entre la temperatura preferencial y temperatura registradas en campo.	53
8	Resultados.....	55
8.1	Base de datos de registros de colecta de <i>L. spectabilis</i>	55
8.2	Delimitación del área de accesibilidad de <i>L. spectabilis</i> (área M).....	55
8.3	Selección de las capas bioclimáticas empleadas en el modelo.....	57
8.4	Mapas de distribución potencial (Modelo correlativo).....	60
8.4.1	Mapa de distribución potencial actual de <i>L. spectabilis</i>	60
8.4.2	Mapa de distribución potencial de <i>L. spectabilis</i> , escenarios futuros ACCESS 1-0, periodo 2050	62
8.4.4	Mapa de distribución potencial de <i>L. spectabilis</i> , escenarios futuros MIROC5, periodo 2050.....	70
8.4.5	Mapa de distribución potencial de <i>L. spectabilis</i> , escenarios futuros MIROC5, periodo 2070.....	74
8.4.7	Pérdidas de sitios de idoneidad por pixel	78
8.5	Modelo mecanicista.....	80
8.7	Desempeño locomotor.....	83
8.8	Temperatura preferida	86
8.9	Modelos de pérdida de agua	89
8.9.1	Calibración de los modelos de pérdida de agua	89
8.9.2	Modelos de variación térmica en campo	91
8.10	Modelo de nicho ecológico mixto.....	94
8.10.1	Selección de capas a emplear	94
8.10.2	Modelado de nicho ecológico mixto	95
8.10.2.1	Modelo de nicho ecológico mixto, periodo actual.....	95
8.10.2.2	Modelo de nicho ecológico mixto, escenario ACCESS 0-1, periodo 2050 rcp 4.5	98
8.10.2.3	Modelo de nicho ecológico mixto, escenario ACCESS 0-1, periodo 2070 rcp 4.5	100

8.10.2.4	Modelo de nicho ecológico mixto, escenario ACCESS 0-1, periodo 2050 rcp 8.5	102
8.10.2.5	Modelo de nicho ecológico mixto, escenario ACCESS 0-1, periodo 2070 rcp 8.5	104
8.10.2.6	Modelo de nicho ecológico mixto, escenario MIROC5, periodo 2050 rcp 4.5	106
8.10.2.7	Modelo de nicho ecológico mixto, escenario MIROC5, periodo 2070 rcp 4.5	108
8.10.2.8	Modelo de nicho ecológico mixto, escenario MIROC5, periodo 2050 rcp 8.5	110
8.10.2.9	Modelo de nicho ecológico mixto, escenario MIROC5 2070 rcp 8.5	112
8.10.2.10	Pérdidas de sitios de idoneidad por pixel	115
8	Discusión	117
9	Conclusiones	130
10	Glosario	131
12	Anexo	132
13	Bibliografía	142

Índice de tablas

Tabla 1. Número de registros de las bases de datos de <i>L. spectabilis</i>	55
Tabla 2. Cuencas y subcuencas hidrológicas de México empleadas para la delimitación del área de accesibilidad de <i>L. spectabilis</i>	57
Tabla 3: Variables con mayor valor de loadings.....	58
Tabla 4. Capas obtenidas del ACP y capas que no se correlacionan con estas, obtenidas por la correlación de Pearson ($r \leq 0.8$).....	59
Tabla 5. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad para el periodo actual. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.	61
Tabla 6. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.....	63
Tabla 7. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.	65
Tabla 8. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.	67
Tabla 9. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.	69
Tabla 10. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.	71
Tabla 11. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.	73
Tabla 12. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.	75
Tabla 13. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.	77
Tabla 14. Datos registrados en campos de <i>L. spectabilis</i> de la población de San Tadeo Huiloapan, Tlaxcala.....	80

Tabla 15. Promedio de las temperaturas tomadas en campo para ambas poblaciones.	81
Tabla 16. Promedios de la longitud y peso promedios de los ejemplares antes y al final del periodo de cautiverio.	81
Tabla 17. Diferencias entre las temperaturas críticas registradas para <i>L. spectabilis</i> de las localidades de Panotla, Tlaxcala y Tecozautla, Hidalgo.	82
Tabla 18. Temperatura críticas registradas para <i>L. spectabilis</i> a partir de los datos obtenidos de ambas localidades.	82
Tabla 19. Prueba de Wilcoxon para detectar diferencias entre los tratamientos térmicos en el desempeño locomotor evaluando la longitud de salto, en amarillo aquellos valores no significativos.	83
Tabla 20. Prueba de Wilcoxon pareada para detectar diferencias entre los tratamientos térmicos en el desempeño locomotor evaluando la rapidez de salto, en amarillo aquellos valores no significativos.	84
Tabla 21. Prueba de Wilcoxon pareada para detectar diferencias entre los tratamientos térmicos en el desempeño locomotor evaluando la rapidez de salto, en amarillo aquellos valores no significativos.	85
Tabla 22. Datos obtenidos sobre la temperatura preferencial del sustrato de <i>L. spectabilis</i> de la población proveniente de bosque de pino, Panotla, Tlaxcala.	87
Tabla 23. Datos obtenidos sobre la temperatura preferencial del sustrato de <i>L. spectabilis</i> de la población proveniente de matorral xerófilo, Tecozautla, Hidalgo.	87
Tabla 24. Temperaturas corporales de los ejemplares al final del experimento, los ejemplares debieron termorregularse hasta obtener la temperatura preferida de <i>L. spectabilis</i> de la población de San Tadeo Huiloapan.	88
Tabla 25. Promedio de las temperaturas registradas, estimadas como temperaturas preferenciales de <i>L. spectabilis</i> de las población de San Tadeo Huiloapan, Tlaxcala y Tecozautla, Hidalgo.	88
Tabla 26. Estadísticos de los modelos en comparación con un organismo vivo.	89
Tabla 27. Estadísticos de los modelos en comparación con un organismo vivo.	94
Tabla 28. Valores estadísticos de las pruebas de evaluación del modelo mixto para el periodo actual.	95
Tabla 29. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.	97
Tabla 30. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.	99
Tabla 31. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.	101

Tabla 32. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.....	103
Tabla 33. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.....	105
Tabla 34. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.....	107
Tabla 35. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.....	109
Tabla 36. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.....	111
Tabla 37. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km ²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.....	113
Tabla 38. Valores estadísticos de las pruebas de evaluación del modelo mixto para el escenario ACCES01 periodo 2050 rcp 4.5.....	114

Índice de figuras

Figura 1. Diagrama de BAM, en el cual se muestra de manera gráfica las interacciones de los factores que determinan la presencia de una especie: A) factores abióticos, B) interacciones bióticas positivas, M) área de accesibilidad de la especie, Go) área ocupada, G ₁) área invadible. Tomado de Peterson, 2011.	19
Figura 2. Mapa del sitio de colecta, el alfiler azul superior izquierdo indica el extremo norte del área de muestreo, mientras que el alfiler azul inferior derecho indica el extremo sur del sitio de muestreo (mapa generado por Google Earth).....	40
Figura 3. Mapa del sitio de colecta, Municipio de Tecozautla, Hidalgo, el alfiler amarillo superior izquierdo indica el extremo norte del área de muestreo, mientras que el alfiler amarillo inferior derecho indica el extremo sur del sitio de muestreo (mapa generado por Google Earth).....	41
Figura 4. Delimitación del área M de la especie en relación a las Subcuencas hidrológicas de México.	56
Figura 5. Cuencas y subcuencas hidrológicas de México empleadas para la delimitación del área de accesibilidad de <i>L. spectabilis</i>	56
Figura 6. Biplot del análisis de componentes principales, las flechas rojas representan los valores score de cada variable.	59
Figura 7. Mapa de distribución potencial actual de <i>L. spectabilis</i> , escala 1:4,000 000 (ROC: 0.831, ROC parcial: 1.549601).....	61
Figura 8. Mapas de distribución potencial de <i>L. spectabilis</i> escenario ACCESS 1-0 modelo de nicho ecológico periodo 2050, rcp 4.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.831, ROC parcial: 1.442973).....	63
Figura 9. Mapas de distribución potencial de <i>L. spectabilis</i> escenario ACCESS 1-0 modelo de nicho ecológico periodo 2050, rcp 8.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.832, ROC parcial: 1.456525).....	65
Figura 10. Mapas de distribución potencial de <i>L. spectabilis</i> escenario ACCESS 1-0 modelo de nicho ecológico periodo 2070, rcp 4.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.832, ROC parcial: 1.455608).....	67
Figura 11. Mapas de distribución potencial de <i>L. spectabilis</i> escenario ACCESS 1-0 modelo de nicho ecológico periodo 2070, rcp 8.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.832, ROC parcial: 1.456525).....	69
Figura 12. Mapas de distribución potencial de <i>L. spectabilis</i> escenario MIROC5 modelo de nicho ecológico periodo 2050, rcp 4.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.832, ROC parcial: 1.456525).....	71
Figura 13. Mapas de distribución potencial de <i>L. spectabilis</i> escenario MIROC5 modelo de nicho ecológico periodo 2050, rcp 8.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.839, ROC parcial: 1.489859).....	73

Figura 14. Mapas de distribución potencial de <i>L. spectabilis</i> escenario MIROC5 modelo de nicho ecológico periodo 2070, rcp 4.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.839, ROC parcial: 1.39561).....	75
Figura 15. Mapas de distribución potencial de <i>L. spectabilis</i> escenario MIROC5 modelo de nicho ecológico periodo 2070, rcp 8.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.839, ROC parcial: 1.426481).....	77
Figura 16. Número de pixeles sitios de idoneidad de media a alta para los diferentes modelos generados, del lado izquierdo los modelos generados en los escenarios ACCESS 0-1, del lado derecho los modelos generados con los escenarios MIROC5.	79
Figura 17. Número de pixeles sitios de idoneidad de media y alta para los diferentes modelos generados, del lado izquierdo los modelos generados en los escenarios ACCESS 0-1, del lado derecho los modelos generados con los escenarios MIROC5.	79
Figura 18. Curvas de desempeño locomotor empleando como carácter respuesta la longitud de salto y como criterio de selección el valor de r cuadrada ($R^2= 0.672$) el índice AIC (n=13, AIC= 4054.663, $\Delta AIC= 0$).	84
Figura 19. Curvas de desempeño locomotor empleando como carácter respuesta la longitud de salto como criterio de selección el valor de r cuadrada ($r= 0.594943$) el índice AIC (n=13, AIC= 4017.315, $\Delta AIC= 0$).	85
Figura 20. Curvas de desempeño locomotor con datos de ambas empleando como carácter respuesta la longitud de salto como criterio de selección el valor de r cuadrada ($R^2= 0.6257$) el índice AIC (n=13, AIC= 8088.193, $\Delta AIC= 5.324$).	86
Figura 21. Comportamiento de la variación de los modelos de agar comparados con la variación térmica de un ejemplar vivo, modelo agar 2% $R^2 = 0.649$, modelo agar 3% $R^2 = 0.859$, modelo agar 4% $R^2 = 0.839$	89
Figura 22. Comportamiento de los modelos de agar comparados con un ejemplar vivo con respecto a la pérdida de agua.	90
Figura 23. Comportamiento térmico de los modelos de agar colocados en campo en la sombra en la localidad de San Tadeo Huiloapan en el municipio de Panotla, Tlaxcala, a) modelos en sol directo b) modelos en la sombra . Te) Temperatura aire, Tms) Temperatura del modelo de agar sobre un sustrato seco, Tmh) Temperatura del modelo de agar sobre un sustrato húmedo. El rectángulo blanco representa las tolerancias térmicas (32.94-9.83°C), el rectángulo amarillo representa el intervalo de temperaturas corporales que se registraron en campo para la especie en ambas localidades (19.7-29.1°C).	92
Figura 24. Comportamiento térmico de los modelos de agar colocados en campo en la sombra en la localidad del municipio de Tecozautla, Hidalgo, a) modelos en sol directo b) modelos en la sombra. Te) Temperatura aire, Tms) Temperatura del modelo de agar sobre un sustrato seco, Tmh) Temperatura del modelo de agar sobre un sustrato húmedo. El rectángulo blanco representa las tolerancias térmicas (32.94-	

9.83°C), el rectángulo amarillo representa el intervalo de temperaturas corporales que se registraron en campo para la especie en ambas localidades (19.7-29.1°C). 93

Figura 25. Modelos de nicho ecológico mixto para el periodo actual, algoritmo GAM. 97

Figura 26. Modelos de nicho ecológico ACCESS 0-1 para el periodo 2050, rcp 4.5. 99

Figura 27. Modelos de nicho ecológico ACCESS 0-1 para el periodo 2070 rcp 4.5.101

Figura 28. Modelos de nicho ecológico ACCESS 0-1 para el periodo 2050 rcp 8.5.103

Figura 29. Modelos de nicho ecológico escenario ACCESS 0-1 para el periodo 2070 rcp 8.5. 105

Figura 30. Modelos de nicho ecológico escenario MIRCO5 para el periodo 2050 rcp 4.5. 107

Figura 31. Modelos de nicho ecológico escenario MIROC5 para el periodo 2070 rcp 4.5. 109

Figura 32. Modelos de nicho ecológico MIROC5 para el periodo 2050 rcp 8.5..... 111

Figura 33. Modelos de nicho ecológico escenario MIROC05 para el periodo 2070 rcp 8.5. 113

Figura 34. Pérdida de sitios de idoneidad por pixel en los diferentes modelos generados por el algoritmo GAM. Del lado izquierdo los modelos generados en los escenarios ACCESS 0-1, mientras que en el lado derecho se observan los modelos generados con los escenarios MIROC5..... 116

Figura 35. Pérdida de sitios de idoneidad por pixel en los diferentes modelos generados por el algoritmo GAM. Del lado izquierdo los modelos generados en los escenarios ACCESS 0-1, mientras que en el lado derecho se observan los modelos generados con los escenarios MIROC5..... 116

Resumen

Los anfibios son uno de los grupos de vertebrados más susceptibles al cambio climático debido a su elevada vulnerabilidad térmica. Los métodos empleados para estimar el impacto del cambio climático sobre las poblaciones de anfibios incluyen estudios sobre ecología térmica y modelado de nicho ecológico ante distintos escenarios de cambio climático. En el presente trabajo se evaluó la vulnerabilidad ante el cambio climático del anuro *Lithobates spectabilis* por medio de estas dos aproximaciones. Se estimaron las termotolerancias de la especie (TC_{min} : 9.83°C y TC_{max} : 32.94°C), la temperatura preferida (24.9 °C) y la curva de desempeño locomotor de la especie en dos poblaciones de hábitats contrastantes (matorral xerófilo y bosque de pino-encino), dichos datos se emplearon para generar capas ecofisiológicas para la especie. Además, se desarrollaron modelos de nicho correlativos y mixtos para el presente y futuro para la especie *L. spectabilis* en el periodo actual y los periodos futuros en los años 2050 y 2070 en los rcp 4.5 y 8.5. Para ambos modelos se generó una base de datos de presencia de la especie de datos únicos a 30 arcos de segundo (299 registros), se delimitó el área de accesibilidad de la especie (área M) obtenida a partir de la capa de subcuencas hidrológicas de México del INEGI. En el caso de el modelo correlativo se emplearon 19 capas bioclimáticas y una capa altitudinal las cuales fueron cortadas a tamaño del área M, finalmente se realizó el modelo correlativo con el programa Maxent 3.3.3k. Mientras que para el modelo de nicho ecológico mixto además de las capas antes mencionadas se emplearon las capas ecofisiológicas generadas a partir de los datos obtenidos de los ejemplares en las pruebas realizadas en el laboratorio.

Abstract

Amphibians are one of the groups of vertebrates most susceptible to climate change due to their high thermal vulnerability. The methods used to estimate the impact of climate change on amphibian populations include studies on thermal ecology and ecological niche modeling in the face of different climate change scenarios. In the present work, the vulnerability to climate change of the anurole *Lithobates spectabilis* was evaluated by means of these two approaches. The thermotolerances of the species were estimated (TCmin: 9.83°C and TCmax: 32.94°C), the preferred temperature (24.9°C) and the locomotor performance curve of the species in two populations of contrasting habitats (xerophytic scrub and pine-oak forest).), these data were used to generate ecophysiological layers for the species. In addition, correlated and mixed niche models were developed for the present and future for the species *L. spectabilis* in the current period and future periods in the years 2050 and 2070 in the rcp 4.5 and 8.5. For both models a database of presence of the unique data species was generated at 30 arcs of second (299 records), the area of accessibility of the species (area M) obtained from the hydrological sub-basin layer was delimited. Mexico of the INEGI. In the case of the correlative model, 19 bioclimatic layers and an altitudinal layer were used, which were cut to the size of the M area, and finally the correlation model was made with the Maxent 3.3.3k program. While for the mixed ecological niche model, in addition to the aforementioned layers, the ecophysiological layers generated from the data obtained from the specimens were used in the tests carried out in the laboratory.

1 Introducción

1.1 Cambio climático

El cambio climático se refiere a las variaciones y cambios estadísticamente perceptibles de las condiciones meteorológicas con respecto al intervalo de valores frecuentemente registrados a nivel local y global por periodos de tiempo prolongados, además estas variaciones son perdurables (periodos superiores a décadas) (Jones *et al.*, 2001; Blaustein *et al.*, 2010; IPCC, 2014). Este fenómeno puede clasificarse en dos tipos: el cambio climático antropogénico y el cambio climático natural, aunque existen diversas posturas sobre este tema (Alley *et al.*, 1997; Zachos *et al.*, 2001; Barnet *et al.*, 2001; Blaustein *et al.*, 2010); se han realizado modelos que tratan de relacionar el aumento de las temperaturas históricas con fenómenos naturales tales como los ciclos solares, el vulcanismo y la liberación de gases de efecto invernadero por la actividad biológica del planeta, o bien factores antropogénicos principalmente aumentos en las concentraciones de gases de efecto invernadero derivados de la actividad industrial (Alley *et al.*, 1997; Crowley, 2000; Barnet *et al.*, 2001; Jones *et al.*, 2001; Zachos *et al.*, 2001). Para el hemisferio norte existe un modelo que sugiere la relación entre el aumento de las temperaturas registradas desde el año 1700 al 2000 con diversos factores naturales y antropogénicos (Crowley, 2000). Dicho modelo muestra una relación entre la variación térmica y los fenómenos naturales asociados al cambio climático para el periodo de 1700 a 1850, mientras que por otro lado existe una relación entre el aumento de gases de efecto invernadero producto de la actividad humana con el aumento de las temperaturas a para el periodo de 1850 al 2000 (Crowley, 2000; Beer *et al.*, 2000; Ring, 2002; Bar-Matthews, 2003; Martínez-

Meyer, 2005). Desde el año 1988 se formó el Grupo Intergubernamental de expertos sobre el Cambio Climático o IPCC por sus siglas en inglés (Intergovernmental Panel on Climate Change) gracias a la colaboración de las Naciones Unidas y la Organización Mundial de Meteorología, el cual se encarga de estudiar y analizar los datos recabados a nivel mundial sobre el cambio climático (IPCC, 2014). El cambio climático antropogénico se atribuye al aumento acelerado de gases de efecto invernadero en la atmósfera derivado del crecimiento demográfico, la urbanización, la industrialización y el uso de combustibles fósiles (Crowley, 2000; Jones *et al.*, 2001; Johns *et al.*, 2003).

Las actividades humanas que se considera contribuyen al cambio climático se pueden clasificar en dos tipos las actividades, las actividades de “relación A” (statement A): a las cuales se les atribuyen las emisiones de gases de efecto invernadero que contribuyen de manera directa al cambio climático (IPCC, 2002; IPCC, 2014). Mientras que las de “relación B” (statement B): son aquellas actividades humanas de las que se saben tienen un impacto indirecto en el cambio climático (IPCC, 2002; IPCC, 2014). Se estima que de 1880 a 2014 el incremento en la temperatura anual de la tierra fue de 0.8 °C según la NASA y la NOAA, siendo los años más calurosos 2005, 2010 y 2014, concluyendo el siglo con un aumento de 1 – 4 °C (Stocker, *et al.*, 2013; IPCC, 2014; NASA, 2015; NOAA, 2016).

1.2 Afectaciones a la biota

El IPCC realizó una revisión de 2500 estudios sobre las alteraciones de los sistemas biológicos por efectos del cambio climático, dichos estudios contemplaron

533 taxones de zonas templadas (59 plantas, 47 invertebrados, 29 anfibios y reptiles, 388 aves y 10 especies de mamíferos) con seguimientos en el comportamiento poblacional de las especies e información de las variaciones térmicas ambientales en el área de estudio por un lapso de tiempo de 20 años o más (IPCC, 2002; Gian *et al.*, 2002; IPCC, 2014). Dichos estudios mostraron una correlación estadística entre el comportamiento anormal de las poblaciones y la variación de la temperatura. Por lo menos el 80% de los taxones analizados mostraron cambios en los parámetros biológicos medidos como fueron: 1) variaciones en la época de cría, 2) cambio de las pautas migratorias, 3) cambios en la distribución espacio temporal de las especies de plantas y animales y 4) cambios en la morfometría de las especies (IPCC, 2002; IPCC, 2014).

Como resultado de las alteraciones en la temperatura global gran parte de la biota se ha visto afectada por la fragmentación de poblaciones, disminución o ampliación de las áreas distribución y en algunos casos extinciones locales (Grabherr *et al.*, 2001; Parmesan y Yohe, 2003; Konvicka *et al.*, 2003; Franco *et al.*, 2006; Pino *et al.*, 2008; Virkkala *et al.*, 2010; Sinervo *et al.*, 2010; Brusca *et al.*, 2013).

1.3 Ecofisiología y vulnerabilidad térmica de especies de vertebrados ectotermos

Según la teoría metabólica de la ecología (Allen *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2004), la mayoría de los patrones biológicos de las especies se encuentran mediados por sus tasas metabólicas y en el caso de los organismos ectotermos la tasa metabólica está relacionada con su temperatura corporal, afectando a las especies a diferentes niveles (individuos, poblaciones, comunidades y ecosistemas)

(Brown *et al.*, 2004; Schulte *et al.*, 2011; Puurtinen *et al.*, 2015). Hay evidencia de que temperatura ambiental puede ser una fuerza de selección sobre los caracteres ecofisiológicos, etológicos y reproductivos de las especies ectotermas probado principalmente en reptiles, (Angilletta *et al.*, 2004; Schulte *et al.*, 2011; Clusellas *et al.*, 2011; Herrel y Bonneaud, 2012; Careau *et al.*, 2012).

Existe evidencia de que en algunas especies ectotermas, la temperatura tiene efectos sobre algunos caracteres morfométricos como lo predice la ley de Bergamm y la ley de Allen (Angilletta *et al.*, 2004; Cruz *et al.*, 2005; Pincheira *et al.*, 2007; Pincheira *et al.*, 2008). Ambas leyes suponen que las variaciones morfométricas de las especies y en ocasiones de las poblaciones están directamente asociadas a la conservación de la temperatura corporal. La ley de Bergamm, propone que los organismos de mayor tamaño serán más abundantes en las zonas frías por la capacidad para conservar su temperatura corporal en contraparte los organismos de pequeño tamaño serán más abundantes en zonas cálidas pues por su pequeño tamaño les permite ganar o perder temperatura fácilmente (Laugen *et al.*, 2005; Adams y Church, 2007; Alho *et al.*, 2011; Vinarski, 2013). Por su parte la ley de Allen determina que los organismos que viven en ambientes fríos suelen presentar extremidades más cortas para evitar la pérdida de temperatura, mientras que los organismo de zonas cálidas suelen presentar extremidades de mayor tamaño (Alho *et al.*, 2011). Si bien ambas leyes se propusieron para especies endotermas muchas especies ectotermas muestran dichos patrones, siendo más evidente la ley de Bergamm dentro de los reptiles (testudinos y en algunas especies de squamatas se da el efecto inverso) y en menor medida en los anfibios (principalmente los urodelos

aunque existen algunos linajes de anuros que cumplen con dicha regla) (Ashton y Feldman ,2003; Laugen *et al.*, 2005; Adams y Church, 2007; Vinarski, 2013). Mientras que en el caso de la ley de Allen se han observado indicios en algunos anuros aunque esta ley esta mas estudiada en ectotermos invertebrados (Alho *et al.*, 2011).

Algunos autores consideran que la temperatura ambiental influye en la tasa de especiación, basándose en el hecho de que las zonas con temperaturas altas presentan mayor riqueza y mayores tasas de especiación que las zonas con temperaturas bajas (Farrell *et al.*, 1992; Ricklefs y Schluter, 1993; Wiens y Donoghue 2004; Gary *et al.*, 2007). Algunas hipótesis afirman que las temperaturas intervienen en la aparición y selección de mutaciones en el DNA, como lo propone la hipótesis de velocidad evolutiva, la cual afirma que las temperaturas relativamente altas aumentan la tasa de mutación en el DNA genómico y mitocondrial debido a la cinética química y al aumento de radicales libres derivados de la tasa metabólica (Rohde, 1992; Hillebrand, 2004; Gillooly *et al.*, 2005; Gary *et al.*, 2007; Gillman y Wrigth, 2014; Puurtinen *et al.*, 2015). Por otra parte, la hipótesis de la robustez mutacional propone que la temperatura funge como presión selectiva sobre las proteínas codificadas afectando su termoestabilidad, ya que las proteínas suelen perder termoestabilidad al sufrir substituciones de aminoácidos (Besenmatter *et al.*, 2007; Puurtinen *et al.*, 2015). Por lo que a pesar de que el genoma permita la producción de variantes proteicas nuevas (algunas potencialmente benéficas) solo las proteínas termoestables se podrán expresar. Cabe mencionar que, está pérdida de termoestabilidad será más perjudicial para una proteína cuya estructura anterior

era termolábil que para una proteína cuya estructura anterior era termoestable (Besenmatter *et al.*, 2007; Geiler-Samerotte, 2011; Puurtinen *et al.*, 2015).

La temperatura además de contribuir con la aparición, fijación y eliminación de ciertos caracteres en las especies ectotermas, también influye en el desempeño de los organismos ectotermos sobre sus actividades diarias en todas las fases de su ciclo de vida, debido a que el metabolismo de estos organismos está directamente relacionado con la temperatura corporal la cual a su vez depende directamente de factores ambientales ya que carecen de mecanismos de termogénesis, por lo que el aumento de la temperatura corporal y su termorregulación es prácticamente conductual y ligada a fuentes térmicas externas (Brattstrom, 1963; Kearney y Porter, 2009). En este sentido las especies de vertebrados ectotermas aprovechan distintos mecanismos físicos para aumentar su temperatura corporal, tales como la radiación, la conducción y la convección, En algunas especies se presentan mecanismos propios para la termorregulación corporal ya sea con la evaporación de líquidos de la piel o al cambiar la coloración de la piel para absorber o reflejar mayor cantidad del espectro de luz (Brattstrom, 1963; Zug *et al.*, 2001; Kearney y Porter, 2009).

Los organismos ectotermos en general pueden clasificarse en dos grandes grupos según la fuente de energía que utilizan para aumentar su temperatura corporal: 1) organismos heliotérmicos los cuales emplean la radiación solar como fuente de calor y 2) organismos tigmotérmicos los cual emplean superficies de mayor temperatura como fuente de calor (Sinsch, 1989; Zug, 2001; Kearney y Porter, 2009). A partir de estas fuentes térmicas los vertebrados ectotermos presentaran dos tipos de estrategias conductuales de regulación térmica, las cuales pueden ser:

termorregulación activa en la cual los ejemplares se termorregulan activamente y pueden superar la temperatura ambiental y la termorregulación pasiva (termoconformismo) en la que la temperatura corporal aumenta a la par de la temperatura ambiental (Huey y Slatkin 1976; Zug *et al.*, 2001). Además los organismos ectotermos presentan un desempeño diferencial dependiendo de sus requerimientos térmicos (sensibilidad térmica), por lo que pueden ser: 1) termogeneralistas que son organismos que tienen un desempeño adecuado en un amplio intervalo de temperaturas; 2) termoespecialistas los cuales requieren un intervalo muy reducido de temperaturas para tener un desempeño adecuado (Gilchrist, 1995; Izem y Kingslover, 2005; Clavel y Devictor, 2011; Sebacher *et al.*, 2015).

En las especies ectotermas como es el caso de los anfibios la temperatura corporal influye en el desempeño locomotor, la tasa metabólica, el sistema inmune, el crecimiento y la reproducción (Espinoza y Tracy, 1997). Además, en el caso específico de los anfibios la temperatura ambiental está íntimamente relacionada con el equilibrio hídrico de los anfibios debido a la permeabilidad de la piel y los índices de evaporación (Shoemaker *et al.*, 1992). Diversos estudios asocian las extinciones de algunas especies ectotermas al aumento de temperaturas locales y globales pues estas afectan indirectamente la tasa de reclutamiento de las especies ectotermas (Bickford *et al.*, 2010; Clusellas *et al.*, 2011; Sinervo *et al.*, 2011; IPCC, 2014). Incluso se ha obtenido un modelo de extinción para reptiles con el que se puede estimar las tasas de extinción a futuro (Sinervo *et al.*, 2010; Sinervo *et al.*, 2011).

1.4 Vulnerabilidad térmica ante el cambio climático en especies de anfibios

Debido a la abundante evidencia sobre los efectos de la temperatura en los vertebrados ectotermos, se conjetura el impacto que tendrá el cambio climático sobre las poblaciones de estos, especialmente sobre las especies de anfibios, pues diversos autores consideran que el grupo de vertebrados más susceptible ante el cambio climático son los anfibios. En el mundo se conocen cerca de 7187 especies de anfibios en el mundo de los cuales 6333 especies son anuros. Nuestro país cuenta con 236 especies de anuros de los cuales 139 especies son endémicas de nuestro país. México dichas variaciones térmicas a nivel global y local podrían afectar dos procesos fisiológicos que son particularmente sensibles a las variaciones térmicas en los anfibios: la reproducción y el crecimiento (Berven *et al.*, 1979; Rome *et al.*, 1992). Los ciclos reproductivos se ven afectados por los aumentos de temperatura, ya que la temperatura afecta las concentraciones de la hormona hipotalámica (GnRH) la cual actúa directamente sobre las gónadas desfavoreciendo la gametogénesis (Herman, 1992; Jorgensen, 1992). El cambio en la estacionalidad climática afecta la hibernación y los ciclos reproductivos de muchas especies pues dependen de estímulos ambientales para ambos procesos. Las puestas de huevos también se ven afectadas por la desecación de los cuerpos de agua, aunado a esto se estima que los problemas asociados a micosis en puestas de anfibios podrían aumentar debido al cambio climático (Pounds *et al.*, 2006; Skerratt *et al.*, 2007; Bickford *et al.*, 2010).

Por otra parte, la desecación también, podría repercutir en el desarrollo larval de los anfibios ya que al disminuir el espacio disponible, disminuirá la cantidad de oxígeno disponible en el agua así como la cantidad de recursos disponibles en el medio (McDiarmid y Altig 1999; Sanuy *et al.*, 2008; Bickford *et al.*, 2012), lo cual podría causar que las larvas presentarán interacciones interespecíficas negativas tales como la competencia o la depredación con otras especies de anfibios cuando se presentan poblaciones simpátricas (Rome *et al.*, 1992; Beebee, 1995; Carey *et al.*, 2003; Brook *et al.*, 2008, Laurance y Useche, 2008; Bickford *et al.*, 2010; Frost, 2013).

1.5 Modelado de nicho

Existen diversas formas de conocer las afectaciones del cambio climático sobre las poblaciones de distintos organismos como es el caso de los anfibios, uno de los métodos más empleados es por medio de los modelos de nicho ecológico. Existen diversos conceptos de nicho, sin embargo podemos separarlos en dos clases: 1) clase grinelliana, el cual se basa en las tolerancias de la especie y sirve para modelar la distribución de la misma, tomando en cuenta las condiciones abióticas (Soberon y Peterson, 2005; Rosado *et al.*, 2015); 2) clase eltoniana se basa en los efectos y relaciones de la especie en los ecosistemas que habita (Soberon y Peterson, 2005; Rosado *et al.*, 2015). Uno de los conceptos de nicho más aceptado en ecología es el empleado por Hutchinson, quien define el nicho como un hipervolumen n-dimensional, multifactorial que determinan la presencia de una especie en un área geográfica determinada, siendo un término grinelliano al abordar

las necesidades y tolerancias de la especie y no la función o rol de la especie (Cardoso *et al.*, 2011; Rosado *et al.*, 2015).

Existen dos tipos de modelos que generalmente se emplean como sinónimos pero en realidad modelan atributos de la especie diferentes: 1) los modelos de distribución potencial de especies (que tratan de determinar la distribución real de la especie) y 2) los modelos de nicho ecológico (que se emplean para determinar los sitios de idoneidad para la especie bajo ciertas condiciones ambientales y circunstancias espacio-temporales y tratan de acercarse al nicho fundamental) (Soberon y Peterson, 2005; Peterson y Soberon, 2012). Se suelen emplear los modelos de nicho ecológico cuando se trata de estimar las zonas de idoneidad actual, potencial y/o a futuro para la especie de interés (Soberon y Peterson, 2005; Boulangeat *et al.*, 2012; Peterson y Soberon, 2012). Por lo que los modelos de nicho ecológico han sido empleados en diferentes áreas como son: conservación de especies prioritarias, planeación de reservas de la biosfera, creación de áreas de valor ambiental, epidemiología, manejo de especies invasoras, así como estimaciones de las posibles afectaciones del cambio climático en la distribución de las especies (Phillips *et al.*, 2006; Kearney *et al.*, 2010; Gerick *et al.*, 2014).

Pulliam (2000), así como Soberon y Peterson (2005) propusieron para los modelos de nicho ecológico un diagrama de Venn donde se describen los tres factores principales que determinan la presencia de la especie así como las interacciones entre estos factores, dicho diagrama es llamado “diagrama de BAM” (Pulliam, 2000; Soberon y Peterson, 2005), por el acrónimo de los componentes que lo conforman, los cuales son: 1) los factores scenopoeticos o abióticos representada

por el área “A”; 2) las interacciones bióticas favorables para la especie representadas por el área “B” y 3) el área de accesibilidad histórica de la especie representado por el área “M” (figura 1) (Guisan y Thuiller, 2005; Soberon y Peterson, 2005).

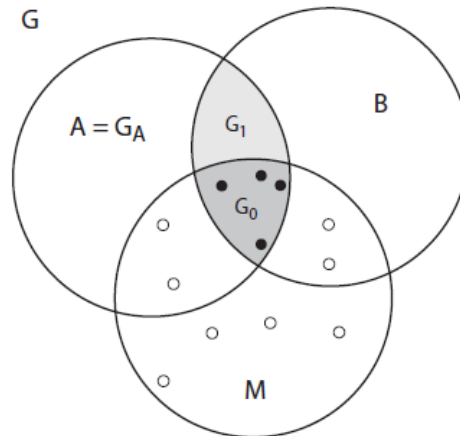


Figura 1. Diagrama de BAM, en el cual se muestra de manera gráfica las interacciones de los factores que determinan la presencia de una especie: A) factores abióticos, B) interacciones bióticas positivas, M) área de accesibilidad de la especie, G_0) área ocupada, G_1) área invadible. Tomado de Peterson, 2011.

Las aproximaciones inferidas por modelos de nicho ecológico suelen sobreestimar el área de distribución real de la especie (conocido como nicho realizado o G_0), estimando parte del área invadible (G_1) que es aquella área donde se presentan los factores bióticos (“B”) y abióticos (“A”), pero la especie no ha logrado acceder a ella debido a barreras geográficas (no se encuentra en el “área M”) (Soberon y Peterson, 2005; Soberon, 2007; Elith y Leathwick, 2009; Franklin, 2009).

Dentro de los modelos de nicho existen dos tipos de modelos, los modelos correlativos y los modelos mecanicistas. Los primeros emplean la relación estadística

entre los sitios de presencia de la especie y los factores bioclimáticos del mismo, (Thomas *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2006). Los mecanicistas emplean datos de tolerancias fisiológicas asociadas a factores ambientales que delimitan la distribución de las especies y generalmente se basan en caracteres funcionales, delimitando tanto el intervalo de tolerancias de la especie así como las áreas geográficas donde se cumplen estas condiciones (Kearney y Porter, 2009; Kearney *et al.*, 2010).

1.5.1 Datos ecofisiológicos para modelos mecanicistas

Los modelos mecanicistas suelen emplear datos de ecología térmica de la especie de interés, que han servido para recabar datos sobre los requerimientos y limitaciones térmicas de las especies (Snichs, 1989; Wilson, 2001; Kölher *et al.*, 2011; Duarte *et al.*, 2012; Gerick *et al.*, 2014). Una de las herramientas empleadas en los estudios de ecología térmica son las curvas de desempeño térmico que en estricto sentido son gráficas de las normas de reacción (Platt y Sanislow, 1988; Hernández *et al.*, 2015). La norma de reacción se define como la variación fenotípica observada de un carácter resultado de la interacción del ambiente sobre un único genotipo (Platt y Sanislow, 1988; Hernández *et al.*, 2015), es decir un conjunto de intervalos fenotípicos expresados bajo ciertas condiciones ambientales controladas, donde la variabilidad fenotípica del carácter no está dado por el genotipo *per se*, si no por la influencia de los factores ambientales (Platt y Sanislow, 1988; Hernández *et al.*, 2015). Las normas de reacción tienen dos atributos: 1) la cantidad de plasticidad, que se refiere a la magnitud de la respuesta al cambio ambiental, y 2) el patrón de respuesta, que se refiere a la tendencia de la respuesta (Schlichting, 1986; Hernández *et al.*, 2015). Las curvas de desempeño térmico (Thermal Performance

Curve ó TPC por sus siglas en ingles) son gráficas de norma de reacción que vinculan el rendimiento de un carácter de uno o varios organismos con la temperatura ambiental a la que el organismo se sometió, por tanto son útiles para estudiar la plasticidad fenotípica de los organismos ante distintas condiciones de temperatura (Huey y Stevenson, 1979; Huey y Kingsolver, 1989; Angilletta et al., 2002; Angilletta, 2009; Latimer *et al.*, 2014), por lo que se pueden emplear para determinar sí aspectos importantes para la sobrevivencia y reproducción de una especie presentan cambios ante distintas condiciones térmicas (Schulte *et al.*, 2011; Herrel y Bonneaud, 2012; Köhler *et al.*, 2011; Gerick *et al.*, 2014), lo cual contribuye a estimar los posibles efectos de la temperatura durante determinados periodos del año y las posibles alteraciones en ciertos aspectos de la historia de vida de las especies ante el cambio climático (Schulte *et al.*, 2011; Köhler *et al.*, 2011; Herrel y Bonneaud, 2012). Finalmente, la información obtenida de los estudios de ecología térmica se podrían utilizar para estimar las afectaciones que tendrían las alteraciones térmicas asociadas al cambio climático sobre las poblaciones de una determinada especie (Gerick *et al.*, 2014; Ruíz *et al.*, 2014).

Cabe mencionar que puede existir variación en las tolerancias térmicas así como en el desempeño locomotor incluso en poblaciones de la misma especie debido a la plasticidad fenotípica (Wilson, 2001; Duarte *et al.*, 2012; Clusellas *et al.*, 2011; Schulte *et al.*, 2011). Existen dos tipos de plasticidad fenotípica: 1) la plasticidad pasiva o no adaptativa, en la cual se observa un cambio en los caracteres ecofisiológicos ante exposiciones a factores ambientales durante periodos cortos de tiempo (horas), y 2) la plasticidad activa o adaptativa la cual se observa un cambio en

los caracteres ecofisiológicos ante la exposición a factores ambientales durante periodos prolongados de tiempo (días) (Stich *et al.*, 2003; Deutsch *et al.*, 2008; Schulte, *et al.*, 2011). Para conocer los efectos de la temperatura sobre los distintos tipos de plasticidad se pueden realizar experimentos de curvas de desempeño térmico evaluando el desempeño locomotor en donde se emplean tratamientos térmicos agudos (para determinar la plasticidad fenotípica pasiva o no adaptativa, empleando lapsos de horas) y tratamientos crónicos (para determinar la plasticidad fenotípica activa o adaptativa, empleando lapsos de días), estos últimos suelen emplearse para conocer los efectos del cambio climático sobre la especie (Stich *et al.*, 2003; Deutsch *et al.*, 2008; Schulte, *et al.*, 2011).

1.5.2 Tipos de algoritmos empleados en los modelos de nicho ecológico

Tanto los modelos mecanicistas como los modelos correlativos suelen emplear diferentes tipos de datos: los datos de presencia (sitios donde se ha colectado la especie), datos de ausencia (sitios donde se ha confirmado la ausencia de la especie) y datos de pseudoausencia (son datos desarrollados por el software asumiendo sitios de ausencia) (Dudik *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2006), siendo los datos de presencia los datos que comúnmente se encuentran disponibles, otro insumo necesario para desarrollar los modelos de nicho son las variables predictoras como son los datos climáticos (en el caso de modelos correlativos) y los datos ecofisiológicos (modelos mecanicistas) (Thomas *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2006; Kearney y Porter, 2009; Kearney *et al.*, 2010). Además de los insumos antes mencionados se elegir un algoritmo para la construcción del modelo de nicho, por ejemplo los pertenecientes a los modelos lineales, específicamente los

modelos lineales generales los cuales asocian una variable de respuesta a diversas variables predictoras. Se suelen emplear dos tipos de modelos, los Modelos Lineales Generalizados o GLM (por sus siglas en inglés Generalized Linear Modelo) y los Modelos Mixtos Generalizados o GAM (por sus siglas en inglés Generalized Additive Modelo). Aunque también suelen emplearse algoritmos de máquina de aprendizaje como Maxent (Máxima entropía) que se basan en estadística frecuentista, máxima entropía y estadística Bayesiana (Dudik *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2006).

1.5.2.2 GLM

Los modelos lineales generalizados o GLM (por sus siglas en inglés) son una extensión de la regresión lineal clásica, en un sentido amplio el modelo pretende explicar la varianza de la variable respuesta a partir de la relación conjunta de dos fuentes: una fuente determinista y una fuente aleatoria, la fuente determinista es la varianza que puede ser explicada por el modelo desarrollado a partir de la variable respuesta (presencia de la especie) junto a las variables predictoras (variables climáticas) mientras que la fuente aleatoria se define como la varianza que no puede ser explicada por el modelo y se debe a otros factores no contemplados en el modelo o bien son datos de discrepancia al modelo desarrollado (Judd y McClelland, 1989; Hastie y Tibshirani, 1990; Guisan *et al.*, 2002; Kienast *et al.*, 2012). Para emplear este tipo de modelos se requiere cumplir con los siguientes supuestos: los datos de las variables predictoras deben presentar una distribución no normal, la varianza debe ser homogénea y variables predictoras no deben presentar alta correlación (Hastie y Tibshirani, 1990; Guisan *et al.*, 2002; Kienast *et al.*, 2012). El modelo

responde a tres principios básico 1) principio de bondad de ajuste, donde se incluyen parámetros en el modelo en beneficio de una mejor representación de los datos tratando de disminuir el error; 2) principio de parsimonia donde los parámetros empleados dan como resultado un modelo con una representación simple y sobria de la realidad; 3) integración teórica que indica que el modelo se debe ajustar a la red conceptual que lo generó (Judd y McClelland, 1998). Si se emplean datos que no cumplen con una distribución normal se realiza una linealización de los datos empleando las funciones enlace las cuales describen matemáticamente la relación entre la media de la variable respuesta, y la combinación lineal de las variables explicativas empleadas para calibrar el modelo de regresión (Guisan *et al.*, 2002; Kienast *et al.*, 2012). Los datos pueden asumir varias familias de probabilidad de distribución (Binomial, Poisson, Gaussiano, Bernoulli, Gamma, etc) con base a estas familias de distribución se emplean diferentes tipos de funciones “enlace” (Guisan *et al.*, 2002; Kienast *et al.*, 2012).

Los GLM se optimizan usando pruebas estadísticas de máxima verosimilitud, para conocer la robustez del modelo se emplea el valor R^2 el cual representa la cantidad de varianza de los datos con respecto al modelo, además se usa la desviación (D^2) que sirve para determinar cuanta de la varianza no es explicada por el modelo (Guisan *et al.*, 2002; Kienast *et al.*, 2012). Adicionalmente se emplea el criterio de índice de Akaike (AIC) para determinar la pérdida de información por el sobreajuste de los datos a un modelo definido, siendo útil este índice para elegir el mejor modelo generado entre un número de modelos desarrollados con los mismos valores de R^2 y D^2 (Guisan *et al.*, 2002; Kienast *et al.*, 2012).

1.5.2.3 GAM

Cuando los modelos GLM no tienen un buen desempeño ya sea porque no pueden explicar gran parte de la varianza de la variable respuesta ($R^2 < 0.7$) o bien porque el modelo generado presenta una alta pérdida de información debido a la linealización de los datos (valores altos de AIC), se puede recurrir a los modelos aditivos generalizados o GAM. Estos modelos son una extensión semiparamétrica de la regresión lineal clásica por lo que no asume la normalidad o la linealidad de los datos y realiza una relación entre la media de la variable respuesta y la función “silenciada” de las variables explicativas ya que los datos determinan la naturaleza de la relación entre ambas variables (la variable respuesta y el conjunto de variables explicativas) por tanto no presuponen una relación lineal de ambos tipos de variables (Guisan *et al.*, 2002; Kienast *et al.*, 2012). Al igual que los GLM podemos conocer la certeza de nuestro modelo gracias a los estadísticos R^2 y D^2 , además de elegir el modelo que presente la menor pérdida de información empleando el criterio del índice de Akaike (Guisan *et al.*, 2002; Kienast *et al.*, 2012).

1.5.2.4 Maxent

Es un algoritmo de aprendizaje de máquina que combina estadística, máxima entropía (entendiéndose como la distribución más probable cercana a la uniforme) y métodos bayesianos, cuyo propósito es estimar distribuciones de probabilidad de máxima entropía sujeto a restricciones (datos conocidos) dados por la información ambiental y datos de solo presencia (Phillips *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2006; Elith *et al.*, 2006). Este algoritmo evita el sobreajuste, es eficiente para determinar el nicho

realizado (Go) pero no es tan eficiente determinando áreas de invasión (G_1) (Phillips *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2006; Elith *et al.*, 2006). Puede utilizar datos continuos o categóricos así como interacciones entre variables, se diseñó para calcular la probabilidad de distribución optima (Phillips *et al.*, 2006; Gerick *et al.*, 2014; Tytar *et al.*, 2015).

Cabe mencionar que los modelos de nicho ecológicos ya sean correlativos o mecanicistas pueden emplear diversos algoritmos con la finalidad de elegir el modelo que presente mejor desempeño con los diversos índices de evaluación, de tal forma que el modelo pueda estimar las posibles afectaciones del cambio climático sobre las poblaciones de anfibios mexicanos. Empleando para ello, a una especie modelo que nos ayudará a comprender los efectos del cambio climático sobre anuros de desarrollo indirecto en México, como lo es el anuro *Lithobates spectabilis*, del cual se desconoce el efecto del cambio climático sobre su distribución.

2 Antecedentes

Originalmente el género *Lithobates* se incluyó dentro del género *Rana*, sin embargo diversos trabajos sobre la filogenia de los anuros sitúan a los géneros *Lithobates* y *Rana* como grupos hermanos, siendo el género *Rana* empleado para especies del viejo mundo y el género *Lithobates* para especies del continente americano (Pyron y Wiens, 2011). La especie *Lithobates spectabilis* fue descrita en el año de 1985, siendo separada de la especie *Lithobates pipiens* (Hillis y Frost, 1985).

Para la especie *L. spectabilis* se desconoce prácticamente todo sobre su ecología térmica, pero existen diversos trabajos sobre *R. pipiens* cuando se consideraba a *L. spectabilis* parte de esta especie, entre los estudios que se realizaron y que posiblemente se emplearon ejemplares de *L. spectabilis* destaca un trabajo compilatorio del año 1963 sobre la ecología térmica de diversas especies de anuros entre los que incluye a *R. pipiens*, en dicho estudio se estimaron las termotolerancias y la temperatura preferida de ejemplares adultos provenientes de sitios diversos de EUA y México (Brattstrom, 1963). Posteriormente también se realizó un estudio sobre las tolerancias y preferencias térmicas de las larvas de *R. pipiens* en el cual se incluyeron ejemplares provenientes de México (Casterlyn y Reynolds, 1978) por lo que posiblemente tanto en el trabajo de Brattstrom de 1963 como en el de Casterlyn y Reynolds en 1978 incluyeron ejemplares de *L. spectabilis* ya que algunos ejemplares empleados en sus estudios coinciden con algunas localidades con registros de presencia de *L. spectabilis*. También, existe un trabajo sobre la curva de desempeño locomotor de *R. pipiens* que emplea como medida de

desempeño la longitud de salto y la fuerza del mismo (Hirano y Rome, 1984). Posterior al cambio nomenclatural no se han realizado estudios de ecología térmica de esta especie.

Cabe mencionar que se han realizado diversos trabajos de ecología térmica con otras especies de anuros empleando curvas de desempeño locomotor evaluando diversos caracteres tales como la velocidad de desplazamiento, velocidad de nado, fuerza de salto, fuerza de mordida, resistencia de desplazamiento (medida indirecta de la estamina), desempeño alimenticio (número de lengüetazos o cantidad de alimento ingerido), así como medidas fisiológicas como son la capacidad de contracción del musculo esquelético, la liberación hormonal, la eficiencia metabólica, la eficiencia del sistema inmune, la respiración o la capacidad regenerativa (Hirano y Rome, 1983; Wilson, 2001; Schulte *et al.*, 2011; Herrel y Bonneaud, 2012; Köhler *et al.*, 2011; Gerick *et al.*, 2014; Ruíz *et al.*, 2014). También se ha evaluado la plasticidad fenotípica a partir de las TPC de diferentes especies con por ejemplo en *Lymnodiastes peronii* en el cual se comparan poblaciones de diferentes latitudes de Australia empleando para la construcción de la curva datos de longitud y velocidad de salto encontrando diferencias significativas entre las poblaciones (Wilson, 2001). Con las curvas de desempeño locomotor se pueden evaluar diversos factores ambientales además de la temperatura que afectan el desempeño locomotor, ya que son un tipo de gráfica de norma de reacción, como se sugiere en un estudio de *Anaxyrus americanus* (*Bufo americanus*) en el que se probó el desempeño locomotor ante la variación de la humedad ambiental y la temperatura (Prest y Pough, 2002). El trabajo de *Rana temporaria* demostró que la variación de la humedad del sustrato es

un factor determinante en la termorregulación de los anfibios además de emplear el método de construcción de la curva de desempeño locomotor por el método de mínimos polígonos convexos (Khöler *et al.*, 2013). El estudio de *Xenopus tropicalis* del año 2014 demostró que diferentes caracteres de desempeño locomotor en una misma especie y población presentan una curva de desempeño locomotor específica que difiere al compararlas con otras obtenidas al evaluar otro carácter locomotor (Careau *et al.*, 2014).

Por otro lado, algunos estudios han empleado las curvas de desempeño locomotor para generar modelos de distribución potencial mecanicistas como es el caso del estudio de Gerick y colaboradores, en dicho estudio se emplearon los valores de las curvas de desempeño locomotor (evaluando la velocidad y la aceleración de nado) para generar modelos de nicho ecológico mecanicistas para las especies *Lithobates aurora*, *Spea intermontana* y *Pseudacris regilla* (Gerick *et al.*, 2014). Cabe mencionar que para *L. spectabilis* existe como antecedente un modelo de nicho ecológico correlativo del año 2006 asociado al proyecto de “Áreas Potenciales de Distribución de las Especies de Herpetofauna de México” de la CONABIO (Ochoa *et al.*, 2006), sin embargo este modelo es poco informativo para diferenciar los sitios de idoneidad alta y no provee de información relevante sobre los efectos del cambio climático sobre la distribución de la especie lo cual es relevante para la conservación de la especie.

3 Justificación

Los anfibios, al ser especies ectotermas, se consideran organismos altamente vulnerables al cambio climático, pues no presentan mecanismos de termogénesis y su termorregulación es mayormente conductual. Por tanto es importante conocer las afectaciones de los fenómenos asociados al cambio climático sobre las poblaciones de anfibios mexicanos a través de modelos correlativos y mecanicistas empleando datos ecofisiológicos obtenidos de las curvas de desempeño locomotor. Por medio de estos modelos se puede estimar la pérdida de sitios de idoneidad de la especie por los efectos del cambio climático acelerado, obteniendo información útil para la conservación y manejo de diferentes especies de anfibios mexicanos.

4 Hipótesis

Los anfibios se consideran uno de los grupos más susceptibles de vertebrados ante el cambio climático acelerado, debido a su metabolismo ectotermo aunado a que en muchas especies alguna fase de su ciclo de vida es completada en un cuerpo de agua. Por lo tanto se espera que la especie *Lithobates spectabilis* disminuya su distribución debido a la pérdida de sitios de idoneidad en su nicho ecológico grinelliano, aumentando su vulnerabilidad térmica ante los distintos escenarios de cambio climático.

5 Objetivo general

Identificar los efectos del cambio climático en la distribución potencial de la especie *Lithobates spectabilis*, en distintas trayectorias representativas de concentración (Representative Concentration Pahtways ó RCP por sus siglas en inglés).

6 Objetivos particulares

1. Determinar los requerimientos térmicos en dos poblaciones con ambientes contrastantes de *L. spectabilis*.
2. Evaluar el desempeño locomotor de organismos de dos poblaciones de ambientes contrastantes de *L. spectabilis* en distintas temperaturas ambientales.
3. Estimar la distribución potencial actual y futura de las poblaciones de *L. spectabilis*.
4. Determinar la vulnerabilidad térmica de la especie ante el cambio climático.

7 Materiales y métodos

7.1 Especie a estudiar

La especie a estudiar en el presente trabajo es *Lithobates spectabilis*, la cual fue descrita en el año 1985, siendo separada de *L. pipiens* (Hillis y Frost, 1985). La especie es de amplia distribución, se distribuye en los estados de Ciudad de México, Hidalgo, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala, y Veracruz a una altitud de 1200-3200 msnm (Hillis y Frost, 1985), por lo que es relativamente fácil acceder a sus poblaciones. Además la especie presenta caracteres morfológicos distintivos de la especie, los cuales son: dos pliegues dorsolaterales aplanados, pardos y continuos, manchas dorsales oscuras elípticas u oblongas con una longitud hocico cloaca de media de 45.9 ± 4.2 mm, largo de la cabeza de 13.6 ± 1.4 mm y ancho de 14.6 ± 1.46 mm, la articulación tibiotarsal no sobre pasa el hocico y su época de reproducción se presenta entre enero y julio (Hillis y Frost, 1985).

7.2 Modelo correlativo

7.2.1 Obtención de datos

Se obtuvieron datos de presencia de la especie a partir de las siguientes bases de datos: GBIF (Global Biodiversity Information Facility), VertNet, AmphianWeb, Herpnet y REMIB (Red Mundial de Información sobre Biodiversidad –

CONABIO). Se descargaron los datos de localidad, latitud y longitud de la base de datos de GBIF empleando el programa R-project v3.4.3 (R Core Team; 2017) con las librerías *sp* (Pebesma y Bivand, 2013), *raster* (Hijimans, 2016), *dismo* (Hijimans *et al.*, 2017) y *jsonlite* (Ooms, 2014). Mientras que para las demás bases de datos se descargaron de forma manual en sus respectivas plataformas online.

Una vez obtenidas las bases de datos se generó una sola base de datos la cual se depuró para evitar tener registros duplicados y descartar puntos mal referenciados. Se obtuvieron los límites climáticos conocidos para la especie (datos atípicos geográficos y climáticos respectivamente). Los datos atípicos climáticos se determinaron con ayuda del programa DIVA – GIS v7.5 empleando el método de Reverse jackknife, el cual es recomendado para conjuntos de datos con distribución normal que presentan una gran cantidad de observaciones ($n > 20$) (Chapman, 2005; Scheldeman y van Zonneveld, 2011; Hijimans *et al.*, 2012; Martínez *et al.*, 2016). En esta prueba se consideró que para que un registro sea un dato atípico climático se deben presentar inconsistencias con respecto a la media de los demás puntos en al menos tres de las variables bioclimáticas analizadas.

7.2.2 Modelos de distribución correlativos

Para modelar la distribución potencial de las especies en el presente se emplearon las 19 variables bioclimáticas y una capa altitudinal, las cuales se encuentran disponibles en la base de datos de WorldClim (WorldClim, 2015) a una resolución de 30 arcos de segundo por pixel que equivale 1 Km² aproximadamente. Al mismo tiempo y para proyectar las distribuciones potenciales a futuro se utilizaron

las variables climáticas emitidas por el IPCC, elaboradas a partir de las trayectorias representativas de concentración o “rcp’s” por sus siglas en inglés (representative concentration pathways) para los forzamientos rcp4.5 y 8.5 W/m², como un escenario moderado y uno extremo en la emisión de gases de tipo invernadero respectivamente en los escenarios ACCES 1.0 y MIROC5 a 30 arcos de segundo de resolución para los periodos de 2050 y 2080 (Riahi *et al.*, 2011).

Utilizando el programa QGIS 2.18.14 (QGIS Development team, 2017) se delimitó el área de accesibilidad para la especie (área “M”), para ello se utilizaron los datos de presencia de la especie de nuestra base de datos, empleando diferentes capas con diferentes criterios ecológicos, estos fueron: 1) capa de Ecorregiones Terrestres (Olson *et al.*, 2001), que considera las similitudes de los factores bióticos y abióticos, 2) capa de Provincias Fisiográficas de México (INEGI, 2001), que se basa en los sistemas orográficos del país, 3) capa de Cuencas Hidrológicas de México (CNA, 1998) . Debido a que la especie se asocia a cuerpos de agua loticos permanentes así como a su baja capacidad de dispersión y su alta filopatría (Blaustein *et al.*, 1994; Seppä y Laurila, 1998), se eligió la capa de subcuencas hidrológicas de México para una mejor delimitación del área “M”. Una vez obtenida el área M se empleó el programa R-project v3.4.3 (R Core Team; 2017) y sus librerías *sp* (Pebesma y Bivand, 2013), *raster* (Hijimans, 2016), *dismo* (Hijimans *et al.*, 2017), *rasterVis* (Laguimeiro y Hijimans, 2016), *maptools* (Bivand y Lewin-Koh, 2017), *gtools* (Warnes *et al.*, 2017) y *rgdal* (Bivand *et al.*, 2017) para realizar el corte de las capas bioclimáticas para el presente y para los escenarios a futuro ajustado al tamaño del área M, obteniendo un archivo raster en formato “ASCII”.

Una vez que las capas fueron cortadas se obtuvieron los valores de cada celda para todas las variables climáticas dentro del área M, posteriormente se transformaron estos valores a valores z-score, el valor z-score expresa la distancia entre las desviaciones estándar con respecto a la media para cada observación, esta transformación es útil para linealizar los datos y poder emplear análisis paramétricos, tanto la obtención de los valores para cada variable climática como la transformación a valores z-score se realizó por medio del programa R-project v3.4.3 (R Core Team; 2017) y las librerías *stats* (R Core Team; 2017), *gtools* (Bivand y Lewin-Koh, 2017) y *raster* (Hijmans, 2016). Posteriormente se seleccionaron las capas que explican la mayor cantidad de varianza para la presencia de la especie y además que presentan la menor cantidad de colinealidad entre ellas, por lo que se realizaron de forma independiente dos análisis: 1) un análisis de componentes principales el cual nos permite elegir aquellas variables más explicativas y que a su vez presentan menor correlación, dicho método genera a partir de nuestras variables climáticas nuevos componentes, cada componente es una combinación lineal de las variables climáticas originales y son independientes un componente de otro, donde el primer y el segundo componente recogen la mayor cantidad de varianza, una vez generados los componentes para cada variable original se presentan los valores loadings que derivan de los eigenvalores (longitud del loading) y eigenvectores (dirección del loading), dicho valor de loading nos indica el prestigio de la variable (la cantidad de varianza) (Warrent *et al.*, 2008). Para este análisis se empleó el programa R-project v3.4.3 (R Core Team; 2017) con las siguientes librerías: *stats* (R Core Team; 2017), *vegan* (Oksanen *et al.*, 2017), *ggplot2* (Wickham, 2009), *devtools* (Wickham y Chang, 2016) y *ggbiplot* (Vu, 2011); 2) un análisis de correlación de

Pearson el cual mide la relación lineal entre dos o más variables permitiéndonos elegir aquellas capas con menor correlación entre ellas ($r_p \leq 0.8$), para ello se empleó el programa R con las librerías *stats* (R Core Team; 2017) y *correlplot* (Wei y Simko, 2016);

7.2.3 Modelado de nicho ecológico actual y futuro

Una vez que se seleccionaron las capas más informativas y sin problemas de colinealidad con los análisis discriminarios se generaron mapas de distribución potencial actual y futura empleando dichas capas ayudados del algoritmo de máxima entropía en el programa MAXENT v3.3.3k (Phillips *et al.*, 2004), para los forzamientos rcp4.5 y rcp 8.5. Los escenarios a futuro empleados en el presente trabajo fueron, el escenario ACCESS 0-1 (considerado dentro de los mejores para estimar los efectos del cambio climático en 2013) el cual basa sus estimaciones a partir de las siguientes variables: la estimación de radiación de Edwards y Slingo de 1996, el efecto de la orografía, la composición y dinámica de la troposfera así como las tendencias del ciclo del carbono (Bi *et al.*, 2012). Así como el escenario MIROC5 el cual considera para sus estimaciones diversos parámetros además de los registros climáticos de diversas partes del mundo, como son: tales como el comportamiento y los efectos de la nubosidad según el modelo de Chikira y Sugiyama de 2010, la tendencia y el efecto de los aerosoles en la atmósfera, el comportamiento y el efecto de las aguas oceánicas y aguas continentales así como de los hielos permanentes (Watanabe *et al.*, 2010). Otro insumo que se empleó son los datos de presencia de la especie, empleando el 50% de los datos de entrenamiento, apartando el otro 50% para la evaluación de los modelos generados. Los parámetros de elaboración

utilizados en el modelo fueron los predeterminados en el programa a excepción de las opciones *Extrapolate* y *Do clamping* que se desactivaron para evitar extrapolaciones artificiales en los valores extremos de las variables ecológicas dado que la especie se encuentran asociadas a cierta altitud mínima y máxima, además dichos opciones se suelen emplear cuando se modela el nicho ecológico en áreas no homologas, ya que estas opciones suelen ser más utilizadas para los modelos de nicho de especies exóticas (Phillips y Dudik, 2008; Elith *et al.*, 2011; Martínez *et al.*, 2016).

La validación de los modelos se realizó por medio de los valores AUC (área bajo la curva) de la prueba ROC, considerando aquellos modelos con valores mayores a 0.7 como modelos aceptables. No obstante las pruebas ROC han sido criticadas cuando se utilizan para validar modelos que emplean solo datos de presencia, además de que esta prueba pondera de igual forma tanto a los errores de omisión como los de comisión. Por lo que se recurrir a la prueba ROC parcial para determinar la validez del modelo considerando aquellos modelos con valores de AUCratio mayores a 1.0 como modelos que tienen un desempeño mejor que un modelo generado al azar. Para ello se empleó el 50% de los datos de presencia como datos de evaluación (datos que no se emplearon en la generación del modelo) y el modelo generado por el programa Maxent en formato "ASCII" ayudados de la plataforma en línea de la CONABIO "NICHE TOOLBOX" (CONABIO, 2018) fijando un error de omisión no mayor al 5% y empleando re muestreos de 1000 réplicas de bootstrap (Lobo *et al.*, 2008; Peterson, 2008; Martínez *et al.*, 2014; Ortega *et al.*,

2015). Finalmente se editaron los mapas generados utilizando el programa QGIS 2.18.14 con la finalidad de añadir las acotaciones, norte y escalas correspondientes.

7.3 Modelo mecanicista

7.3.1 Ecología térmica

7.3.1.1 Recolecta de ejemplares y toma de datos térmicos en campo

Se realizó la recolecta de ejemplares en dos localidades con hábitats contrastantes, la primera localidad en las cercanías del municipio de Panotla en el poblado de San Tadeo Huiloapan en las orillas de un río que se conecta al sur con el río “Zahuapan”, el cual se encuentra en un bosque de pino-encino parcialmente perturbado por las actividades agrícolas de la región (figura 2). Abarcando un área aproximada de 1 kilómetro tomando como sitio extremo norte el punto (-98.261876, 19.39675,) y como sitio extremo sur el punto (-98.255021, 19.390113), durante la época de lluvias en el mes de septiembre de año 2016 obteniendo 13 ejemplares adultos.



Figura 2. Mapa del sitio de colecta, el alfiler azul superior izquierdo indica el extremo norte del área de muestreo, mientras que el alfiler azul inferior derecho indica el extremo sur del sitio de muestreo (mapa generado por Google Earth).

Mientras que la segunda recolecta se efectuó en el estado de Hidalgo, en el municipio de Tecozautla, a las orillas del río Tecozautla, en un matorral xerófilo (figura 3). Abarcando un área aproximada de 1 kilómetro tomando como sitio extremo norte el punto (-99.63468, 20.53329) y como sitio extremo sur el punto (-98.97548, 19.19408), durante la época de lluvias en el mes de septiembre de 2017, se logró recolectar seis ejemplares adultos y siete larvas de la especie *L. spectabilis*.



Figura 3. Mapa del sitio de colecta, Municipio de Tecozautla, Hidalgo, el alfiler amarillo superior izquierdo indica el extremo norte del área de muestreo, mientras que el alfiler amarillo inferior derecho indica el extremo sur del sitio de muestreo (mapa generado por Google Earth).

Para ambas recolectas se realizó la identificación de los ejemplares empleando bibliografía especializada. Para cada ejemplar se registró la temperatura del sitio donde se encontró al ejemplar (temperatura del agua (T_{H2O}), temperatura del aire a 5 cm del sustrato (T_a) y temperatura del sustrato (T_s)), así como, la temperatura de los ejemplares recolectados (temperatura de la piel (T_b), además de su temperatura cloacal (T_c)) para ello se empleó un termómetro de termopares modelo Fluk 52 II.

También se registraron las medidas morfométricas como la longitud hocico-cloaca (LHC), la longitud del fémur (LF), longitud de la Tibio-fíbula (LTF), la longitud de la pata trasera (LPT), la longitud del humero (LH), la longitud de la radio-ulna (LRU), longitud de la pata delantera (LPD) y el peso de cada organismo.

Posteriormente cada organismo se colocó en una bolsa de manta por ejemplar o en mascoterías debidamente identificadas para ser llevados al laboratorio para realizar las pruebas de desempeño locomotor. En cada colecta se tomó la hora de captura y las coordenadas geográficas.

7.3.2.2 Confinamiento y cuidados de los ejemplares

Se emplearon mascoterías de acrílico con tapa de 30x20x25cm para albergar a los ejemplares en cautiverio, manteniendo hasta dos ejemplares en cada encierro y se colocaron refugios plásticos elaborados a partir de macetas con la finalidad de evitar el sobre estrés de los ejemplares. No se colocó ningún sustrato para facilitar la limpieza y se adicionó un volumen de agua de dos centímetros de profundidad en el terrario para evitar la desecación de los organismos.

Para evitar enfermedades derivadas de las condiciones de encierro se realizaron cambios de agua eliminando así excretas y restos alimenticios diariamente. Además, los encierros se lavaron cada tres semanas, empleando jabón de trastes líquido comercial y una solución de hipoclorito (3%), realizando varios enjuagues con abundante agua para evitar residuos de cloro y detergente que pudiesen afectar a los ejemplares.

Los terrarios se mantuvieron a una temperatura de 21 a 24 °C durante los periodos de descanso. Además los organismos fueron alimentados con grillos, tenebrios y zophobas diariamente, enriqueciendo el alimento una vez por semana con calcio comercial para reptiles.

7.3.2.3 Obtención de tolerancias térmicas y curva de desempeño locomotor

Para obtener la temperatura crítica mínima (TC_{min}) se emplearon un total de cinco ejemplares por localidad, para ello se colocó de forma individual a un ejemplar de *L. spectabilis* en un recipiente de plástico de 10 cm de radio por 10 cm de alto dentro de un baño de hielo, realizando disminuciones graduales de temperatura en el encierro de 1°C cada 10 min monitoreando la temperatura del encierro con el termómetro de termopares modelo Fluke 52II, además se revisó el estado de salud del ejemplar durante todo el experimento. Posteriormente se obtuvo la temperatura crítica máxima (TC_{max}) colocando a cada ejemplar en un recipiente plástico (10 cm de radio por 10 cm de alto) y aumentando gradualmente la temperatura 1°C cada 10 min por medio de un baño María hasta no observar movimientos coordinados de los ejemplares ante estímulos mecánicos. Como prueba de coordinación locomotora se colocó a los ejemplares espalda al suelo y cuando el ejemplar fue incapaz de recuperar la postura entonces se consideró que se alcanzó la temperatura crítica (Herrel y Bonneaud, 2012; Gerick *et al.*, 2014).

Por otro lado, para la obtención de los datos necesarios para la construcción de la curva de desempeño locomotor se sometieron a los ejemplares a cinco tratamientos térmicos de 38 h a diferentes temperaturas dentro del intervalo de las temperaturas críticas (Herrel y Bonneaud, 2012; Gerick *et al.*, 2014; Ruíz *et al.*, 2014). Las temperaturas empleadas fueron 16, 19, 22, 25 y 28 °C sin emplear los valores críticos, pues por definición a esas temperaturas los organismos no presentan locomoción coordinada.

Los tratamientos térmicos a temperaturas bajas se llevaron a cabo en cuartos fríos uno de ellos facilitados por el departamento de neurobiología de la UAT (Universidad Autónoma de Tlaxcala) a 16°C y otro en la colección de peces dulceacuícolas de la ENCB donde se empleó un refrigerador conectado a un termostato digital que regulaba la temperatura, además la temperatura en dicho lugar se mantiene estable entre 18.5 y 19.5°C. Los tratamientos térmicos a temperaturas altas se llevaron a cabo en la colección de peces dulceacuícolas de la ENCB y el laboratorio de bioconservación y manejo. Para aumentar la temperatura se emplearon calefactores y resistencias eléctricas moduladas por un termostato manufacturado en el laboratorio, el cual enciende o apaga los aparatos dependiendo de la temperatura de referencia. Las temperaturas se mantuvieron durante 38 h continuas antes de las pruebas de desempeño locomotor.

Para cada temperatura probada se realizaron tres repeticiones, sometiendo a los ejemplares al tratamiento térmico nuevamente por 1 h, y repitiendo la prueba de locomoción (Köhler *et al.*, 2011; Herrel y Bonneaud, 2012). Para evitar sesgos causados por el estrés entre los organismos analizados, se dejaron lapsos de recuperación de una semana entre los distintos tratamientos térmicos, manteniendo a los organismos en condiciones de temperatura de 21 a 24°C.

Las pruebas de desempeño locomotor consistieron en colocar al ejemplar en un transecto de papel Bond de 100 x 30 cm de longitud, previamente humedecido con un aspersor con la finalidad de evitar que el cuerpo del anuro se pegue al papel. Se aplicó un estímulo mecánico en el urostilo para inducir en el ejemplar el salto luego se midieron las distancias de salto empleando un lápiz de cera para marcar el

punto de inicio y término para cada salto (Kölher *et al.*, 2011; Herrel y Bonneaud, 2012; Ruíz *et al.*, 2014; Gerick *et al.*, 2014).

7.3.2.4 Construcción de la curva de desempeño locomotor

A partir de los datos ecofisiológicos se realizó la construcción de la curva de desempeño locomotor por medio de un Modelo Mixto Aditivo Generalizado o GAMM (por sus siglas en inglés Generalized Aditive Mix Modelo) utilizando el programa R-project v3.4.3 (R Core Team; 2017) y las librerías *lme4* (Deepayan, 2008), *gam* (Hastie, 2016), *ggplot2* (Wickham, 2009), *grid*, *lattice* (Sarkar, 2008), *mgcv* (Wood, 2011) y *raster* (Hijmans, 2016). Por lo que para este análisis se empleó como variable predictora la temperatura de los diferentes tratamientos térmicos utilizados y como variable respuesta la longitud de salto de los ejemplares, además se utilizó como covariada asociada la longitud hocico-cloaca de cada ejemplar (Beal *et al.*, 2014). Se generaron diversos modelos GAMM y se eligió el mejor modelo generado utilizando el criterio de información de Akaike o AIC (por sus siglas en inglés Akaike Information Criterion). Este índice sirvió para seleccionar al modelo más parsimonioso (con el menor número de pasos), ya que en ocasiones al sobreajustar un conjunto de datos a un modelo predeterminado se suele perder una cantidad considerable de información al omitir ciertos datos. Dicho índice debe compararse entre los modelos generados eligiendo el modelo con el valor más bajo de AIC. Por otro lado también se empleó el valor de R^2 para determinar la cantidad de información que el modelo es capaz de explicar y por tanto nos indica el poder predictor del modelo generado (Angilletta, 2006; Beal *et al.*, 2014).

7.3.2.5 Temperatura preferida

Para estimar la temperatura preferida se realizó el siguiente experimento basado en la metodología de Kölher *et al.*, 2013 aunque también es sugerido por otros autores (Nie *et al.*, 1999; Wu y Kam, 2005): Siguiendo dicho protocolo se colocó un encierro de aluminio de 120 x 30 cm con un extremo cálido a 45°C (empleando una bombilla de 100 watts por debajo del gradiente térmico) y un extremo frío a 18 °C. Se colocaron a los ejemplares de *L. spectabilis* en el centro del encierro sin limitar su movimiento de tal forma que los ejemplares se moviesen libremente en el gradiente, empleando siete ejemplares de cada localidad.

Algunas de las modificaciones del experimento original de Kölher *et al.*, 2013 fueron: 1) Para evitar la desecación de los ejemplares se adiciono un volumen de agua de un centímetro en profundidad en todo el encierro; 2) el experimento duro tres horas y las mediciones de temperatura se realizaron cada media hora registrando el comportamiento de los ejemplares además se registró la temperatura del sitio elegido por los ejemplares, esto debido a que los ejemplares suelen alterarse cuando se mide realizaban las mediciones lo que podría afectar la selección del sitio (Wu y Kam 2005); 3) al cabo de las tres horas del experimento se registró la temperatura de la piel y de la cloaca de los ejemplares empleando para las mediciones térmicas en ambos casos un termómetro de termopares modelo Fluke 52II.

7.3.2.6 Temperatura operativa y pérdida de agua

Para estimar la variación térmica y la pérdida de agua de los organismos en vida silvestre se realizaron modelos de agar con diferentes concentraciones de agar

(2%, 3% y 4%), estos modelos tenían la forma y el peso similar al registrado en los ejemplares colectados de *L. spectabilis*. Dichos modelos se calibraron con la finalidad de que presentaran una tasa de evapotranspiración y en una variación térmica similares a los ejemplares vivos (Navas y Araujo, 2000; Ruiz *et al.*, 2014). Empleando para ello el protocolo descrito por Tracy y Tracy (2008), el cual se basa en la comparación entre la variación térmica y pérdida de agua de los modelos de agar con la registrada en un ejemplar vivo en un periodo de una hora en diferentes escenarios, estos escenarios fueron: 1) radiación solar directa/ sustrato seco, 2) radiación solar directa / sustrato húmedo, 3) sombra /sustrato seco, 4) sombra / sustrato húmedo. Antes de colocar los modelos y al ejemplar vivo a la prueba de calibración en cualquiera de los escenarios se hidrataron los modelos y al ejemplar durante 10 minutos, posteriormente se registró el peso y temperatura inicial. Durante la calibración se registró el peso de los ejemplares y de los modelos después de un lapso de media hora así como el peso final además se registró la temperatura de los modelos y del ejemplar vivo cada 15 minutos, finalmente se eligió el modelo que presento un comportamiento similar al de un ejemplar vivo tanto en la tasa de pérdida de agua como en la variación térmica. Una vez calibrado el modelo se colocaron en campo donde los modelos se mantuvieron conectados a una zonda de dataloggers de la marca HOBO®, tipo HOBO Pro v2 2x6', modelo U23-003 con la finalidad de recabar datos de temperatura en los sitios durante un periodo de 24 h, con intervalos de registro de 15 minutos. Posteriormente se colocaron los modelos en cuatro condiciones ambientales diferentes a las que fue calibrado el modelo: 1) radiación solar directa/ sustrato seco, 2) radiación solar directa / sustrato húmedo, 3) sombra /sustrato seco, 4) sombra / sustrato húmedo. Los modelos se colocaron en

ambas localidades (Panotla en el estado de Tlaxcala y Tecozautla en el estado de Hidalgo) registrando el peso los modelos cada dos horas, dichos modelos fueron remplazados cuando perdían el 15% del peso o bien cada dos a cuatro horas durante el día y cada 12 horas durante la noche (Navas y Araujo, 2000; Kölher, *et al.*, 2013; Ruiz *et al.*, 2014).

7.4 Generación de capas ecofisiológicas y selección de capas para el modelo de nicho ecológico mixto

Este modelo mixto, emplea tanto datos ecofisiológicos como datos climáticos, por lo que es una combinación de los métodos correlativos y mecanicistas. Para la generación de capas ecofisiológicas se emplearon como insumos los datos de ecología térmica registrados en el laboratorio, así como los datos térmicos obtenidos por los dataloggers, además de las capas climáticas disponibles en la plataforma de WorldClim (Temperatura máxima mensual, Temperatura mínima mensual y Precipitación promedio mensual) para el presente y los periodos 2050 y 2070 en los forzamientos rcp 4.5 y 8.5 para los escenarios ACCES 1.0 y MIROC5. La generación de capas se realizó en el programa R-project v3.4.3 (R Core Team; 2017) como a continuación se describe.

Primero se eliminaron los puntos mal georreferenciados de la base de datos (por ejemplo puntos en el océano), posteriormente se eliminaron datos redundantes para mantener solo datos únicos, finalmente se delimito el área de estudio con base a los registros de presencia de nuestra base de datos, esto con ayuda de las librerías: *dismo*, *geosphere*, *maptools* y *raster* (Hijimans *et al.*, 2017; Hijimans *et al.*, 2016a; Hijimans *et al.*, 2016b; Bivand *et al.*, 2017). Posteriormente creamos cinco

capas ecofisiológicas: 1) capa de desempeño locomotor (generada a partir de los valores obtenidos de la curva de desempeño locomotor y las capas de temperatura mínima mensual y temperatura máxima mensual) empleando las librerías *mgcv*, *nmle*, *rlist* y *sp* (Hijimans *et al.*, 2017; Hijimans *et al.*, 2016; Ren, 2016; Wood, 2017); 2) capa de evapotranspiración potencial (Potential Evapotranspiration ó PET por sus siglas en ingles, que estima la evapotranspiración suponiendo una humedad relativa constante); 3) capa de evapotranspiración actual (Actual evapotranspiration ó AET por sus siglas en ingles, que estima la evapotranspiración real sin suponer alguna condición en específico), dichas capas evalúan la evapotranspiración, que se define como la transpiración y evaporación de la superficie del suelo (Allen *et al.*, 1998). Estas capas se generaron a partir de los datos de las temperaturas mínimas mensuales, temperaturas máximas mensuales y la precipitación mensual, empleando el modelo de Priestley-Taylor, este método originalmente emplea como datos, la temperatura y la radiación neta, sin embargo la librería *EcoHydrology* puede realizar una estimación de la radiación neta a partir de la temperatura (Fuka *et al.*, 2014); 4) capa de horas de actividad y 5) capa de horas de restricción, para la generación de estas capas se emplearon las capas de temperatura mínima mensual y temperatura máxima mensual por medio de las librerías *mgcv*, *nmle*, *rlist* y *sp* (Hijimans *et al.*, 2016a; Hijimans *et al.*, 2016b; Ren, 2016; Wood, 2017).

Además se obtuvo una sexta capa basada en la precipitación anual en el área de distribución de la especie empleando las capas de precipitación mensual promedio. Una vez obtenidas las capas se procedió a realizar una prueba de colinealidad entre las seis capas mecanicistas y las 19 capas bioclimáticas además

de la capa altitudinal, empleando para ello las pruebas de correlación de Pearson ($r \geq 0.8$) y un análisis de componentes principales ya que los modelos GLM y GAM requieren de datos altamente informativos y sin alta correlación (Hastie y Tibshirani, 1990; Guisan *et al.*, 2002; Kienast *et al.*, 2012).

7.5 Generación del modelo de nicho ecológico mixto

Una vez que seleccionadas las capas se elaboraron los mapas de distribución potencial actual y futura (2050 y 2070/rcp 4.5 y 8.5), se desarrollaron tres tipos de modelo (GLM, GAM y consenso) empleando 142 datos de presencia como datos de entrenamiento, con 1000 pseudoausencias por modelo; para cada algoritmo se generaron cinco modelos con cinco distribuciones diferentes de pseudoausencias, con una distancia entre los puntos de pseudoausencias de 50 a 200 kilómetros, para ello se emplearon las librerías *biomod2*, *dismo*, *maps*, *maptools*, *mapdata*, *parallel* y *reshape* (Wickham, 2006; Thullier *et al.*, 2016; Becker *et al.*, 2016a; Becker *et al.*, 2016b; Hijimans *et al.*, 2017; R Core Team, 2017b).

A partir de los modelos generados se obtuvieron modelos únicos GAM, GLM y consenso, para ello se emplearon las librerías *biomod2*, *dismo*, *maps*, *maptools*, *mapdata* (Hijimans *et al.*, 2017; Thullier *et al.*, 2016; Becker *et al.*, 2016a; Becker *et al.*, 2016b; Bivand *et al.*, 2017). Una vez obtenidos los modelos se realizaron las pruebas de evaluación estadística para los modelos generados, empleando los estadísticos ROC, R^2 , AIC, KAPPA (el cual determina la concordancia de nuestro modelo de los datos empleados con respecto de un modelo generado al azar) y TSS (True Skills Statistics por sus siglas en inglés, esta prueba muestra la relación

estadística entre el número de aciertos del modelo a los datos de presencia y a los datos de ausencias o pseudoausencias), los índices KAPPA y el TSS contemplan valores que van de -1 a 1, los valores de -1 determinan un desempeño peor que el de un modelo generado al azar, el valor de cero indica un modelo no mejor al generado por el azar y por encima 0.4 se consideran modelos considerablemente buenos. Para todos los estadísticos antes mencionados se empleó el programa R-project v3.4.3 (R Core Team; 2017) y las librerías *dismo* y *biomod2* (Hijimans *et al.*, 2017). Por otra parte se evaluó el valor de ROC-Parcial empleando la plataforma de CONABIO, “NICHE TOOLBOX” (CONABIO, 2018). Finalmente se obtuvieron los modelos en formato “grd” los cuales fueron transformados a formato “ascii” con el programa DIVA – GIS v7.5 (Hijimans *et al.*, 2012) para su posterior edición en el programa QGIS 2.18.14 (QGIS Development team, 2017).

7.6 Protocolo de bioseguridad

Debido a la posible influencia del ser humano en la dispersión de patógenos peligrosos para los anfibios, se siguió un protocolo de limpieza del material de campo, y de artículos personales que hayan tenido contacto con los micro hábitats para evitar la dispersión de enfermedades cuando se cambie de localidad de colecta.

Asimismo, se siguieron medidas de limpieza necesarias en los encierros para evitar enfermedades por hongos y bacterias. A los ejemplares con heridas abiertas se les desinfecto con una solución de Iodoprovidona al 8% y se aplicó un gel cicatrizante con acción antiséptica de la marca Vetbac.

Finalmente los ejemplares empleados en el presente trabajo fueron liberados en sus respectivas localidades, no sin antes verificar su estado de salud.

7.7 Análisis estadístico

7.7.1 Análisis estadísticos a los datos de temperaturas críticas

Para determinar si existen diferencias entre los datos de las temperaturas críticas obtenidos en las dos poblaciones y determinar si las tolerancia térmicas son diferentes, se realizó primero una prueba de normalidad (Shapiro-Wilks, $n < 50$). Los datos de temperatura crítica mínima de ambas poblaciones presentan una distribución normal, por lo que se empleó un análisis estadístico paramétrico (t de student). Por su parte los datos de temperatura crítica máxima para ambas poblaciones no presentan una distribución normal, por lo que se empleó un análisis estadístico no paramétrico (U de Mann Whitney) (Wilson, 2001; Herrel y Bonneaud, 2012; Careu *et al.*, 2014). Para ello se emplearon las librerías *stat* y *nortest* del programa R (Gross y Ligges, 2015; R Core Team: 2016).

7.7.2 Comparación entre el desempeño locomotor en los diferentes tratamientos térmicos

Para saber si existen diferencias significativas del desempeño locomotor entre los tratamientos térmicos de cada población se empleó primero una prueba de normalidad (prueba de Shapiro-Wilks, $n < 50$), ya que los datos no cumplen con el supuesto de normalidad se empleó una prueba de Friedman y una prueba de Wicoxon pareada para determinar entre que tratamientos térmicos existen

diferencias (Wilson, 2001; Wilson, 2005; Kölher *et al.*, 2011; Herrel y Bonneaud, 2012), empleando las librerías *stats* y *nortest* (Pohlert, 2014; Gross y Ligges, 2015; R Core Team: 2016).

Posteriormente, para saber si existen diferencias significativas del desempeño locomotor entre los tratamientos térmicos de las dos poblaciones se empleó una prueba de Kruskal-Wallis y una prueba de Wilcoxon pareada para determinar entre que tratamientos térmicos existen diferencias empleando las librerías *stats* y *nortest* (Pohlert, 2014; Gross y Ligges, 2015; R Core Team: 2016).

Finalmente, se analizaron los datos de ambas poblaciones para generar una sola curva para la especie. Para determinar si existían diferencias estadísticamente significativas en los tratamientos térmicos para ambas poblaciones, se empleó una prueba de Friedman y una prueba de Wilcoxon pareada, empleando las librerías *stats* y *nortest* (Pohlert, 2014; Gross y Ligges, 2015; R Core Team: 2016).

7.7.3 Diferencias entre la temperatura preferencial y temperatura registradas en campo

Para determinar si existen diferencias significativas entre la temperatura seleccionada durante el experimento en cada población, se empleó una prueba de Friedman dado que los datos no presentan una distribución de tipo normal (prueba de Shapiro-Wilks, $n < 50$) (Wu y Kam, 2005; Kölher *et al.*, 2011). Por otro lado se empleó una prueba de Kruskal-Wallis para comparar los datos de temperatura seleccionada entre ambas poblaciones, para ambas pruebas se emplearon las librerías *stats*, *PMCRMR* y *nortest* (Pohlert, 2014; Gross y Ligges, 2015; R Core Team: 2016).

Posteriormente se compararon las diferencias entre las temperaturas de la piel y la cloacal al final del experimento en ambas poblaciones (prueba de Wilcoxon) y si existen diferencias entre las temperaturas finales entre las poblaciones muestreadas (prueba U de Mann Whitney). Finalmente se compararon las temperaturas obtenidas en laboratorio con las temperaturas de campo de la especie, para ello se empleará una prueba de T-student (para datos paramétricos) o U de Mann Whitney (si los datos son no paramétricos), posteriormente se compararon los datos de la población de Tlaxcala con la población de Hidalgo empleando los mismos análisis (Wilson, 2001; Herrel y Bonneaud, 2012; Beal *et al.*, 2014). Esto con la librería *stats* (R Core Team: 2016).

8 Resultados

8.1 Base de datos de registros de colecta de *L. spectabilis*

Se obtuvieron 2434 datos de presencia de la especie, después de eliminar los datos repetidos, los puntos atípicos y depurar la base de datos para mantener un solo dato de presencia por cada 30 arcos de segundo, se obtuvieron 299 datos de presencia (tabla 1).

Tabla 1. Número de registros de las bases de datos de *L. spectabilis*.

Registros	Número de registros
Registros obtenidos de las bases de datos	2434
Registros únicos	326
Registros sin datos atípicos geográficos	320
Registros sin datos atípicos climáticos	318
Registros por cada 30 arcos segundos	299

8.2 Delimitación del área de accesibilidad de *L. spectabilis* (área M)

La delimitación del área de accesibilidad se realizó empleando la capa de subcuencas hidrológicas (INEGI, 2014) (figura 4). Las subcuencas consideradas en el área de accesibilidad de la especie son 137, pertenecientes a 26 cuencas (tabla 2, figura 5). Para evitar un sobreajuste del área de accesibilidad se dejó una subcuenca como margen alrededor de los sitios de presencia de la especie.

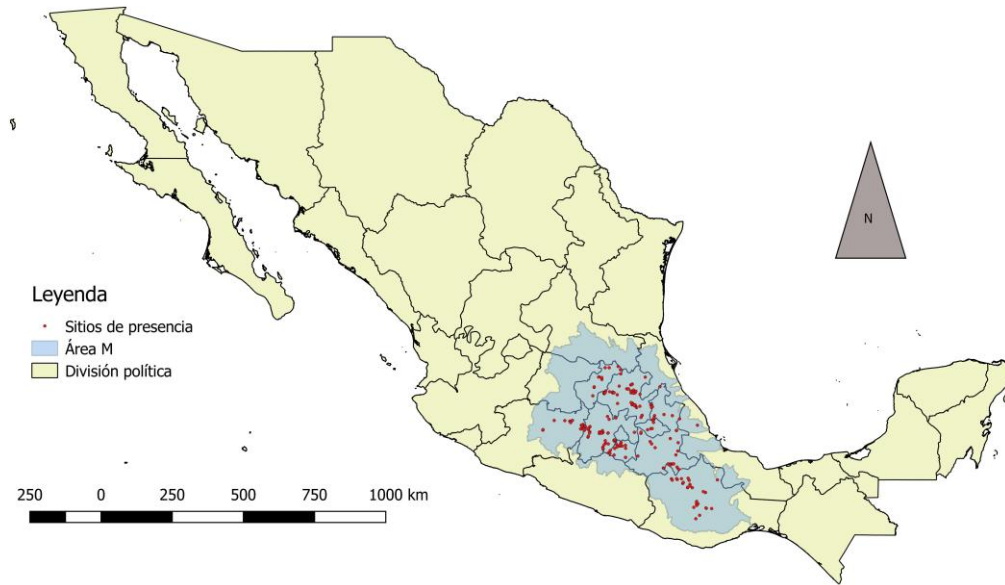


Figura 4. Delimitación del área M de la especie en relación a las Subcuencas hidrológicas de México.

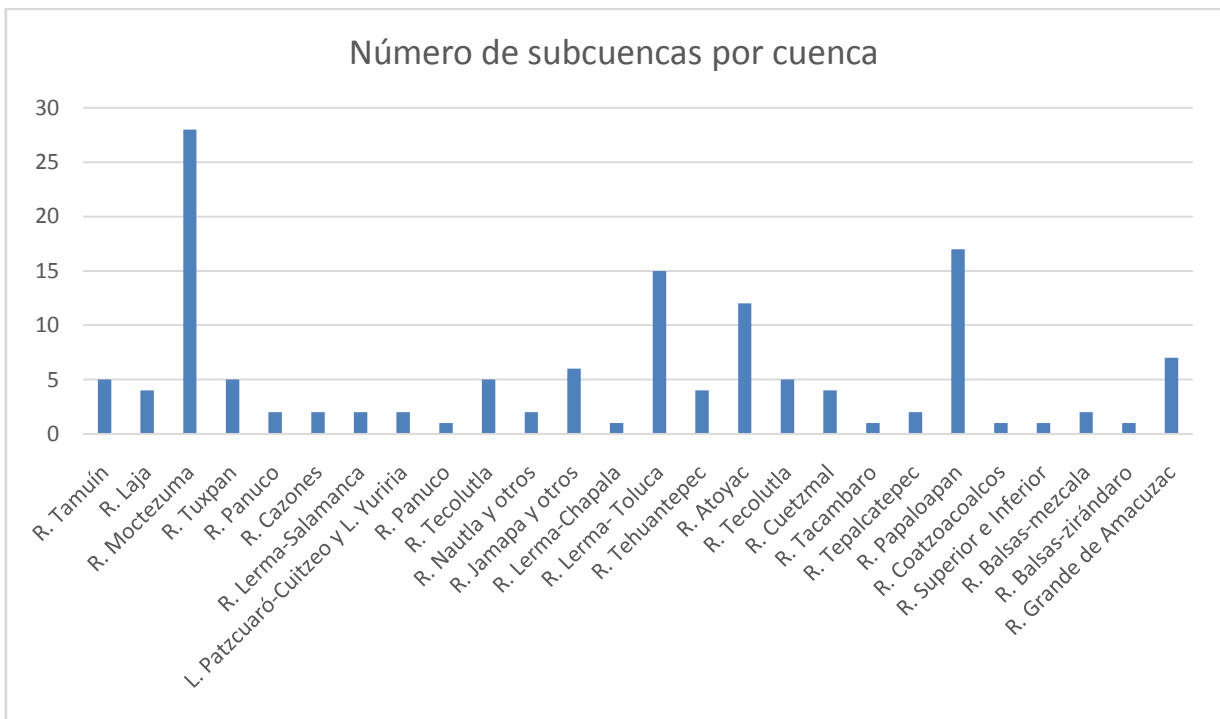


Figura 5. Cuencas y subcuencas hidrológicas de México empleadas para la delimitación del área de accesibilidad de *L. spectabilis*.

Tabla 2. Cuencas y subcuencas hidrológicas de México empleadas para la delimitación del área de accesibilidad de *L. spectabilis*.

Cuencas	Subcuencas
R. Tamuín	5
R. Laja	4
R. Moctezuma	28
R. Tuxpan	5
R. Panuco	2
R. Cazonas	2
R. Lerma-Salamanca	2
L. Patzcuaró-Cuitzeo y L. Yuriria	2
R. Panuco	1
R. Tecolutla	5
R. Nautla y otros	2
R. Jamapa y otros	6
R. Lerma-Chápala	1
R. Lerma- Toluca	15
R. Tehuantepec	4
R. Atoyac	12
R. Tecolutla	5
R. Cuetzmal	4
R. Tacambaro	1
R. Tepalcatepec	2
R. Papaloapan	17
R. Coatzacoalcos	1
R. Superior e Inferior	1
R. Balsas-mezcala	2
R. Balsas-zirándaro	1
R. Grande de Amacuzac	7

8.3 Selección de las capas bioclimáticas empleadas en el modelo

Una vez obtenida el área M de la especie se utilizó el programa R para cortar las 19 variables bioclimáticas y la capa altitudinal al tamaño del área M de la especie, se realizo primero un análisis de componentes principales, escogiendo los tres primeros componentes que recogen el 90% de la varianza (componente 1: 53.66%, componente 2: 26.17% y componente 3: 10.99). Las capas más explicativas según

este análisis fueron: Bio5, Altitud, Bio6, Bio17, Bio10, Bio7, Bio2, Bio3 y Bio15 (tabla 3 y figura 11).

Tabla 3: Variables con mayor valor de loadings.

Capa	Componente 1	Componente 2	Componente 3
Temperatura máxima del mes más caliente (Bio5)	0.204936	-0.313554	-0.033617
Altitud	-0.280940	0.148179	0.052395
Temperatura mínima del mes más frío (Bio6)	0.270860	-0.162669	0.126964
Precipitación del trimestre más seco (Bio17)	0.222256	0.273553	-0.124279
Temperatura promedio del trimestre más caliente (Bio10)	0.250853	-0.247498	0.027750
Intervalo de temperatura anual (Bio 7)	-0.14281	-0.236732	-0.234979
Intervalo de temperatura promedio diurna (Bio 2)	-0.227283	-0.169960	0.017243
Isotermalidad (Bio 3)	-0.228810	0.019562	0.365054
Precipitación estacional (Bio 15)	-0.075604	-0.220152	0.480883

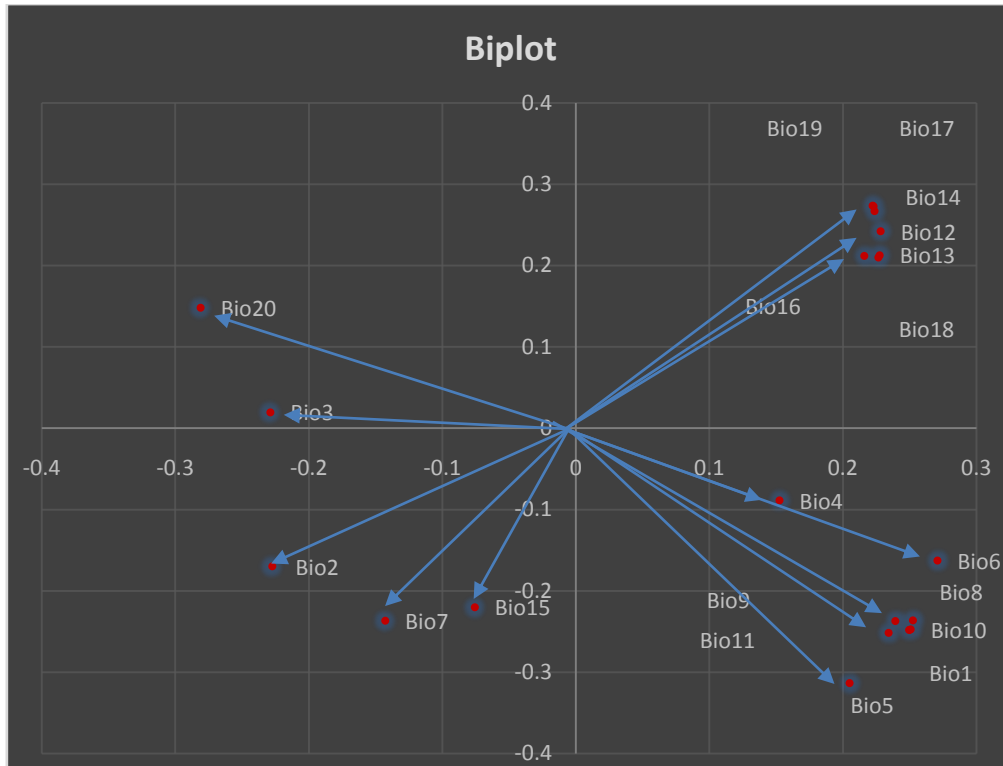


Figura 6. Biplot del análisis de componentes principales, las flechas rojas representan los valores score de cada variable.

Una vez obtenido el análisis de componentes principales se eligieron de las capas más explicativas con base al valor de loadings del ACP y que además presenten un correlación menor a 0.8. Por lo que las capas a empleadas en la elaboración del modelo fueron altitud, Bio 17, Bio 16, Bio2, Bio3 y Bio15.

Tabla 4. Capas obtenidas del ACP y capas que no se correlacionan con estas, obtenidas por la correlación de Pearson ($r \leq 0.8$).

Capas	Significado
Altitud	Altitud
Bio 17	Precipitación del cuarto más seco
Bio 16	Precipitación del cuarto más húmedo
Bio 2	Intervalo de temperatura diurna
Bio 3	Isotermalidad
Bio 15	Precipitación estacional

8.4 Mapas de distribución potencial (Modelo correlativo)

8.4.1 Mapa de distribución potencial actual de *L. spectabilis*

El modelo obtenido presenta una ROC estándar de 0.831 dicho índice indica que nuestro modelo es mejor que un modelo generado al azar (0.5 sería el valor de un modelo al azar), el valor AUC ratio de la ROC parcial fue de 1.549601 por lo que la predicción del modelo es aceptable (el valor es mayor a 1 por lo que nuestro modelo es mejor que uno generado al azar). El modelo pronostica para la región Occidente del país en el estado de Querétaro áreas de idoneidad media alta en las regiones del Semidesierto Queretano y la Sierra Gorda, por su parte en el estado de Michoacán se estiman aéreas de idoneidad en las regiones de Zitácuaro, Morelia y Pátzcuaro. Para la región Centro del país se observa idoneidad media alta en el estado de Hidalgo en las regiones de Sierra Gorda, Sierra Alta, Sierra Baja, Comarca Minera y Valle de Tulancingo, en el estado de Puebla se estiman aéreas de idoneidad en las regiones de Huauchinango, Teziatlán, Ciudad Serdán, San Pedro Cholula y Tehuacán, en el estado de México se estima en las regiones de Valle de Bravo y Valle de Toluca, en el estado de Morelos en la región de Cuernavaca, en el estado de Tlaxcala se limita a las regiones del Poniente, Centrosur y Sur. Finalmente en la región Sureste del país los sitios de idoneidad media alta se localizan en el estado de Oaxaca en las regiones de La Cañada, Sierra Norte, Valles Centrales y Sierra Sur, así como en el estado de Veracruz en pequeñas partes de las regiones de la Huasteca Baja, las Montañas y la Capital (figura 7, tabla 5).

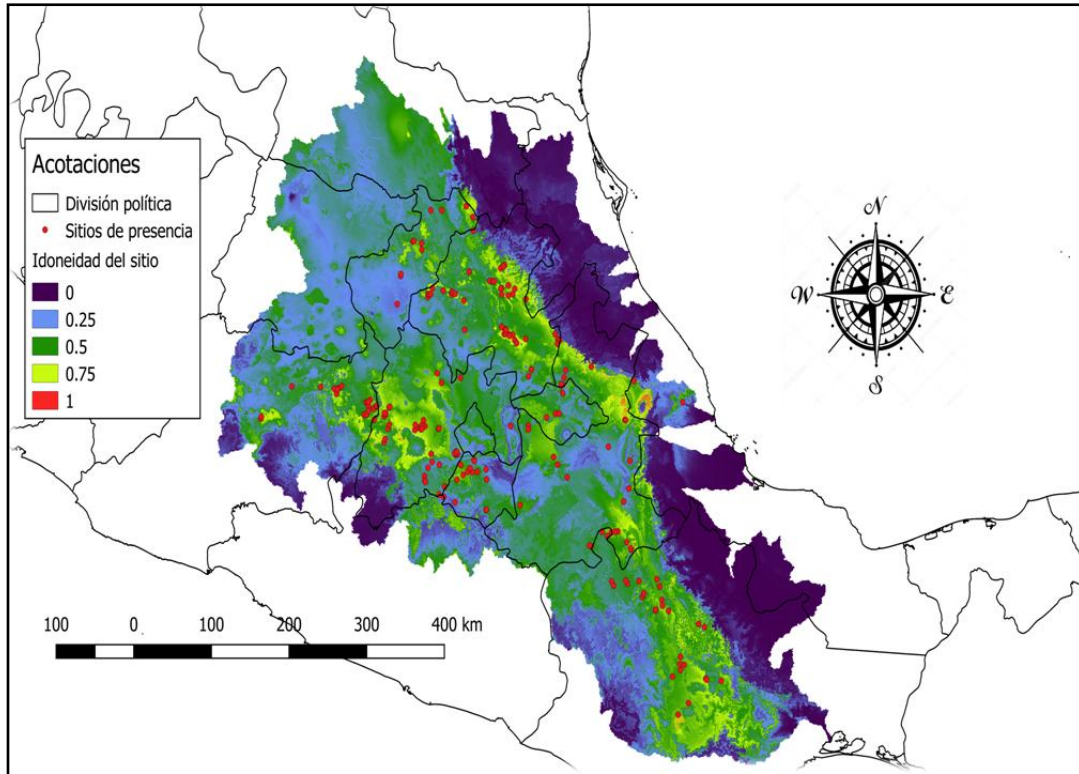


Figura 7. Mapa de distribución potencial actual de *L. spectabilis*, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.831, ROC parcial: 1.549601).

Tabla 5. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad para el periodo actual. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
Actual Maxent	4003	1.24%	45426	14.03%	274193	84.73%

8.4.2 Mapa de distribución potencial de *L. spectabilis*, escenarios futuros ACCESS 1-0, periodo 2050

El modelo ACCESS 1-0, rcp 4.5, 2050 contempla para la región Occidente una reducción de sitios de idoneidad media alta para la especie en el estado de Querétaro en la región del Semidesierto Queretano, así como en el estado de Michoacán en las regiones de Zitácuaro y Pátzcuaro. Para la región Centro en el estado Hidalgo se observan fragmentaciones en las regiones de Sierra Gorda, Sierra Alta y Sierra Baja, en el estado de México hay pérdida de sitios de idoneidad en la región de Valle de Bravo mientras que en la región de Atlacomulco aparecen zonas de idoneidad media alta, el estado de Morelos es el más afectado según esta proyección ya que prácticamente pierde todos sus sitios de idoneidad para la especie, en el estado de Tlaxcala se observan aumentos de sitios de idoneidad media en las regiones Norte, Poniente y Oriente; para el estado de Puebla se observa una disminución en la región de Huauchinango mientras que en las regiones de Teziutlán, Ciudad Serdán, San Pedro Cholula y Tehuacán se observan aumentos. Finalmente, para la región Sureste del país en el estado de Oaxaca, se estiman aumentos en sus áreas de idoneidad en las regiones de la Mixteca, la Cañada, Sierra Norte, Valles Centrales y Sierra Sur, por su parte Veracruz presenta reducciones en las regiones de la Huasteca Baja, la Capital y las Montañas (figura 8, tabla 6).

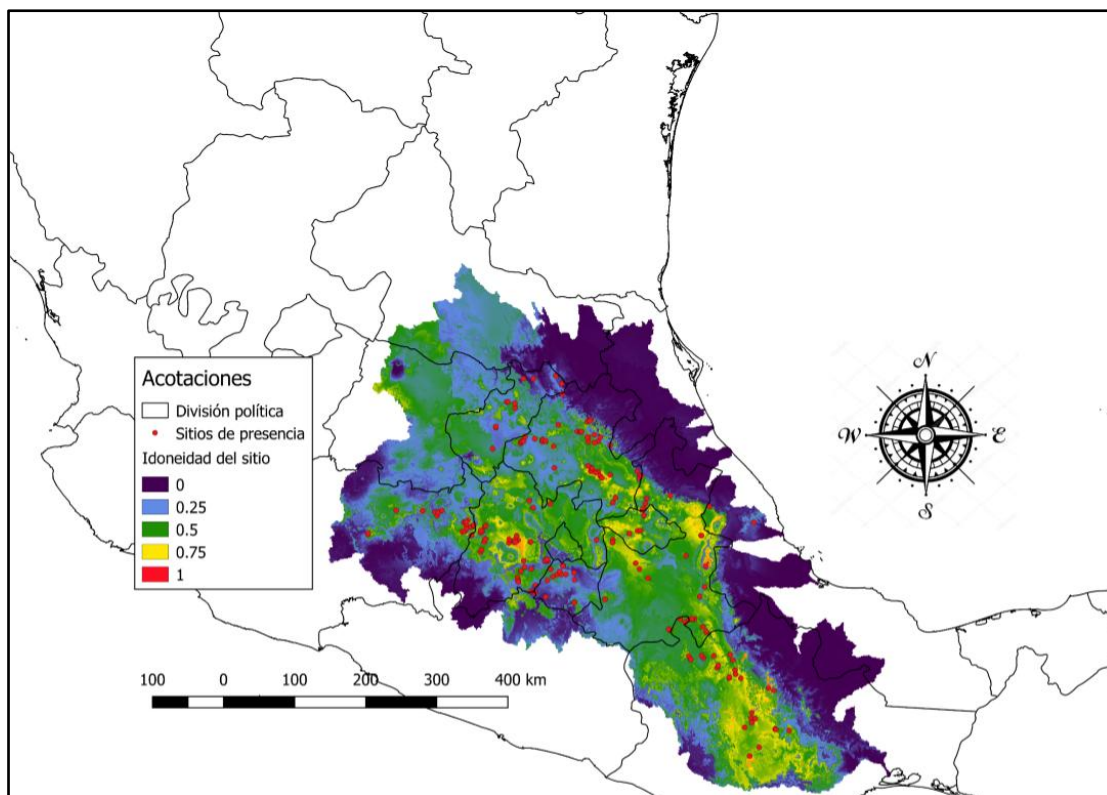


Figura 8. Mapas de distribución potencial de *L. spectabilis* escenario ACCESS 1-0 modelo de nicho ecológico periodo 2050, rcp 4.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.831, ROC parcial: 1.442973).

Tabla 6. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
ACCESSS 0-1, 2050, rcp 4.5	5517	1.70%	55396	17.11%	262709	81.17%
Variación	+	0.50%	+	3%	-	3%

Por su parte el modelo ACCESS 1-0, rcp 8.5, 2050 contempla en la región Occidente del país, para el estado de Querétaro pérdida de sitios de idoneidad en la región del Semidesierto Queretano. En el estado de Michoacán se observa un ligero aumento en los sitios de idoneidad en la región de Pátzcuaro y Zitácuaro. En la región Centro, en el estado de Hidalgo se observan pérdidas en la región de Sierra Gorda, Sierra Alta, Sierra Baja y la Comarca Minera; para el estado de Tlaxcala se observan aumentos en las regiones Norte, Centronorte, Centrosur, Sur, Poniente y Oriente; para el estado de Puebla se observan aumentos en las regiones de Huauchinango, Teziutlán y Ciudad Serdán; en el estado de México se observan pérdidas en la región de Atlacomulco, Valle de Bravo y Valle de Toluca; en el estado de Morelos se conserva algo de idoneidad media baja en las regiones de Cuernavaca y el occidente de dicha entidad. Para la zona Sureste del país se observa, para el estado de Veracruz reducciones considerables en la región de la Huasteca Baja, mientras que la región de la Capital y las Montañas mantuvieron sus áreas de idoneidad (figura 9, tabla 7).

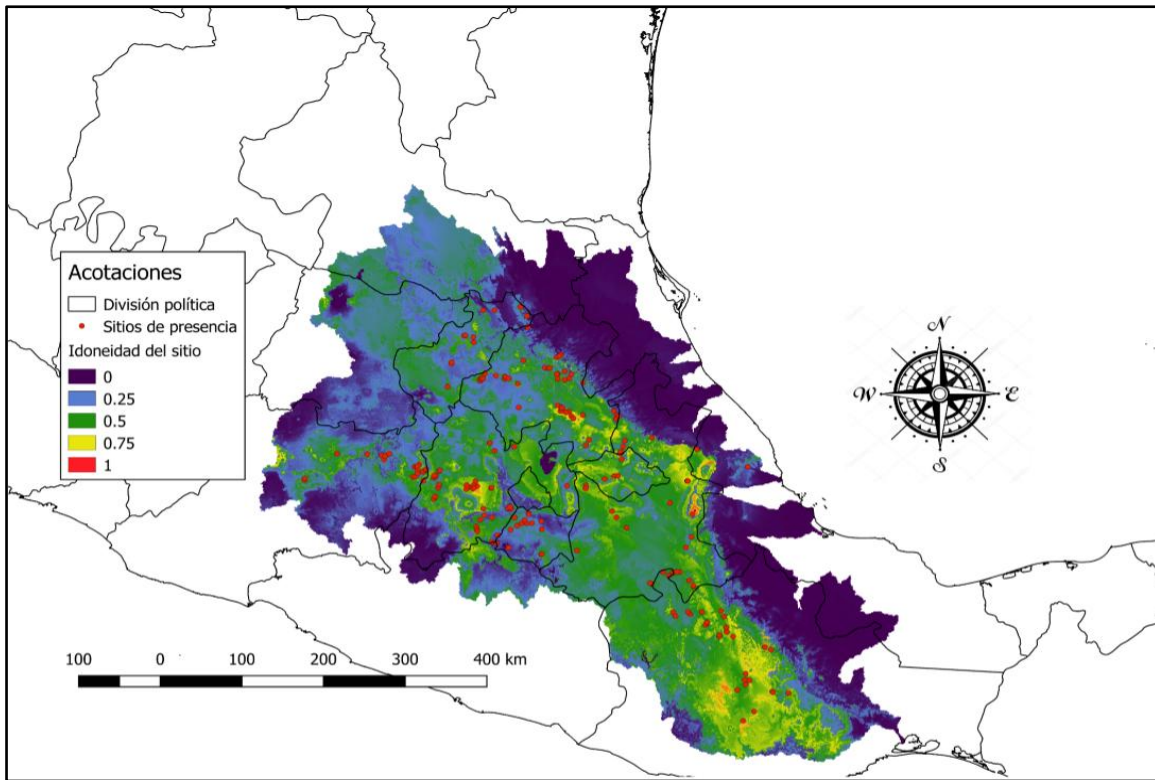


Figura 9. Mapas de distribución potencial de *L. spectabilis* escenario ACCESS 1-0 modelo de nicho ecológico periodo 2050, rcp 8.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.832, ROC parcial: 1.456525).

Tabla 7. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 0.86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
ACCESSS 0-1, 2050, rcp 8.5	5246	1.63%	48540	15.00%	269836	83.37%
Variación	+	0.39%	+	0.7%	-	1%

8.4.3 Mapa de distribución potencial de *L. spectabilis*, escenarios futuros ACCESS 1-0, periodo 2070

El modelo ACCESS 1-0, rcp 4.5, 2070 contempla una gran pérdida de sitios de idoneidad para la especie en la región Occidente del país en el estado de Michoacán donde prácticamente desaparecen los sitios de idoneidad media alta, además de una gran reducción en el estado de Querétaro en la región del Semidesierto Queretano. En la región Centro del país en el estado de Hidalgo se observa la pérdida de idoneidad en las regiones de Sierra Gorda, Sierra Alta, Sierra Baja y Comarca Minera, en el estado de Tlaxcala se observan disminuciones en las regiones Norte, Centronorte, Centrosur, Sur y Poniente; el estado de Morelos pierde todos los sitios de idoneidad media alta; el estado de México presenta pérdidas en las regiones de Atlacomulco y Valle de Bravo y Valle de Toluca; en el estado de Puebla se observa un aumento de sitios de idoneidad en las regiones de Huauchinango y Teziutlán con ligeras pérdidas en las regiones de San Pedro Cholula, Ciudad Serdán y Tehuacán. Finalmente, en la región del Sureste del país, el estado de Oaxaca conserva más áreas de idoneidad sin pérdidas mayores en la entidad, en contraparte el estado de Veracruz se pierden sitios de idoneidad en las regiones de la Huasteca Baja y las Montañas, manteniendo los sitios de idoneidad media alta en la región de la Capital (figura 10, tabla 8).

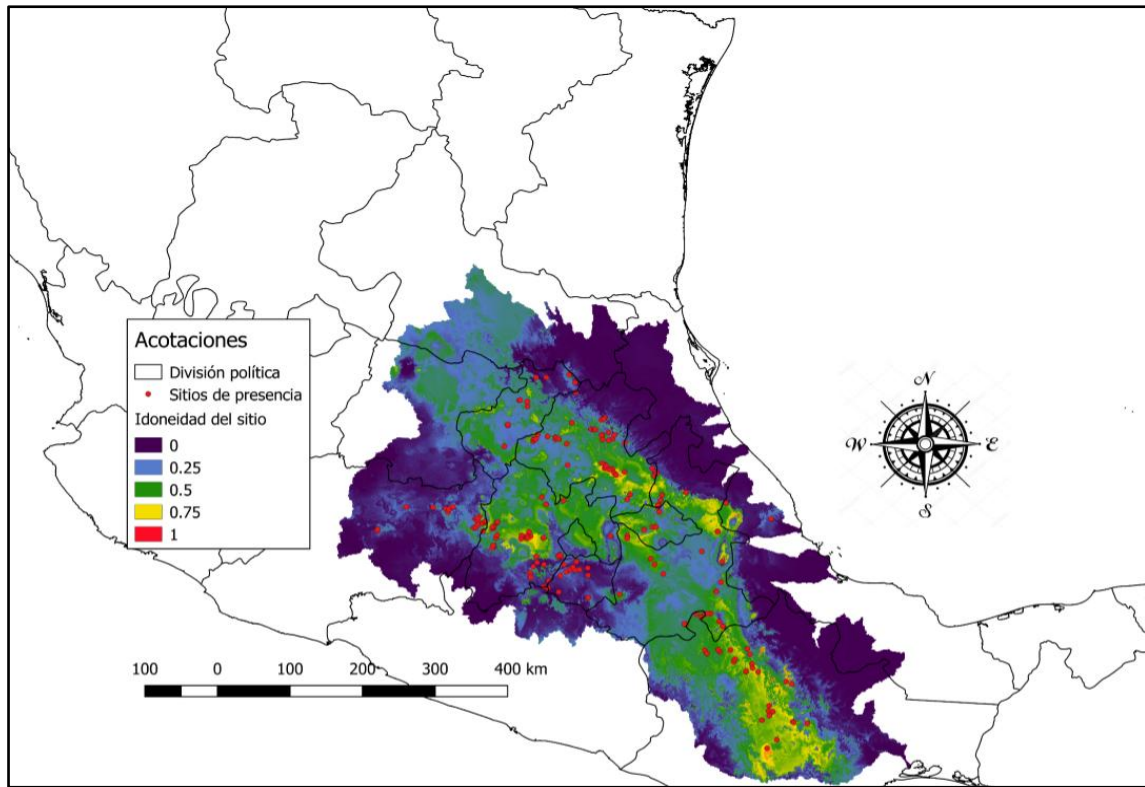


Figura 10. Mapas de distribución potencial de *L. spectabilis* escenario ACCESS 1-0 modelo de nicho ecológico periodo 2070, rcp 4.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.832, ROC parcial: 1.455608).

Tabla 8. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 0.86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
ACCESSS 0-1, 2070, rcp 4.5	3076	0.93%	37059	11.25%	289250	87.82%
Variación	-	0.77%	-	5.86%	+	6.65%

Por otra parte el modelo ACCESS 1-0, rcp 8.5, 2070 contempla para la región Occidente en el estado de Querétaro una gran pérdida de sitios de idoneidad en la región del Semidesierto Queretano, así como disminución de los sitios de idoneidad en todo el estado de Michoacán. Para la región Centro del país en el estado de Hidalgo se observan disminuciones en las regiones de la Sierra Alta y Sierra Baja; en el estado de Puebla se observa pérdidas en los sitios de idoneidad en las regiones de Huauchinango, Teziutlán, Ciudad Serdán, San Pedro Cholula y Tehuacán, en el estado de México hay pérdida de sitios de idoneidad en las regiones de Atlacomulco y Valle de Bravo, en el estado de Morelos prácticamente desaparecen los sitios de idoneidad media en la toda la entidad; Tlaxcala tiene pérdidas en la región Poniente y Oriente. Mientras que en la región Sureste en el estado de Oaxaca se observa un ligero aumento de los sitios de idoneidad la región de la Sierra Sur mientras que disminuye en las regiones de Sierra Norte y Valles Centrales, en el estado de Veracruz las zonas de idoneidad tienen ligeras pérdidas en las regiones de la Huasteca Baja, las Montañas y la Capital (figura 11, tabla 9).

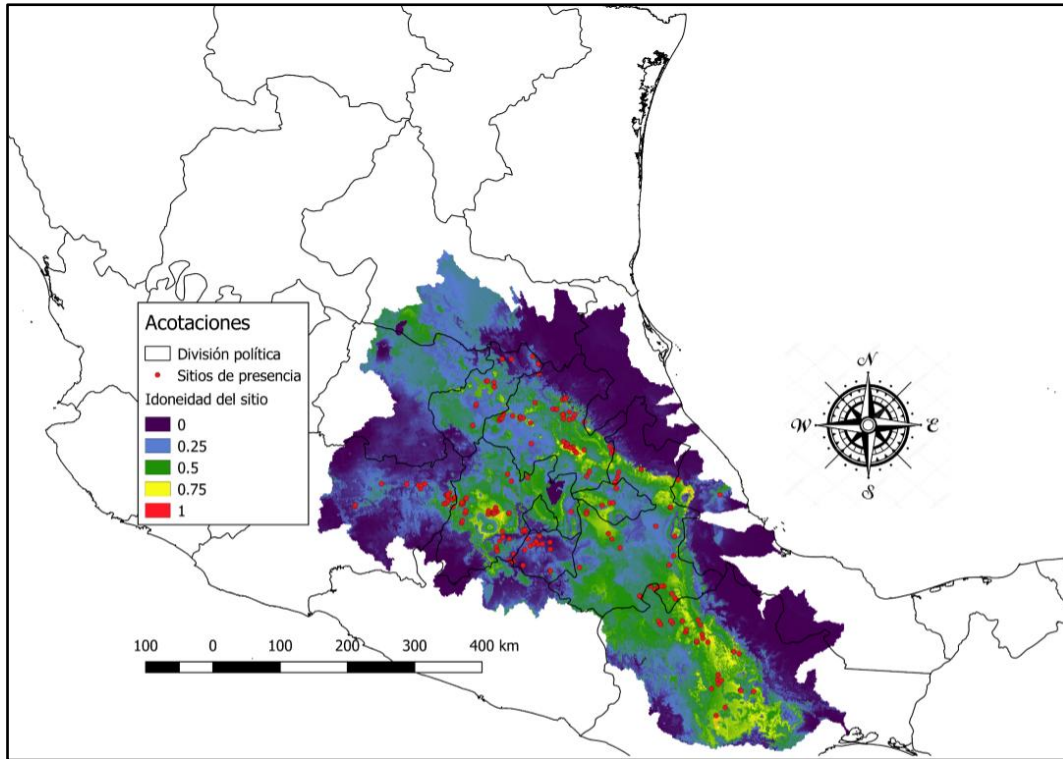


Figura 11. Mapas de distribución potencial de *L. spectabilis* escenario ACCESS 1-0 modelo de nicho ecológico periodo 2070, rcp 8.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.832, ROC parcial: 1.456525).

Tabla 9. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 0.86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
ACCESSS 0-1, 2070, rcp 8.5	1729	0.53%	27654	8.55%	323622	90.92%
Variación	-	1.10%	-	6%	+	8%

8.4.4 Mapa de distribución potencial de *L. spectabilis*, escenarios futuros MIROC5, periodo 2050.

El modelo MIROC5, rcp 4.5, 2050 para la región Occidente en el estado de Querétaro contempla una pérdida de sitios de idoneidad para la especie en la región de Sierra Gorda, para el estado de Michoacán se observa una ligera pérdida en las regiones de Zitácuaro y Pátzcuaro. En la región Centro del país para el estado de México se observan pérdidas de sitios de idoneidad en las regiones de Atlacomulco, Valle de Bravo y Valle de Toluca; en el estado de Morelos se observan pérdidas en las regiones Norte y Cuernavaca; en el estado de Puebla se observan pérdidas en las regiones de Huauchinango, Teziutlán, Ciudad Serdán, San Pedro Cholula y Tehuacán. Por su parte la región Sureste del país muestra para el estado de Oaxaca hay un ligero aumento de los sitios de idoneidad en las regiones de la Cañada, la Mixteca, Sierra Norte, Valles Centrales y Sierra Sur, mientras que en el estado de Veracruz se observa un aumento considerable en los sitios de idoneidad media alta para las regiones de la Huasteca Baja, la Capital y las Montañas (figura 12, tabla 10).

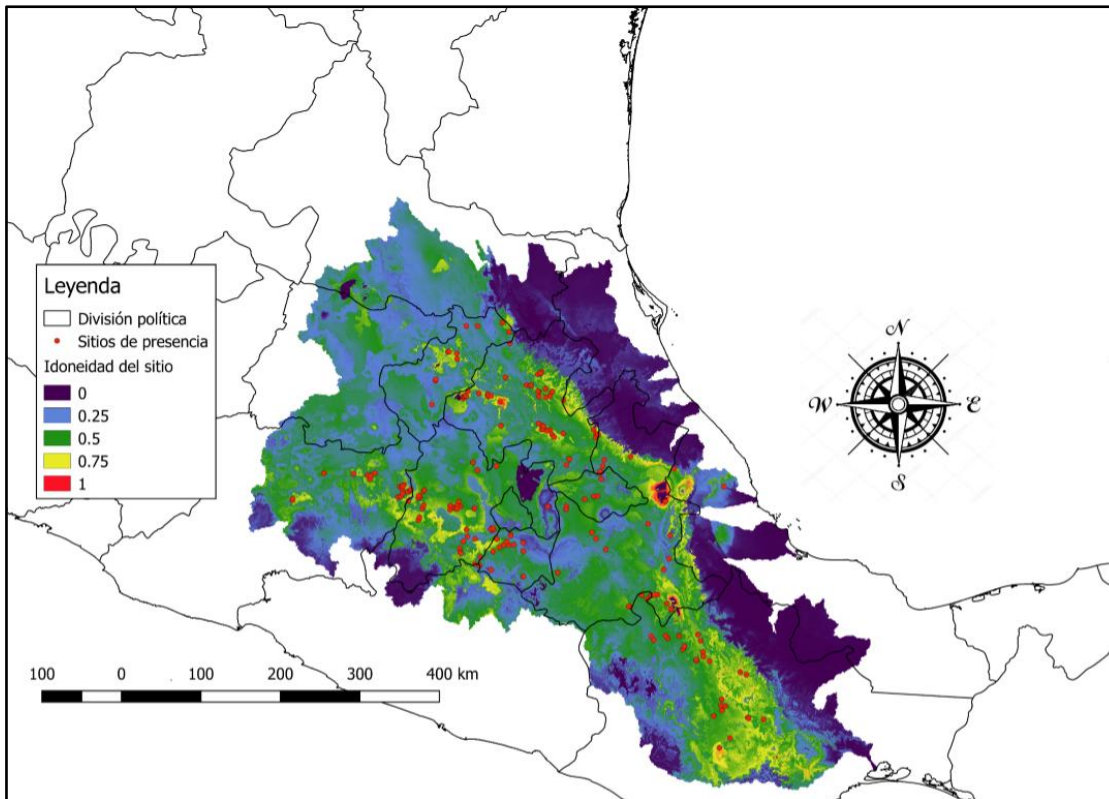


Figura 12. Mapas de distribución potencial de *L. spectabilis* escenario MIROC5 modelo de nicho ecológico periodo 2050, rcp 4.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.832, ROC parcial: 1.456525).

Tabla 10. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 0.86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
MIROC5, 2050, rcp 8.5	3896	1.20%	46800	14.46%	323622	84.33%
Variación	-	0.04%	+	0.43%	+	2.86%

El modelo MIROC5, rcp 8.5, 2050 para la región Occidente del país contempla para el estado de Querétaro una pérdida de sitios de idoneidad para la especie en las regiones de Sierra Gorda y el Semidesierto Queretano, para el estado de Michoacán se observan pérdidas en las regiones de Zitácuaro y Morelia. En la región Centro del país se estima para el estado de Hidalgo pérdidas en las regiones de Sierra Alta, Sierra Baja y Comarca Minera aunque se observa un ligero aumento en la región de Valle del Mezquital, en el estado de México se observan pérdidas en las regiones de Atlacomulco, Valle de Bravo y Valle de Toluca, para el estado de Tlaxcala se observan pérdidas en las regiones del Poniente, Centronorte, Centrosur y Sur de la entidad, en el estado de Puebla se observan pérdidas en las regiones de Huauchinango, Teziutlán, Ciudad Serdán, San Pedro Cholula y Tehuacán, para el estado de Morelos se observan grandes pérdidas en las regiones de Cuautla y Cuernavaca. Por su parte la región del Sureste del país se observa para el estado de Oaxaca pérdidas en los sitios de idoneidad en las regiones de La Cañada y la Mixteca, por otro lado se observa ligero aumento en las regiones de la Sierra Norte, la Sierra Sur y Valles Centrales, en el estado de Veracruz se observa un ligero aumento en las regiones de la Huasteca Baja, la Capital y las Montañas (figura 13, tabla 11).

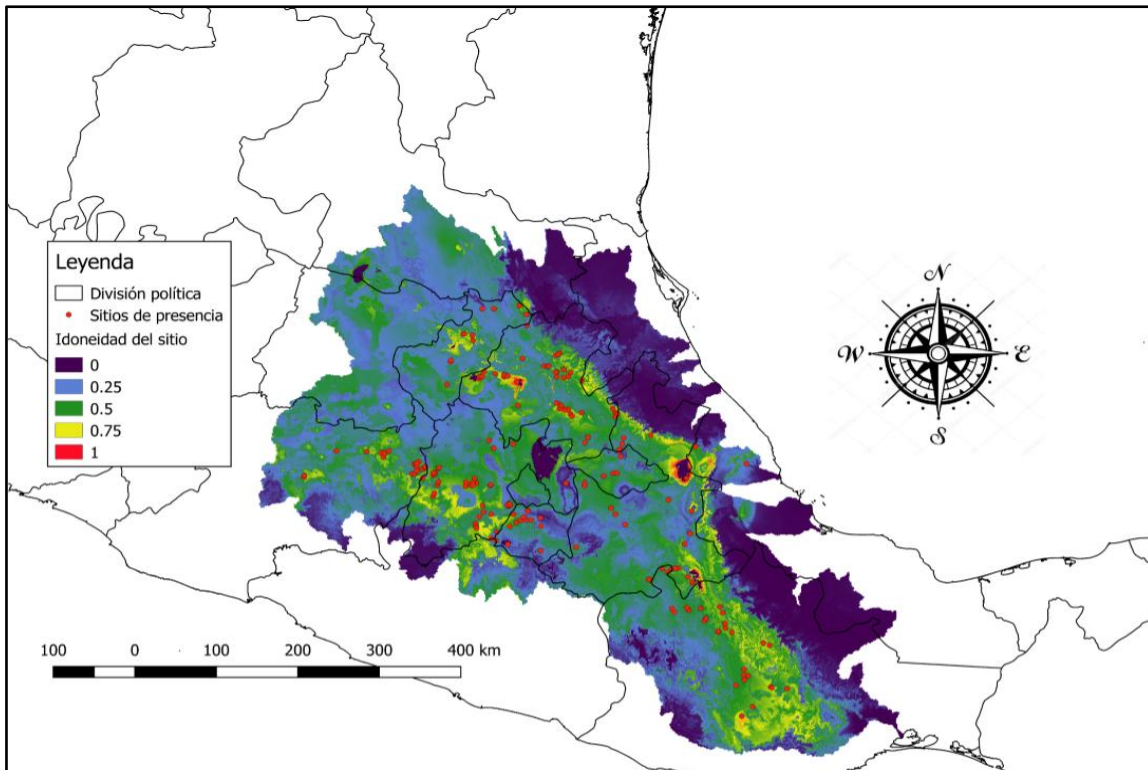


Figura 13. Mapas de distribución potencial de *L. spectabilis* escenario MIROC5 modelo de nicho ecológico periodo 2050, rcp 8.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.839, ROC parcial: 1.489859).

Tabla 11. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 0.86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
MIROC5, 2050, rcp 4.5	3076	0.95%	37059	11.45%	323622	87.59%
Variación	-	0.29%	-	3%	+	3%

8.4.5 Mapa de distribución potencial de *L. spectabilis*, escenarios futuros MIROC5, periodo 2070.

El modelo MIROC5, rcp 4.5, 2070 para la región del Occidente del país se contempla una pérdida de sitios de idoneidad para la especie en la región de la Sierra Gorda mientras que se estiman ligeros aumentos en la región del Semidesierto Queretano; para el estado de Michoacán se estiman ligeras pérdidas para la región de Morelia mientras que para las regiones de Zitácuaro y Pátzcuaro se estiman ligeros aumentos. Para la región Centro del país se estima para el estado de Hidalgo pérdidas considerables en las regiones de Sierra Gorda, Sierra Alta, Sierra Baja, Valle de Mezquitlán y la Comarca Minera; en el estado de Morelos se estiman pérdidas en las regiones Norte y Cuernavaca; para el estado de México se estiman ligeras pérdidas en las regiones de Valle de Bravo y Valle de Toluca; el estado de Puebla presenta pérdidas de áreas de idoneidad principalmente en las regiones de Huauchinango, Teziutlán, Ciudad Serdán y Tehuacán. Por su parte la región Sureste del país muestra para el estado de Oaxaca pérdidas en los sitios de idoneidad media en las regiones de la Mixteca, la Cañada, Sierra Norte, Valles Centras y Sierra Sur; para el estado de Veracruz se observan pérdidas de los sitios de idoneidad en las regiones de la Huasteca Baja, la Capital y las Montañas (figura 14, tabla 12).

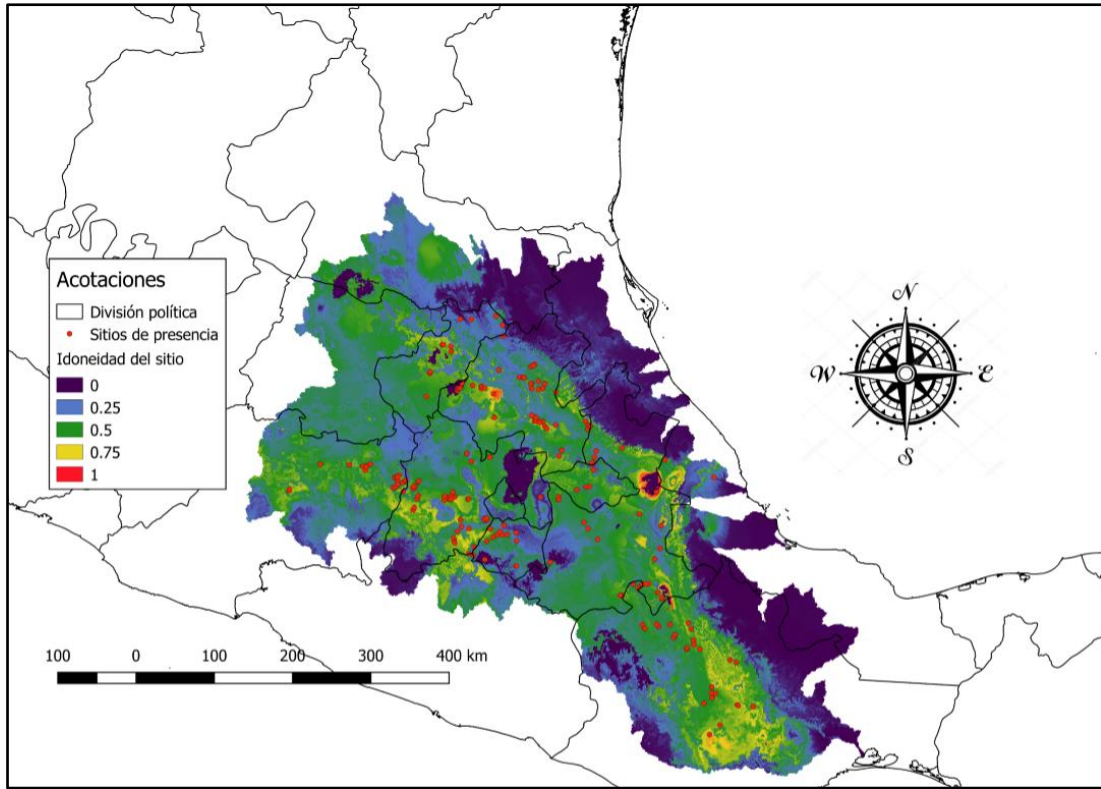


Figura 14. Mapas de distribución potencial de *L. spectabilis* escenario MIROC5 modelo de nicho ecológico periodo 2070, rcp 4.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.839, ROC parcial: 1.39561).

Tabla 12. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 0.86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
MIROC5, 2070, rcp 8.5	3033	0.94%	43018	13.29%	277571	85.77%
Variación	-	0.26%	-	1.17%	+	1.44%

El modelo MIROC5, rcp 8.5, 2070 para la región del Occidente del país contempla para el estado de Querétaro una ligera reducción del área de idoneidad media alta en la región del Semidesierto Queretano; para el estado de Michoacán se observan pérdidas de los sitios de idoneidad en la región de Morelia mientras que en las regiones de Zitácuaro y Pátzcuaro se observan ligeros aumentos. Para la región Centro del país en el estado de Hidalgo se estiman disminuciones en los sitios de idoneidad media alta en las regiones de Sierra Alta, Sierra Baja, Comarca Minera y Valle de Mezquital, para el estado de Tlaxcala se estiman ligeros aumentos en los sitios de idoneidad en la región del Poniente de la entidad; en el estado de Morelos se observa un ligero aumento en las regiones Norte y Cuernavaca, en el estado de Puebla se observan pérdidas en la región de Huauchinango mientras que se observa un ligero aumento de sitios de idoneidad media y alta en las regiones de Teziutlán, Ciudad Serdán y Tehuacán. Finalmente, para la región Sureste del país en el estado de Oaxaca se estima un ligero aumento de los sitios de idoneidad en las regiones de La Cañada, la Mixteca, la Sierra Norte, la Sierra Sur y Valles Centrales en dicha entidad, mientras que en el estado de Veracruz se observa un ligero aumento en las regiones de la Huasteca Baja, la Capital y las Montañas (figura 15, tabla 13).

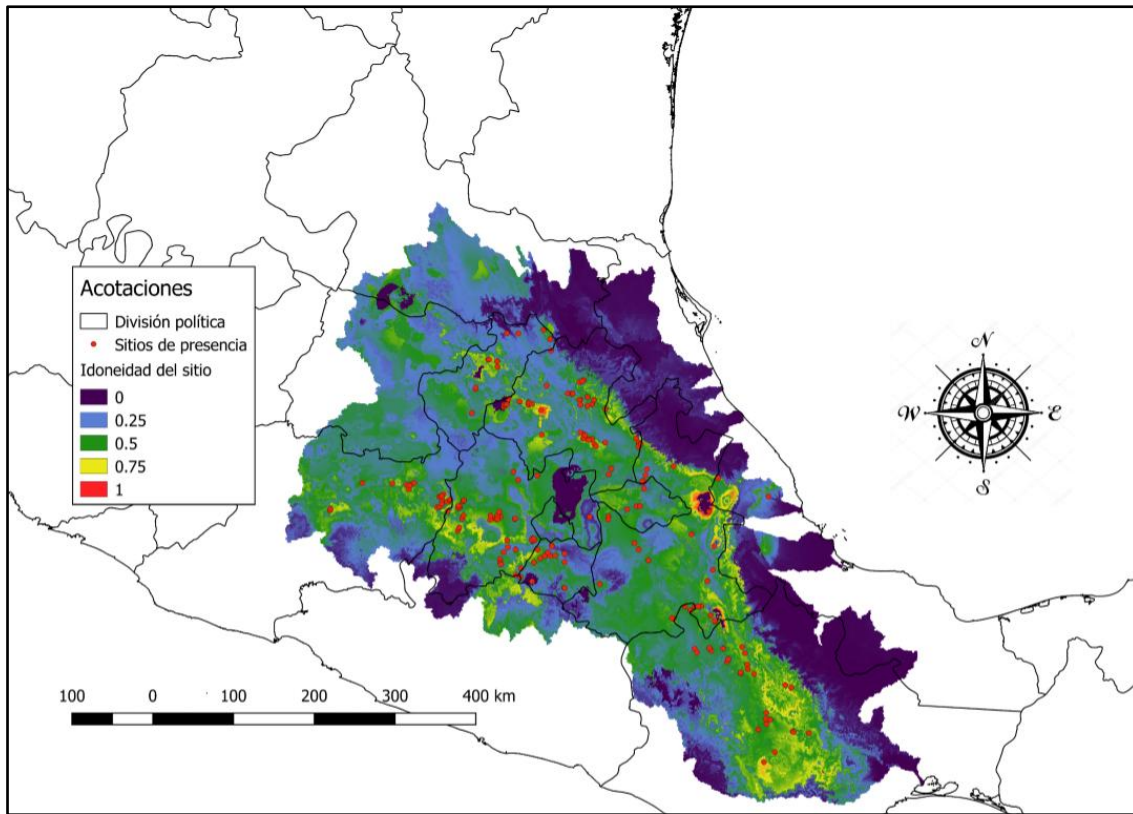


Figura 15. Mapas de distribución potencial de *L. spectabilis* escenario MIROC5 modelo de nicho ecológico periodo 2070, rcp 8.5, escala 1:4,000 000 (ROC: 0.839, ROC parcial: 1.426481).

Tabla 13. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)	No idoneidad (0-0.5)		
	No. Pixeles	Porcentaje		No. Pixeles	Porcentaje	
MIROC5, 2070, rcp 4.5	2886	0.89%	38473	11.88%	282263	87.21%
Variación	-	0.06%	+	0.43%	-	0.38%

8.4.7 Pérdidas de sitios de idoneidad por pixel

Los modelos de nicho ecológico para el futuro en el escenario ACCESS 0-1, estiman para el periodo 2050 un ligero aumento de los sitios de idoneidad de medio a alto en ambos rcp, siendo mayor el aumento en el rcp 4.5 (23.23%) que en el rcp 8.5 considerado catastrófico (8.81%). Los modelos para el año 2070 de este mismo escenario estiman una disminución considerable de los sitios de idoneidad, para el rcp 4.5 del 18.81%, mientras que el modelos rcp 8.5 estima la mayor pérdida de sitios de idoneidad (40.56%) de los sitios de idoneidad media a alta con respecto al modelo actual (figura 16), con pérdidas del 56.81% de los sitios de idoneidad alta (figura 16, figura 17).

Por su parte los modelos de nicho ecológico para el futuro en los escenarios MIROC5, estiman para el periodo 2050 en el rcp 4.5 un ligero aumento de los sitios de idoneidad de 2.56%, mientras estima una pérdida de idoneidad para el año 2070 con respecto a lo estimado para el periodo actual de 6.83%, por lo que este modelo es el que menor pérdida de sitios de idoneidad. Mientras el modelo rcp 8.5 estima para 2050 una ligera disminución en los sitios de idoneidad media y alta (18.81%), por otra parte que estima un ligero aumento para el periodo 2070 con respecto a lo estimado para 2050, aunque con una pérdida de 16.33% de sitios de idoneidad de media a alta con respecto a lo estimado para la actualidad (figura 16, figura 17).

Figura 16. Número de pixeles sitios de idoneidad de media a alta para los diferentes modelos generados, del lado izquierdo los modelos generados en los escenarios ACCESS 0-1, del lado derecho los modelos generados con los escenarios MIROC5.

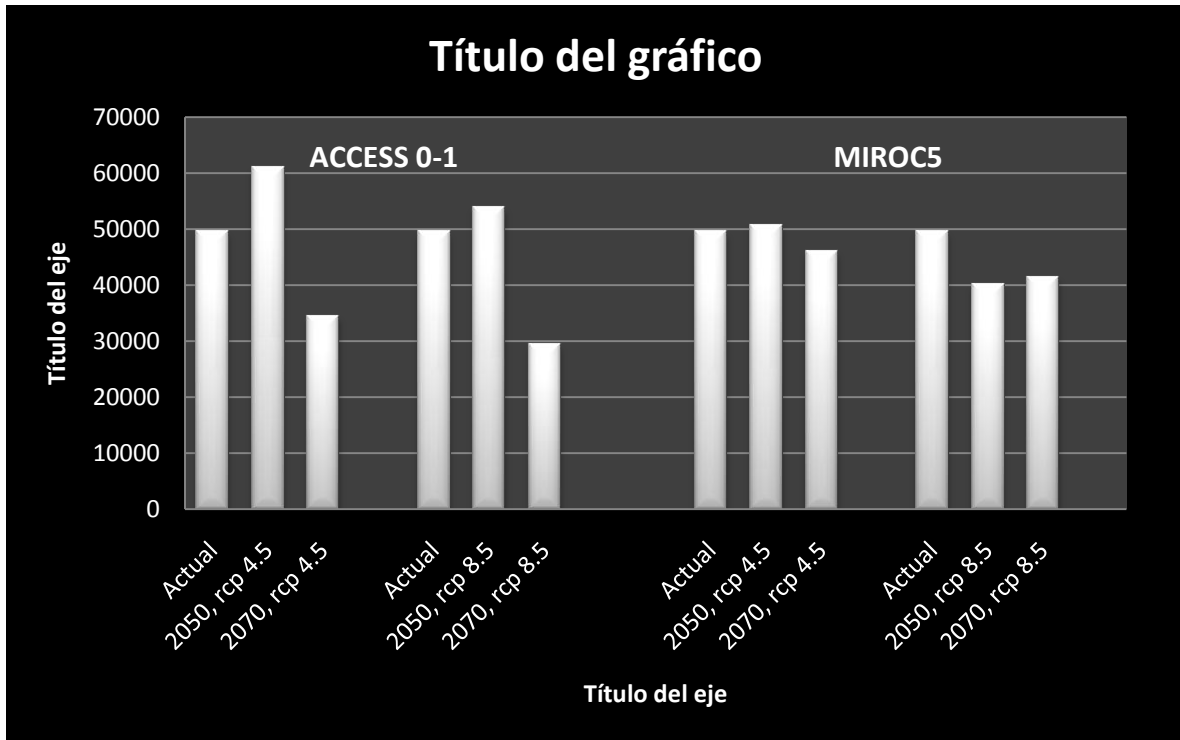
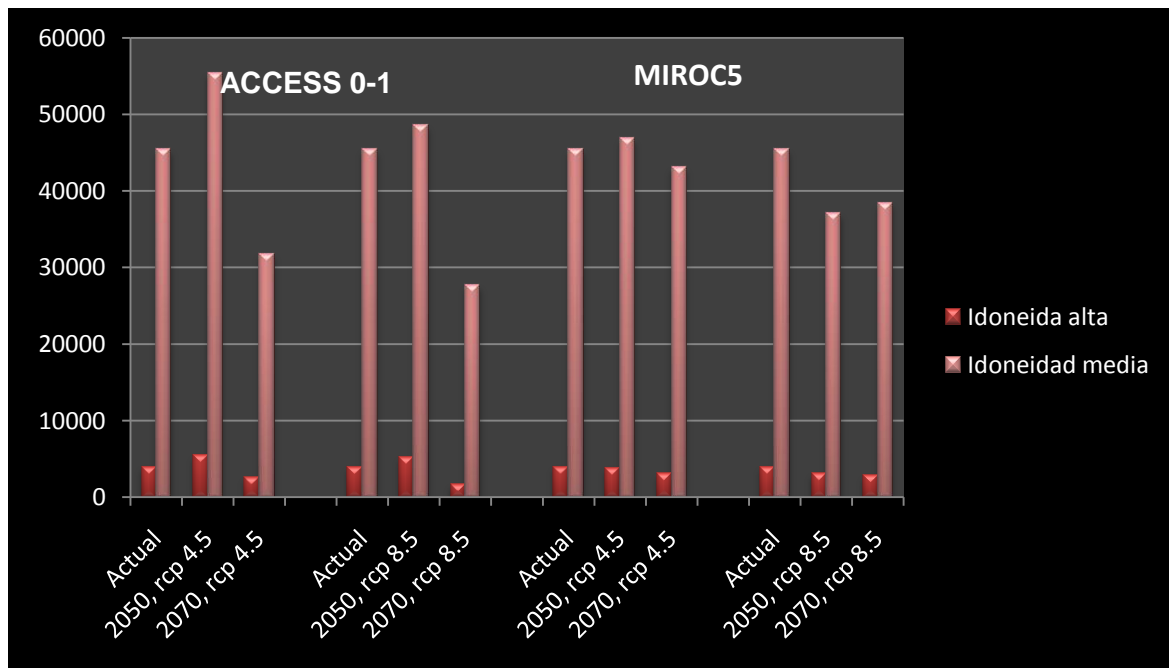


Figura 17. Número de pixeles sitios de idoneidad de media y alta para los diferentes modelos generados, del lado izquierdo los modelos generados en los escenarios ACCESS 0-1, del lado derecho los modelos generados con los escenarios MIROC5.



8.5 Modelo mecanicista

De los 26 ejemplares de *Lithobates spectabilis* recolectados: 13 adultos fueron recolectados en el municipio de Panotla en el estado Tlaxcala, por su parte se recolectaron seis ejemplares adultos, así como siete larvas en el municipio de Tecozautla en el estado de Hidalgo. Se registraron los datos de temperatura de cada ejemplar colectado (tabla 14 y tabla 15). Las temperaturas ambientales registradas en el matorral xerófilo en Hidalgo son claramente más altas que las registradas en el bosque de pino en Tlaxcala, sin embargo la temperatura corporal de los ejemplares son bastante cercanas.

Tabla 14. Datos registrados en campos de *L. spectabilis* de la población de San Tadeo Huiloapan, Tlaxcala.

Hora	Latitud	Longitud		TH2O	Ts	Ta	Tb	Tc
13:20	19.39047	-98.255773	Tlaxcala	20.8			20.2	23.9
13:50	19.390325	-98.255596	Tlaxcala		18.8	18.4	21	19.8
13:59	19.390385	-98.255637	Tlaxcala		18.9	18.5	29.1	22.8
14:08	19.39016	-98.255178	Tlaxcala	20.3			27.9	25.2
14:50	19.390113	-98.255021	Tlaxcala		16.1	18.3	20.3	19.7
12:36	19.39456	-98.259248	Tlaxcala	19.8			19.9	22
12:36	19.394305	-98.259261	Tlaxcala		27.5	22	22.6	21.3
12:36	19.39431	-98.25926	Tlaxcala	18.1			25.5	25.2
12:53	19.39506	-98.259782	Tlaxcala	18.5			20	24.5
13:01	19.395683	-98.26107	Tlaxcala	19.06			20.8	20.5
13:10	19.395683	-98.26107	Tlaxcala		35	24.6	26.6	26.2
13:20	19.395683	-98.26107	Tlaxcala	19.3			21.7	20.6
13:43	19.396095	-98.261545	Tlaxcala		18.2	20.5	20.6	21.5
13:31	19.19908	-98.97548	Tlaxcala		22.3	21.2	21.4	22.3
15:00	20.5196	-99.62557	Hidalgo	24.5		23.6	24	24.6
15:05	20.5196	-99.62557	Hidalgo	24.3		23.8	24.4	25.8
12:04	20.51943	-99.62508	Hidalgo		21.4	21.4	23.8	22.3
12:42	20.51943	-99.62508	Hidalgo		23.8	23.2	22	22.6
12:42	20.51943	-99.62508	Hidalgo	20.5			21.5	22.7
13:55	20.53329	-99.63468	Hidalgo		33	29.3	25.6	26

Tabla 15. Promedio de las temperaturas tomadas en campo para ambas poblaciones.

Temperaturas muestreadas	Temperaturas promedio de la población de Tlaxcala	Temperaturas promedio de la población de Hidalgo
Sustrato (Ts)	22.416±7.311 °C	25.125±5.342
Aire (Ta)	20.383±2.538°C	23.75±2.937
Agua (TH ₂ O)	18.895±1.539°C	23.1±2.253
Piel (Tb)	22.386±3.223°C	23.242±1.602
Cloaca (Tc)	22.513±2.183°C	23.757±1.664

Las medidas de LHC, así como el peso registrado antes y después de los experimentos sirvieron para inferir que los organismos empleados en este estudio no presentaron un estado de desnutrición, pues se observaron aumentos de tamaño y peso de los ejemplares en cautiverio, siendo que los ejemplares de Tlaxcala aumentaron más de tamaño y peso que los organismo provenientes de Hidalgo (tabla 16).

Tabla 16. Promedios de la longitud y peso promedios de los ejemplares antes y al final del periodo de cautiverio.

Localidad		N	LHC	Peso
Periodo				
Inicio	Tlaxcala	13	53.46± 15.346 (36 - 53.46 mm)	23.74± 24.011(7.5 - 80.6 g)
Fin	Tlaxcala	13	57.275± 12.483 (42.3-80 mm)	30.630± 22.046 (7.9 - 88.2 g)
Inicio	Hidalgo	13	47.553± 17.536 (30.7- 77.6 mm)	23.238± 30.170 (3.1 – 79.1 g)
Fin	Hidalgo	13	48.708±19.32 (31.7- 84 mm)	25.261± 31.419(3.5 – 84.5 g)

8.6 Temperaturas críticas

La pruebas estadísticas empleadas no detectan diferencias estadísticamente significativas entre las tolerancias térmicas de ambas poblaciones, por tanto se puede considerar una sola temperatura crítica mínima y una sola temperatura crítica máxima con base en la ausencia de diferencias significativas entre los datos obtenidos (tabla 17 y tabla 18).

Tabla 17. Diferencias entre las temperaturas críticas registradas para *L. spectabilis* de las localidades de Panotla, Tlaxcala y Tecozautla, Hidalgo.

Carácter térmico	Promedio por localidad	Prueba estadística	Valor obtenido	N (por población)	Poder de la prueba
TC _{min}	Tlaxcala: 9.42°C (9.1 – 10.6°C) Hidalgo: 10.12°C (9.6 - 10.6°C)	T de student	P= 0.0522	5	0.951
TC _{max}	Tlaxcala: 33.26°C (32.8 - 34°C) Hidalgo: 32.62°C (32 - 33°C)	U de Mann Whitney	P= 0.05394	5	0.946

Tabla 18. Temperatura críticas registradas para *L. spectabilis* a partir de los datos obtenidos de ambas localidades.

	Temperatura de piel (T _b)	Temperatura cloacal (T _c)	N
TC _{min}	9.76°C (11.5 – 8°C)	9.83°C (10.6 – 9°C)	10
TC _{max}	32.66°C (34 – 30°C)	32.94°C (34 – 32°C)	10

8.7 Desempeño locomotor

De los datos obtenidos en los tratamientos térmicos para la población proveniente de bosque de pino-encino en Panotla, Tlaxcala, se encontró que existen diferencias significativas entre los datos de desempeño locomotor de cada tratamiento térmico (prueba de Friedman $p= 2.995 \times 10^{-14}$), además se determinó que existen diferencias estadísticamente significativas entre los datos obtenidos en los diferentes tratamientos térmicos exceptuando los tratamientos a 19 y 22°C (tabla 19 y figura 18).

Tabla 19. Prueba de Wilcoxon para detectar diferencias entre los tratamientos térmicos en el desempeño locomotor evaluando la longitud de salto, en amarillo aquellos valores no significativos.

	19	22	25	28
16	7.02×10^{-7}	5.71×10^{-5}	1.34×10^{-10}	4.40×10^{-8}
19		0.8550	3.58×10^{-6}	0.0048
22			2.88×10^{-6}	0.0368
25				0.0258

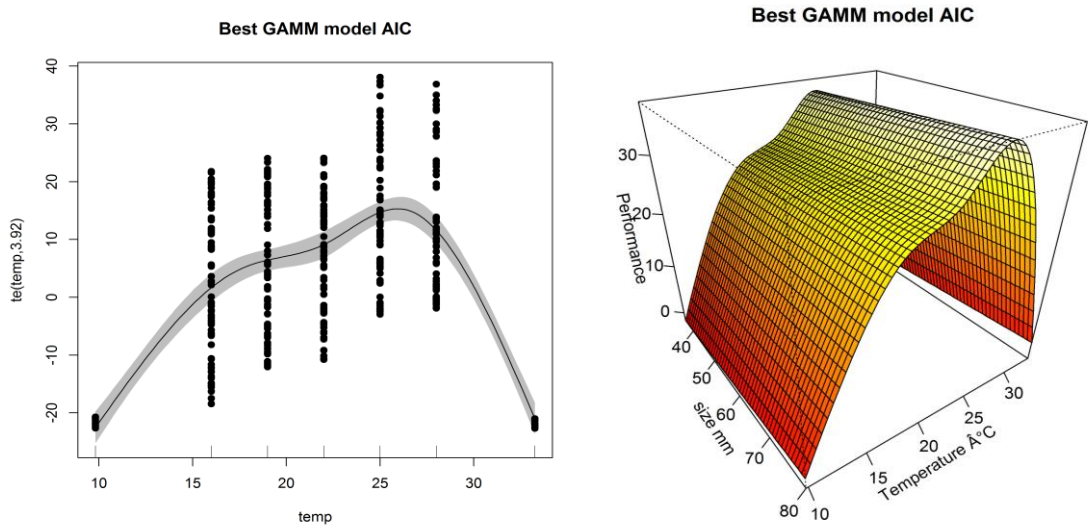


Figura 18. Curvas de desempeño locomotor empleando como carácter respuesta la longitud de salto y como criterio de selección el valor de r cuadrada ($R^2= 0.672$) el índice AIC ($n=13$, $AIC= 4054.663$, $\Delta AIC= 0$).

Por su parte, los datos de desempeño locomotor obtenidos de los ejemplares provenientes del matorral xerófilo de Tecozautla, Hidalgo, se determinó que existen diferencias entre los datos de desempeño locomotor en cada tratamiento térmico, se (prueba de Friedman $p= 4.559 \times 10^{-12}$), además se determinó que existen diferencias estadísticamente significativas entre los datos de desempeño locomotor en cada uno de los tratamientos térmicos exceptuando las pruebas realizadas a las temperaturas de 19 y 22°C (tabla 20 y figura 19).

Tabla 20. Prueba de Wilcoxon pareada para detectar diferencias entre los tratamientos térmicos en el desempeño locomotor evaluando la rapidez de salto, en amarillo aquellos valores no significativos.

	19	22	25	28
16	0.03943	0.01143	3.158×10^{-9}	1.93×10^{-5}
19		0.4887	3.794×10^{-6}	0.001331
22			0.0001727	0.02076
25				0.02447

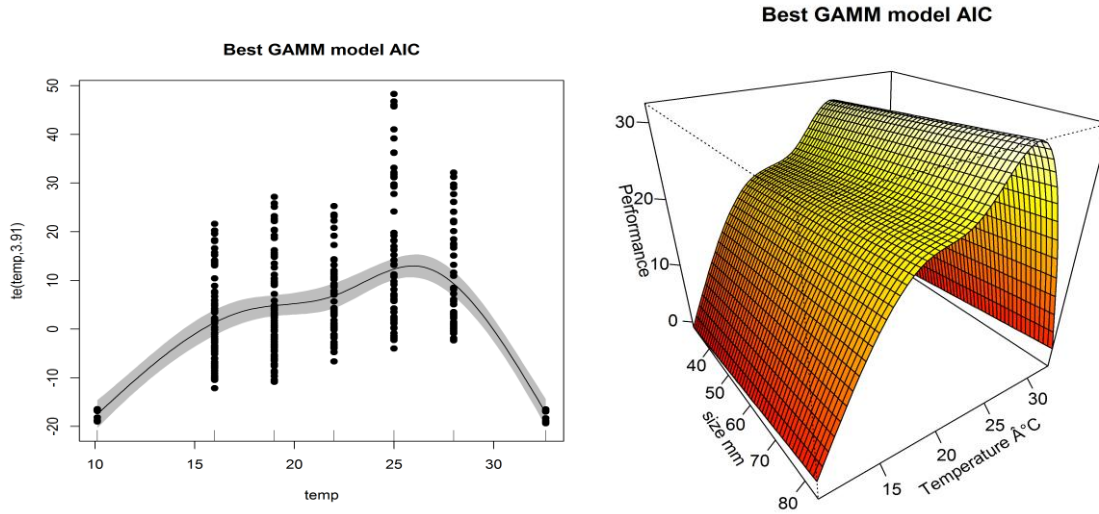


Figura 19. Curvas de desempeño locomotor empleando como carácter respuesta la longitud de salto como criterio de selección el valor de r cuadrada ($r= 0.594943$) el índice AIC ($n=13$, $AIC= 4017.315$, $\Delta AIC= 0$).

Finalmente se desarrolló una curva de desempeño locomotor basada en los datos de ambas poblaciones de la especie, la cual muestra que existen diferencias significativas entre los datos de desempeño locomotor de cada uno de los tratamientos térmicos (prueba de Friedman $p= 5.483 \times 10^{-26}$), presentando diferencias significativas entre todos los tratamientos térmicos exceptuando los tratamientos a 19 y 22°C (tabla 21 y figura 20).

Tabla 21. Prueba de Wilcoxon pareada para detectar diferencias entre los tratamientos térmicos en el desempeño locomotor evaluando la rapidez de salto, en amarillo aquellos valores no significativos.

	19	22	25	28
16	4.65×10^{-7}	3.927×10^{-6}	4.52×10^{-18}	6.543×10^{-12}
19		0.7109	6.617×10^{-11}	2.053×10^{-5}
22			2.198×10^{-9}	0.0016
25				0.0015

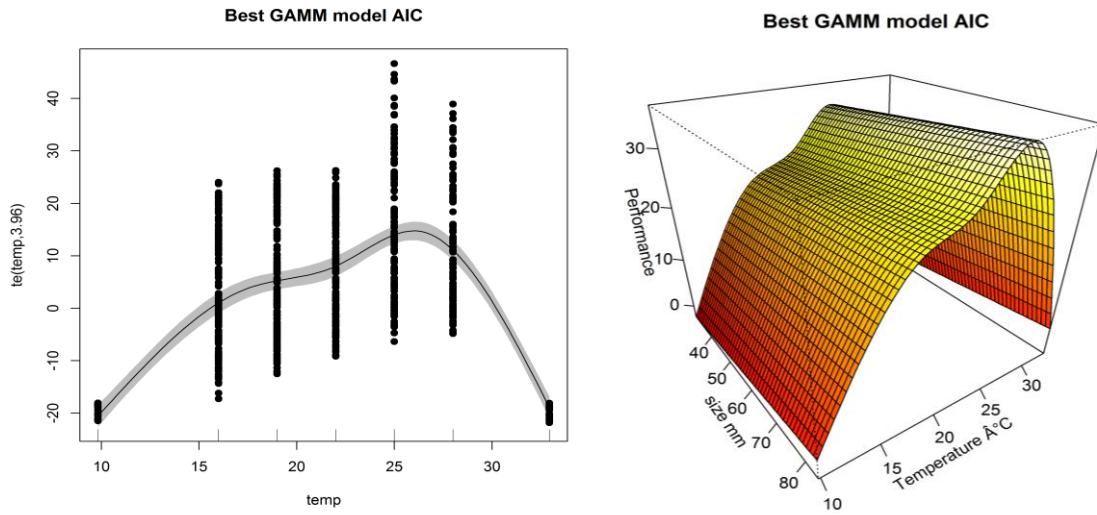


Figura 20. Curvas de desempeño locomotor con datos de ambas empleando como carácter respuesta la longitud de salto como criterio de selección el valor de r cuadrada ($R^2 = 0.6257$) el índice AIC ($n=13$, $AIC = 8088.193$, $\Delta AIC = 5.324$).

8.8 Temperatura preferida

La temperatura preferida en las dos poblaciones estudiadas no muestran diferencias estadísticamente significativas entre la temperatura del sustrato elegido en las siete mediciones en el prueba térmica (población de Tlaxcala, Friedman, $p=0.10428$) (población de Hidalgo, ANOVA medidas repetidas, $p= 0.2448$), así como si comparamos la temperatura seleccionada de ambas poblaciones (Kruskal-Wallis $p=0.2151$) (tabla 22 y tabla 23).

Tabla 22. Datos obtenidos sobre la temperatura preferencial del sustrato de *L. spectabilis* de la población proveniente de bosque de pino, Panotla, Tlaxcala.

Ejemplar	30 min	60 min	90 min	120 min	150 min	180 min	
1	25.8	25.4	22.5	18.9	19	26.3	25.2
2	25.6	25.6	26	19.5	20.2	27.4	25.2
3	25.6	25.5	25.3	27.6	19.5	26.5	24.1
4	25.4	26	25.3	25.4	28.5	26.1	21.7
5	25.5	24	25.4	26	26.3	26.1	21.6
6	25.3	24	28	30	26.5	32	21.6
7	24.5	33	28	27	27.7	19	22

Tabla 23. Datos obtenidos sobre la temperatura preferencial del sustrato de *L. spectabilis* de la población proveniente de matorral xerófilo, Tecozautla, Hidalgo.

Ejemplar	30 min	60 min	90 min	120 min	150 min	180 min	210 min
1	33.3	30	29.5	20.2	31	25.5	23
2	21.5	21	21	19.8	20	20.1	20.4
3	23.5	24.2	25.4	26	23.1	22.1	24.2
4	28.2	20.5	20.3	20.6	20.5	21.5	20.9
5	21	21	20.3	20.8	20.5	20.7	20.9
6	27	25.8	23.6	25	24.3	25.9	28.8
7	23.8	31	23.4	24.3	24.6	25	25.8

No se observaron diferencias significativas entre las temperatura corporales de la piel y cloaca para la población de Tlaxcala (Wilcoxon $p= 0.8981$), tampoco para los ejemplares de Hidalgo (Wilcoxon $p= 0.522$); Igualmente, no se detectaron diferencias entre las temperaturas de la piel registradas en ambas poblaciones (U de Mann-Whitney $p= 0.364$) y la temperatura cloacal (U de Mann-Whitney $p=0.6439$). No se encontraron diferencias entre las temperaturas preferidas obtenidas en el laboratorio y las registradas en campo para los ejemplares de obtenidos de la localidad de Tlaxcala (Tb $p=0.2956$, Tc $p= 0.5256$, Te $p= 0.6055$) y los obtenidos de la localidad de Hidalgo (Tb $p= 0.949$, Tc $p= 0.4812$, Te $p= 0.266$) (tabla 24 y tabla 25).

Tabla 24. Temperaturas corporales de los ejemplares al final del experimento, los ejemplares debieron termorregularse hasta obtener la temperatura preferida de *L. spectabilis* de la población de San Tadeo Huiloapan.

Ejemplar	Tb (Tlaxcala)	Tc (Tlaxcala)	Tb (Hidalgo)	Tc (Hidalgo)
1	25.2	24.5	22.3	23
2	25.2	24.9	23.2	22.5
3	24.1	24.6	21.9	21.9
4	21.7	21.4	22.1	22.2
5	21.6	22.6	21.8	22.4
6	21.6	21.3	25.6	25.8
7	22	22.2	25.4	25.6

Por otra parte no se observan diferencias entre la temperatura seleccionada del sustrato en laboratorio y la temperatura corporal registrada al final del experimento para los ejemplares de ambas poblaciones (Tlaxcala, Friedman $p=$ Kruskal-Wallis $p= 0.4729$) (Hidalgo, Friedman $p= 0.14096$), por lo que se podemos inferir que presentan una sola temperatura preferida para la especie (tabla 25).

Tabla 25. Promedio de las temperaturas registradas, estimadas como temperaturas preferenciales de *L. spectabilis* de las población de San Tadeo Huiloapan, Tlaxcala y Tecozautla, Hidalgo.

N	Localidad	Temperatura del sustrato	Temperatura de la piel	Temperatura de la cloaca	
7	San Tadeo Huiloapan	22.416±7.311	25.409± 3.133 °C	23.057± 1.706 °C	23.071± 1.561 °C
7	Tecozautla	25.125±5.342	23.136±3.606°C	23.185±2.711 °C	23.342± 2.706 °C
14	Ambas poblaciones	23.65±1.678	24.298± 3.580 °C	23.121± 1.612 °C	23.207± 1.547 °C

8.9 Modelos de pérdida de agua

8.9.1 Calibración de los modelos de pérdida de agua

De los modelos de agar a diferentes concentraciones empleados en la calibración, los modelos de agar al 3% mostraron buenos resultados para estimar la variación térmica que presentan los organismos vivos de *L. spectabilis* en su hábitat (tabla 26 y figura 21).

Tabla 26. Estadísticos de los modelos en comparación con un organismo vivo.

Modelo	R ²	U de Mann Whitney
Modelo agar 2%	0.649	0.02
Modelo agar 3%	0.859	0.0609
Modelo agar 4%	0.839	0.0144

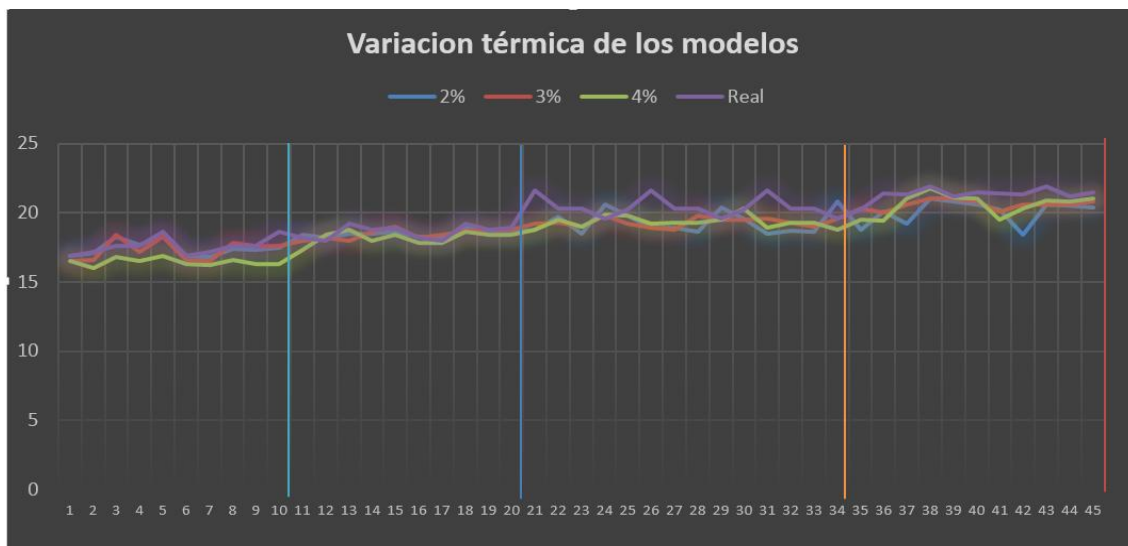


Figura 21. Comportamiento de la variación de los modelos de agar comparados con la variación térmica de un ejemplar vivo, modelo agar 2% R² = 0.649, modelo agar 3% R² = 0.859, modelo agar 4% R² = 0.839.

Sin embargo, los modelos no muestran un adecuado desempeño para estimar la pérdida de agua en ejemplares vivos ya que muestran diferencias estadísticamente detectables, por lo que no se puede confiar en los datos recabados de pérdida de agua empleando modelos de agar a esta concentración (figura 22).

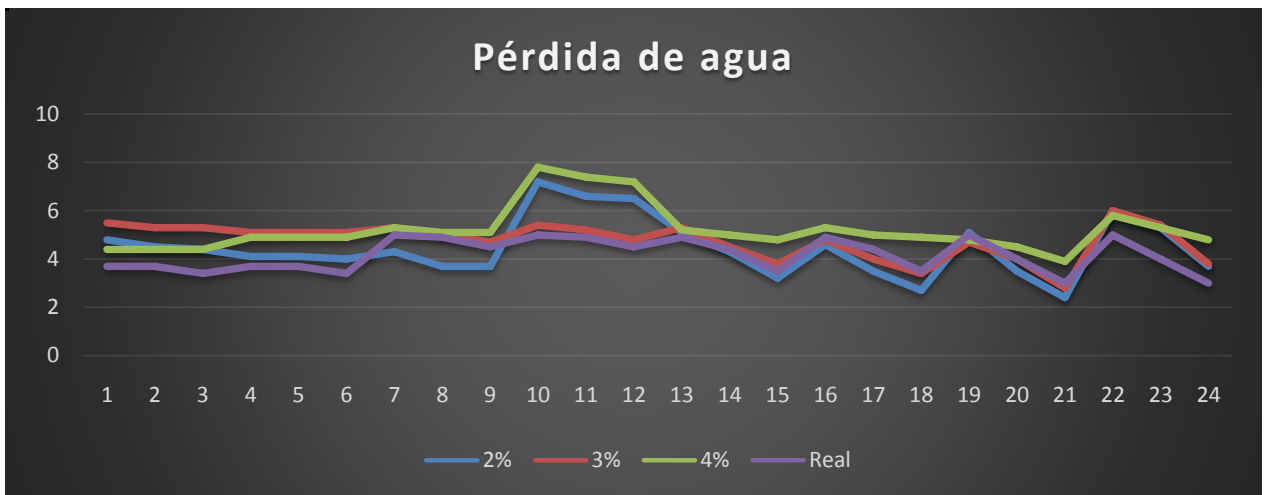


Figura 22. Comportamiento de los modelos de agar comparados con un ejemplar vivo con respecto a la pérdida de agua.

Por lo que consideramos que los modelos de agar en concentraciones al 3% son los modelos más adecuados para estimar la variación térmica que sufriría un ejemplar vivo en campo pero no para estimar la pérdida de agua de ejemplares vivos en campo.

8.9.2 Modelos de variación térmica en campo

Una vez calibrados los modelos se colocaron como se menciona en el apartado de metodología bajo cuatro diferentes escenarios en cada localidad. Los datos recabados sirvieron para la construcción de una capa raster basada en horas de restricción y horas de actividad, si bien son pocas las especies de anfibios en las que se ha demostrado que presentan horas de restricción y horas de actividad, se ha demostrado que los anfibios suelen resguardarse cuando la temperatura ambiental es cercana a la temperatura crítica (Peaterson y Bradford, 1976; Lambrinos y Kleier, 2003). Además estos datos nos sirven para determinar si los organismos pueden comúnmente termorregular a temperaturas cercanas a la preferida de forma activa (si deben pasar tiempo perchando y exponiéndose sus depredadores) o bien si los organismos pueden termorregular de forma pasiva debido a que en el ambiente se puede alcanzar estas temperaturas (figura 23 y figura 24).

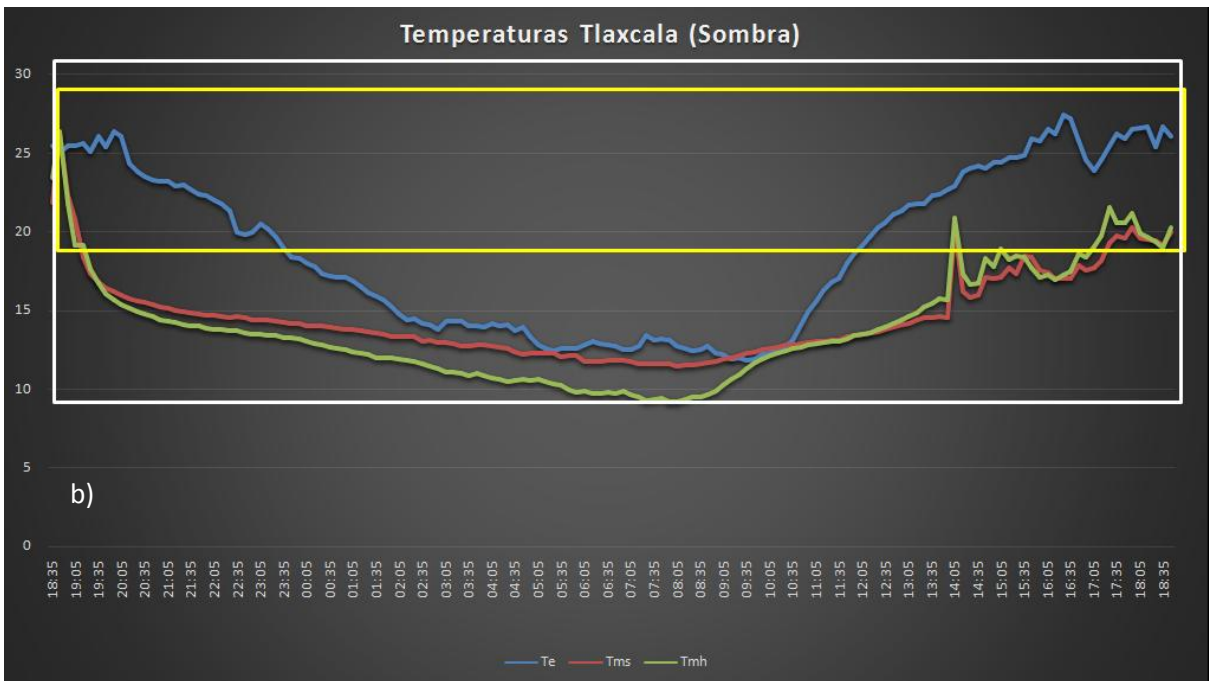
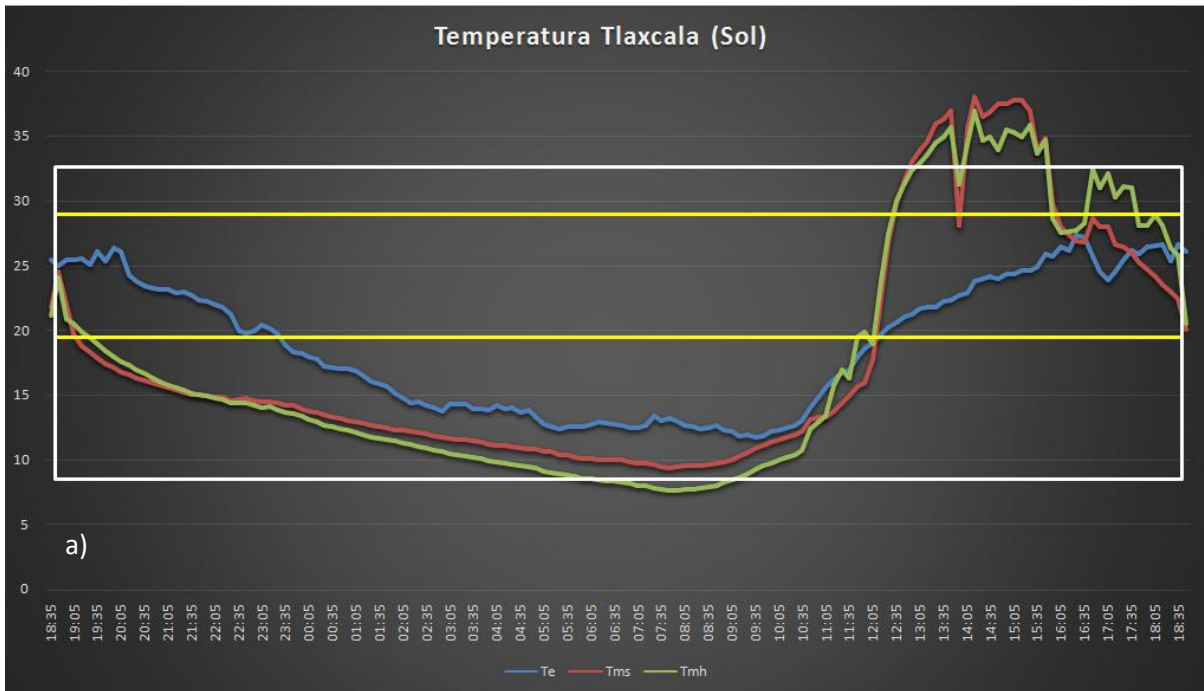


Figura 23. Comportamiento térmico de los modelos de agar colocados en campo en la sombra en la localidad de San Tadeo Huiloapan en el municipio de Panotla, Tlaxcala, a) modelos en sol directo b) modelos en la sombra . Te) Temperatura aire, Tms) Temperatura del modelo de agar sobre un sustrato seco, Tmh) Temperatura del modelo de agar sobre un sustrato húmedo. El rectángulo blanco representa las tolerancias térmicas (32.94-9.83°C), el rectángulo amarillo representa el intervalo de temperaturas corporales que se registraron en campo para la especie en ambas localidades (19.7-29.1°C).

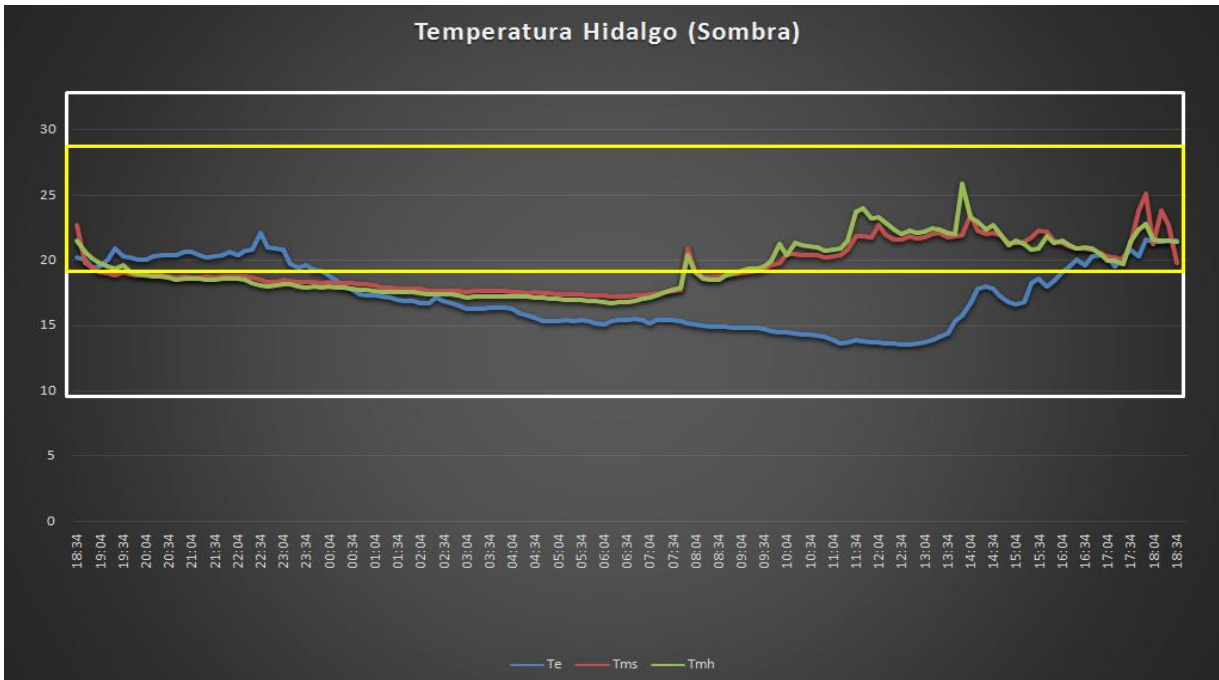
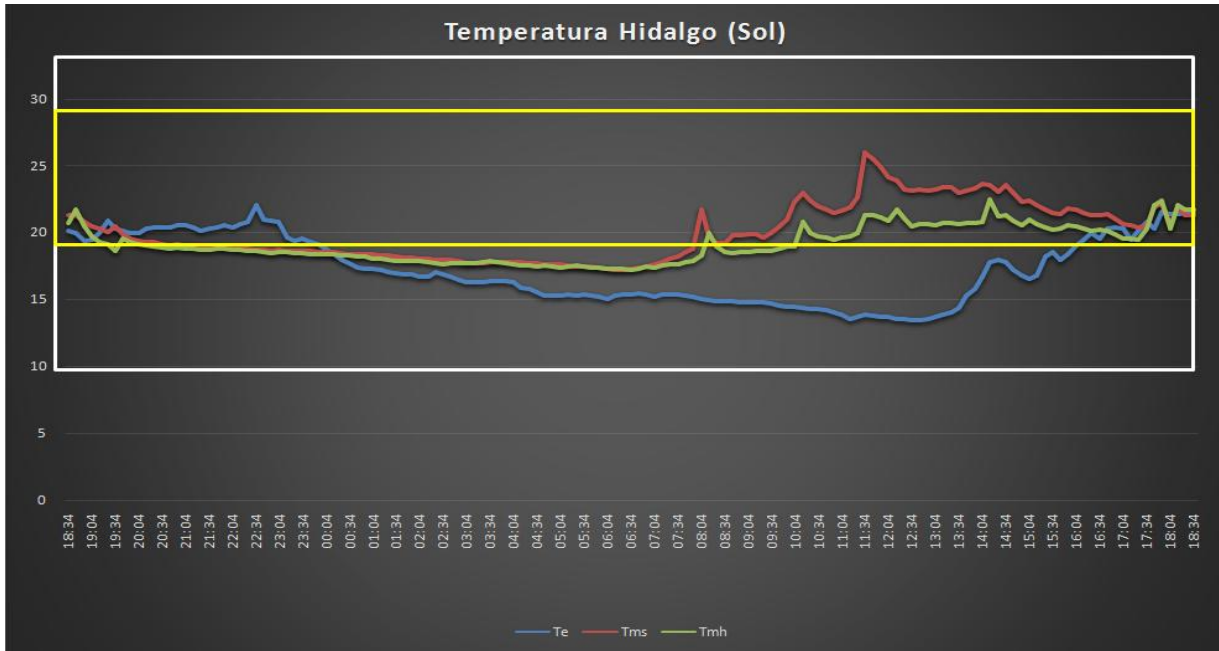


Figura 24. Comportamiento térmico de los modelos de agar colocados en campo en la sombra en la localidad del municipio de Tecozautla, Hidalgo, a) modelos en sol directo b) modelos en la sombra. Te) Temperatura aire, Tms) Temperatura del modelo de agar sobre un sustrato seco, Tmh) Temperatura del modelo de agar sobre un sustrato húmedo. El rectángulo blanco representa las tolerancias térmicas (32.94-9.83°C), el rectángulo amarillo representa el intervalo de temperaturas corporales que se registraron en campo para la especie en ambas localidades (19.7-29.1°C).

8.10 Modelo de nicho ecológico mixto

8.10.1 Selección de capas a emplear

Las capas ecofisiológicas fueron elegidas como se menciona en el apartado de metodología, se seleccionaron dos capas ecofisiológicas (desempeño locomotor y evapotranspiración aérea) y cinco capas bioclimáticas (intervalo promedio de temperatura diurna, Isothermalidad, precipitación del trimestre más seco del año y precipitación estacional) (tabla 27).

Tabla 27. Estadísticos de los modelos en comparación con un organismo vivo.

Capa	Valor loading	Correlación ($r < 0.8$)
Altitud	0.25626235	Horas de actividad, PET, bio1, bio5, bio6, bio8, bio9, bio10 y bio11.
Potencial de evapotranspiración aéreo	-0.2281599	Precipitación total, bio13, bio14, bio16 y bio19.
Intervalo promedio de temperatura diurna (Bio2)	0.201619578	Bio7
Isothermalidad (Bio3)	0.19934855	Bio4
Precipitación del cuarto más seco del año (Bio17)	-0.19676319	Precipitación total, bio13, bio14, bio18 y bio19,
Curva de desempeño locomotor	0.16737809	Sin alta correlación
Precipitación estacional (Bio15)	0.05490024	Sin alta correlación

8.10.2 Modelado de nicho ecológico mixto

8.10.2.1 Modelo de nicho ecológico mixto, periodo actual

De los modelos de nicho ecológico desarrollados, el modelo generado con el algoritmo GAM presento el mejor desempeño para el periodo actual, según los análisis estadísticos de evaluación este modelo presenta el menor valor de AIC por lo que, el modelo presenta la menor pérdida de información, el valor de R^2 nos indica que el modelo explica 80% de la variación de los datos de presencia de la especie siendo el 20% de la varianza asociada a variables no contempladas en el modelo y al azar. Por su parte el valor de ROC es superior al esperado por un modelo al azar, considerándose un modelo muy bueno ($ROC > 0.9$), con capacidad predictora y con mejor desempeño que un modelo al azar según el valor de ROC parcial ($AUC_{ratio} > 1$). Por otra parte los valores de Kappa y TSS nos indican la concordancia de nuestro modelo, para el valor de Kappa presenta un valor moderado (Kappa: 0.41-0.6) mientras que el valor de TSS se considera casi perfecto para el modelo (TSS: 0.81-1) (tabla 28).

Tabla 28. Valores estadísticos de las pruebas de evaluación del modelo mixto para el periodo actual.

Modelos	ROC	KAPPA	TSS	AIC	ROC-parcial	R^2
GLM	0.829	0.233	0.519	1537.502	1.50556	0.8
GAM	0.977	0.571	0.899	577.665	1.5490	0.8
Consenso	0.961	0.556	0.819	NA	1.31714	0.8

El modelo GAM para el periodo actual, estima que para la región Occidente del país, sitios de alta idoneidad en el estado de Querétaro en las regiones de Sierra Gorda y el Semidesierto Queretano; para el estado de Michoacán la idoneidad se encuentra en las regiones de Pátzcuaro, Morelia y Zitácuaro. En el caso de la región Central del país, se estima que para el estado de Hidalgo se presentan sitios de alta idoneidad en todas las regiones de la entidad exceptuando la región de la Huasteca y una parte de la región de Valle de Tenango. Para el estado de México los sitios de alta idoneidad se encuentran en las regiones de Ixtapan, Lerma, Toluca y Valle de Bravo, en el caso de Tlaxcala se estima alta idoneidad en toda la entidad exceptuando una parte de la región Sur de la entidad; en el estado de Puebla se estima alta idoneidad en toda la entidad exceptuando prácticamente toda la región de Teziutlán y el centro y norte de la región de Huauchinango, en el caso de Morelos se estima alta idoneidad en toda la entidad exceptuando prácticamente toda la región Sur de la entidad. La región Sureste del país por su parte estima que, para el estado de Oaxaca se presenta alta idoneidad principalmente la región de la Cañada, Valles Centrales, la Mixteca, e Sierra Norte y Sierra Sur, por su parte el estado de Veracruz muestra áreas de alta idoneidad en las regiones de la Huasteca Baja, la Capital y las Montañas (tabla 29 y figura 25).

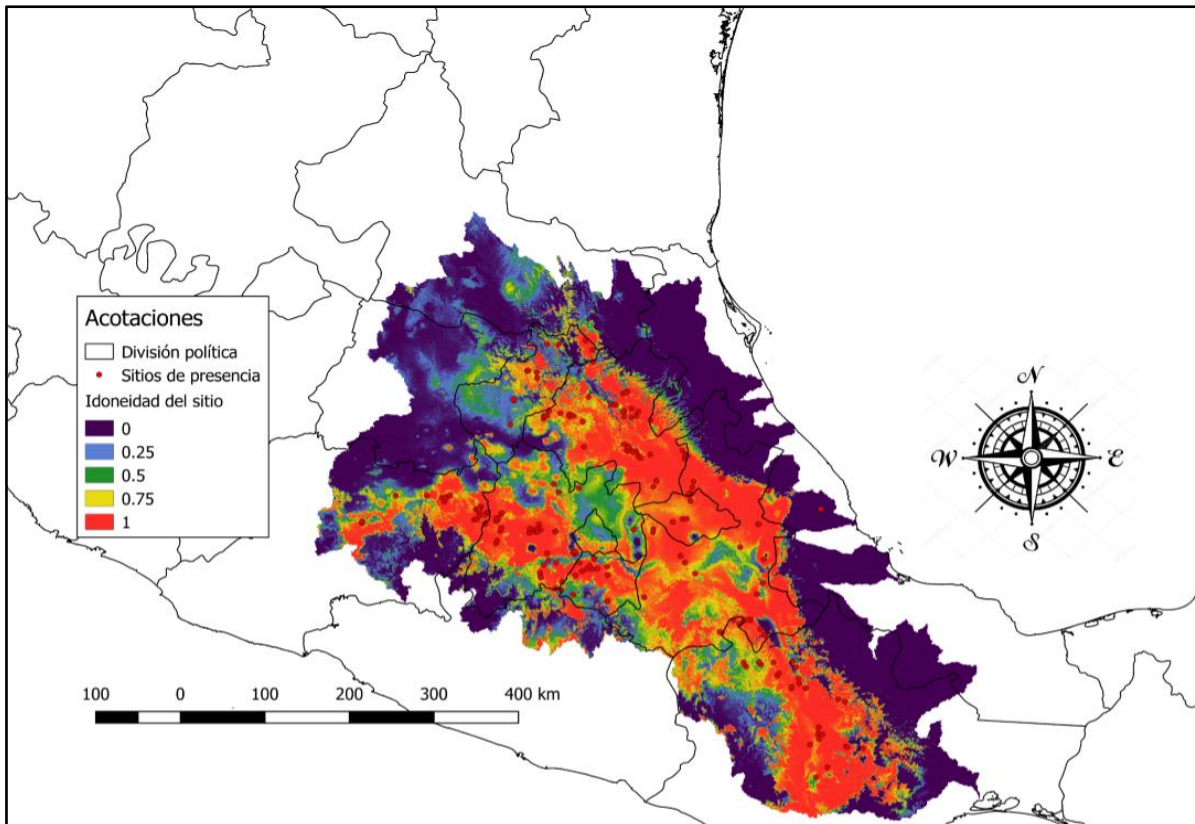


Figura 25. Modelos de nicho ecológico mixto para el periodo actual, algoritmo GAM.

Tabla 29. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 0.86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
Actual GAM	111558	34.47%	30654	9.47%	181374	56.05%

8.10.2.2 Modelo de nicho ecológico mixto, escenario ACCESS 0-1, periodo 2050 rcp 4.5

El modelo GAM estima para la región Occidente del País pérdidas en las áreas de alta idoneidad en el estado de Querétaro en la región del Semidesierto Queretano, para el estado de Michoacán se observa una disminución considerable en los sitios de idoneidad de la región de Morelia. En la región Centro del país se estiman pérdidas de sitios de idoneidad en el estado de Hidalgo en las regiones de Valle del Mezquital, la Comarca Minera y Sierra Baja, para el estado de México en la región de Atlacomulco, aunque se observa un aumento en las áreas de idoneidad en las regiones de Chalco y Texcoco, en el caso de Tlaxcala se estiman pérdidas en los sitios de alta idoneidad en las regiones Poniente y Centronorte de la entidad, en el estado de Puebla la disminución se observa en las regiones de Izucar de Matamoros, San Pedro Cholula y Huauchinango, en el caso de Morelos se observa pérdida de en las regiones de Cuautla y Sureste. En el caso de la región Sureste del país se estima para el estado de Oaxaca pérdidas de sitios de idoneidad principalmente en las regiones de la Cañada, Valles Centrales, la Sierra Norte y parte de la Sierra Sur, mientras que en el estado de Veracruz se estiman pérdidas en la región de las Montañas (tabla 30 y figura 26).

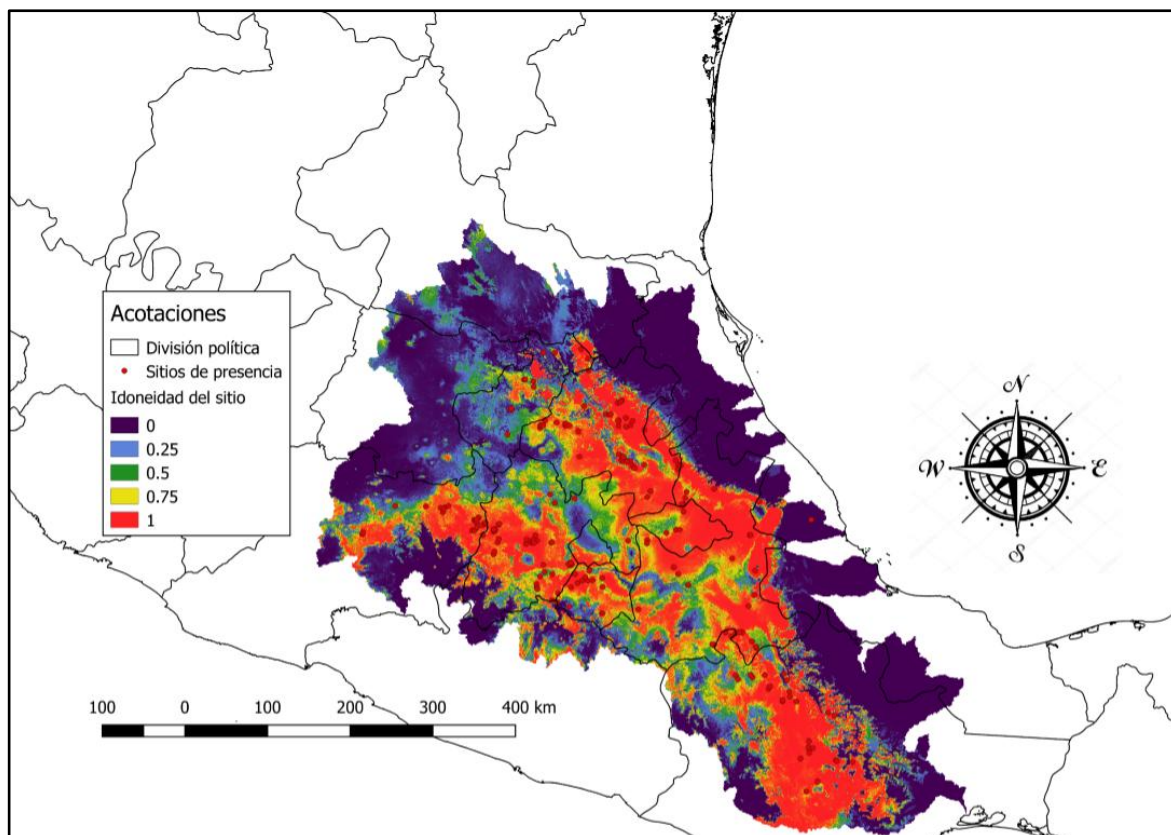


Figura 26. Modelos de nicho ecológico ACCESS 0-1 para el periodo 2050, rcp 4.5

Tabla 30. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 0.86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
ACCESS 0-1, 2050, rcp 4.5	104080	32.16%	29061	8.99%	190444	58.85%
Variación con respecto al modelo actual	-	2.31%	-	0.48%	+	2.79%

8.10.2.3 Modelo de nicho ecológico mixto, escenario ACCESS 0-1, periodo 2070 rcp 4.5

El modelo GAM estima para la región Occidente del país aumentos en las áreas de alta idoneidad en el estado de Querétaro en la región del Semidesierto Queretano y la Sierra Gorda, mientras que para el estado de Michoacán se observa una disminución considerable en todos los sitios de idoneidad siendo más severo en la región de Zitácuaro. Para la región Centro se estima una ampliación considerable de las áreas de alta idoneidad para el estado de Hidalgo en toda la entidad, para el estado de México se consideran disminuciones ligeras en las regiones de Almoloya, Ixtlahuaca, Valle de Bravo, por otro lado se observa un aumento en las áreas de idoneidad en las regiones de Chalco y Texcoco, en el caso de Tlaxcala se estima pérdida en los sitios de alta idoneidad en las regiones Poniente y Centronorte de la entidad, en el estado de Puebla se estima una disminución en sitios de idoneidad drástica en las regiones de Ciudad Serdán, San Pedro Cholula y Teziutlán, en el caso de Morelos se observa aumento en los sitios de idoneidad para la especie en la entidad. Por su parte la región Sureste estima pérdidas en el estado de Oaxaca principalmente en las regiones de la Cañada, la Mixteca, Valles Centrales, la Sierra Norte y parte de la Sierra Sur mientras que para el estado de Veracruz se estiman pérdidas en la región de las Montañas (tabla 31 y figura 27).

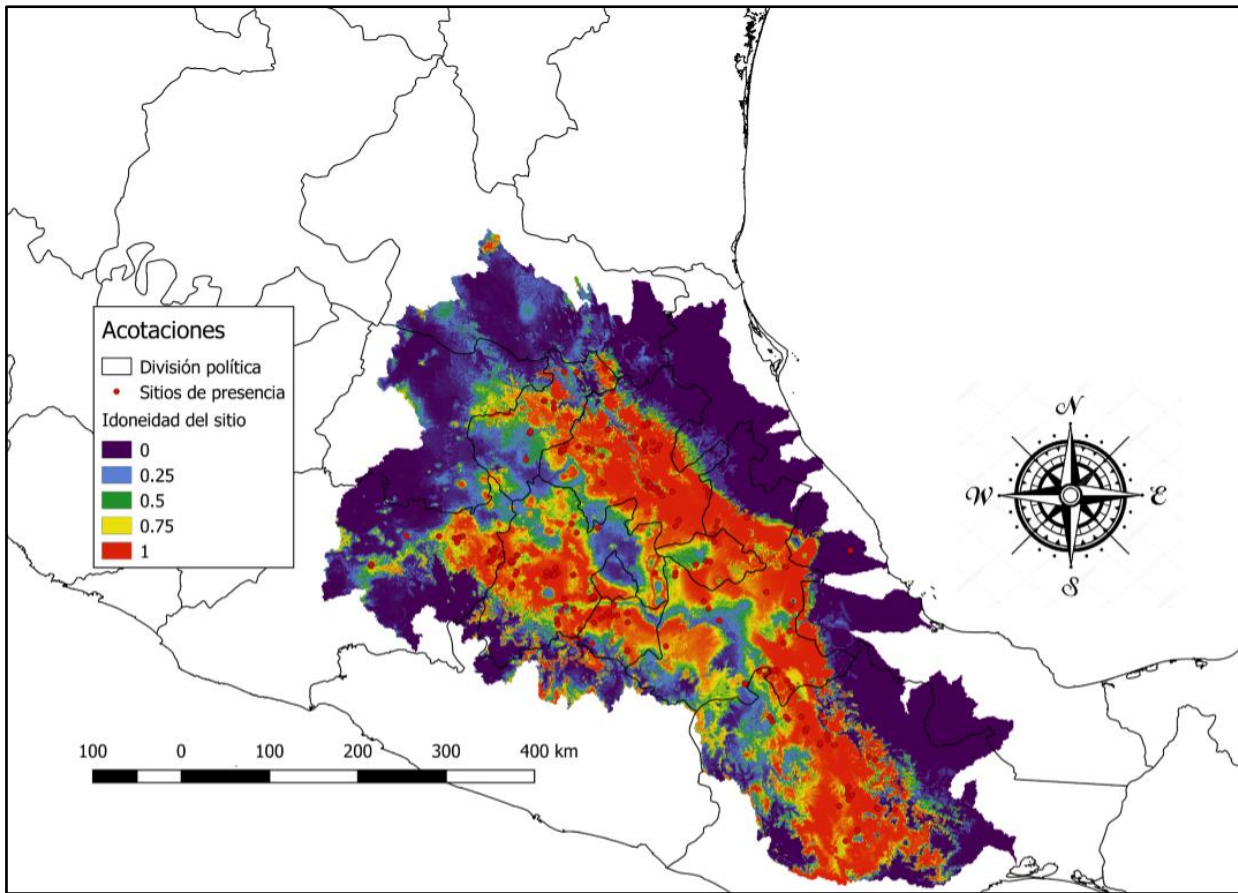


Figura 27. Modelos de nicho ecológico ACCESS 0-1 para el periodo 2070 rcp 4.5.

Tabla 31. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 0.86km^2) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
ACCESS 0-1, 2070, rcp 4.5	100843	31.17%	30269	9.35%	192473	59.48%
Variación con respecto al modelo actual	-	3.30%	-	0.12%	+	3.42%

8.10.2.4 Modelo de nicho ecológico mixto, escenario ACCESS 0-1, periodo 2050 rcp 8.5

El modelo GAM muestra para la región Occidente del país, un aumento en los sitios de idoneidad en el estado de Querétaro en la región del Semidesierto Queretano, en Michoacán se observa un aumento en los sitios de idoneidad en toda la entidad. Para la región Centro del país se estima que para el estado de Hidalgo aumentan las áreas de alta idoneidad en la entidad, para el estado de México los sitios de alta idoneidad en el Almoloya, Ixtlahuaca, Toluca y Atlacomulco con aumentos significativos en las regiones de Chalco y Texcoco, en Tlaxcala se estima una disminución en las regiones del Poniente, Centronorte y Centrosur, en el estado de Puebla se observa una disminución en Izucar de Matamoros y San Pedro Cholula, en el caso de Morelos en la región de Cuautla. En la región Sureste del país se estima para el estado de Oaxaca una disminución en los sitios de idoneidad en las regiones de la Cañada y Sierra Norte con ligeros aumentos en la Mixteca y la Sierra Sur, mientras que en Veracruz se estiman pérdidas en las regiones de las Montañas (tabla 32 y figura 28).

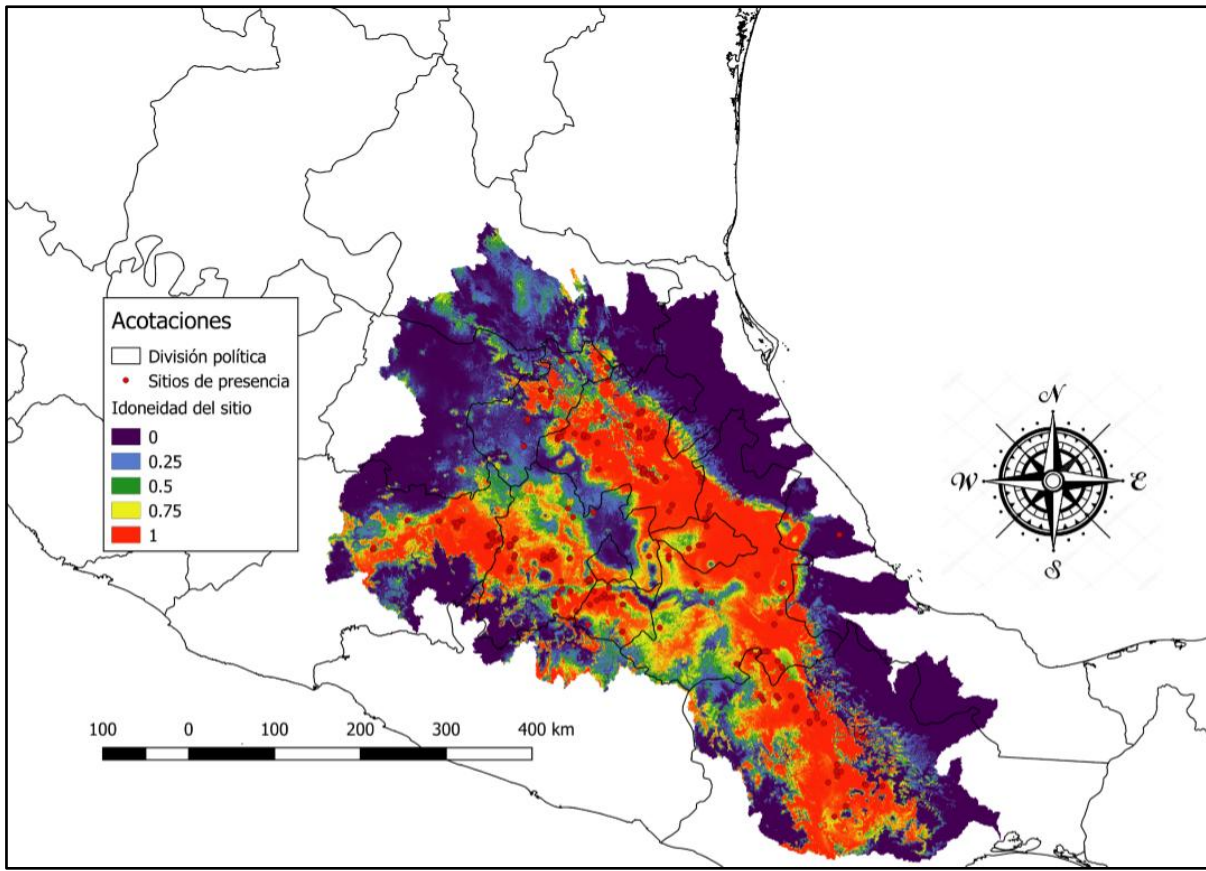


Figura 28. Modelos de nicho ecológico ACCESS 0-1 para el periodo 2050 rcp 8.5.

Tabla 32. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 0.86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
ACCESS 0-1, 2050, rcp 8.5	105942	32.74%	27483	8.49%	190160	58.77%
Variación con respecto al modelo actual	-	1.73%	-	0.98%	+	2.71%

8.10.2.5 Modelo de nicho ecológico mixto, escenario ACCESS 0-1, periodo 2070 rcp 8.5

El modelo GAM muestra un aumento en la idoneidad en el estado de Querétaro en las regiones en la región del Semidesierto Queretano, para el estado de Michoacán se observa un aumento en los sitios de idoneidad en toda la entidad. En la región Centro del país se estima para el estado de Hidalgo aumentos en las áreas de alta idoneidad en toda la entidad, en el estado de México se estima disminuciones en las regiones de Almoloya de Juárez, Ixtlahuaca, Toluca y Atlacomulco por otra parte se observa un aumento significativo en Chalco y Texcoco, en Tlaxcala se estima una disminución en las regiones del Poniente, Centronorte y Centrosur, en el estado de Puebla se observa una aumento en la región de San Pedro Cholula y algunas pérdidas en Izucar de Matamoros, en el caso de Morelos se observa un aumento considerable en toda la entidad. En la región del Sureste se estima para el estado de Oaxaca una disminución en los sitios de idoneidad en las regiones de la Cañada y la Mixteca además de aumentos en las regiones de la Cañada, Sierra Norte, Valles Centrales y Sierra Sur, en Veracruz se mantienen los sitios de alta idoneidad (tabla 33 y figura 29).

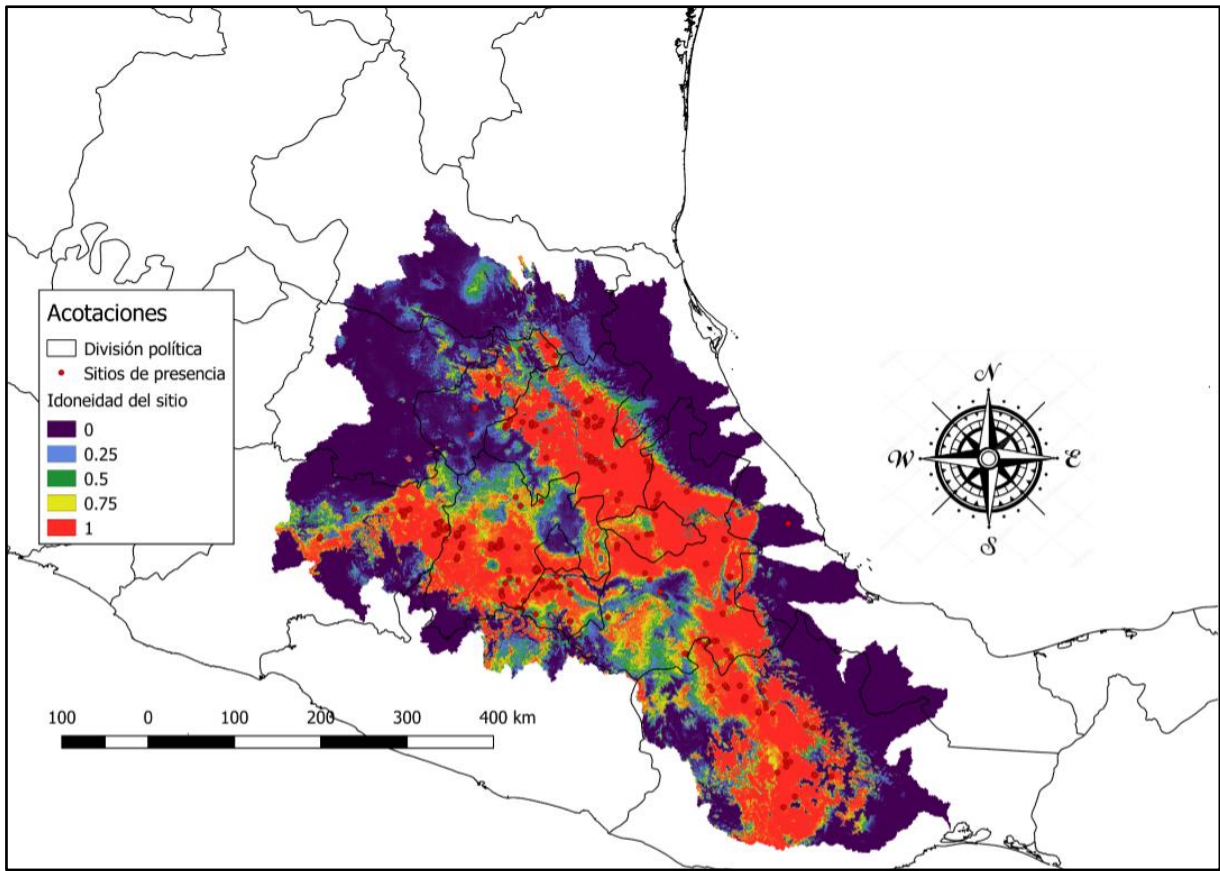


Figura 29. Modelos de nicho ecológico escenario ACCESS 0-1 para el periodo 2070 rcp 8.5.

Tabla 33. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 0.86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
ACCESS 0-1, 2070, rcp 8.5	106828	33.00%	221221	6.90%	194636	60.10%
Variación con respecto al modelo actual	-	1.47%	-	2.57%	+	4.04%

8.10.2.6 Modelo de nicho ecológico mixto, escenario MIROC5, periodo 2050 rcp 4.5

En el modelo GAM se estiman aumentos de los sitios de idoneidad en las regiones de Sierra Gorda y el Semidesierto Queretano, para el estado de Michoacán se observa un aumento en los sitios de idoneidad en toda la entidad con una ligera pérdida al norte de la región de Pátzcuaro. En la región Centro del país estima para el estado de Hidalgo muestra un aumento considerable en los sitios de idoneidad en toda la entidad, en el caso de Tlaxcala se estima pérdida de idoneidad en las regiones del Poniente, Centronorte, Centrosur y Sur, en Puebla se estiman pérdidas de sitios de idoneidad en las regiones de San Pedro Cholula e Izucar de Matamoros, en Morelos se estiman pérdidas en la región de Cuautla. En la región Sureste del país estima para el estado de Oaxaca un aumento en los sitios de idoneidad en toda la entidad exceptuando una pequeña parte de la Sierra Norte donde se observa una ligera pérdida, en el estado de Veracruz se estiman pérdidas en las regiones de la Huasteca Baja, la Capital y las Montañas (tabla 34 y figura 30).

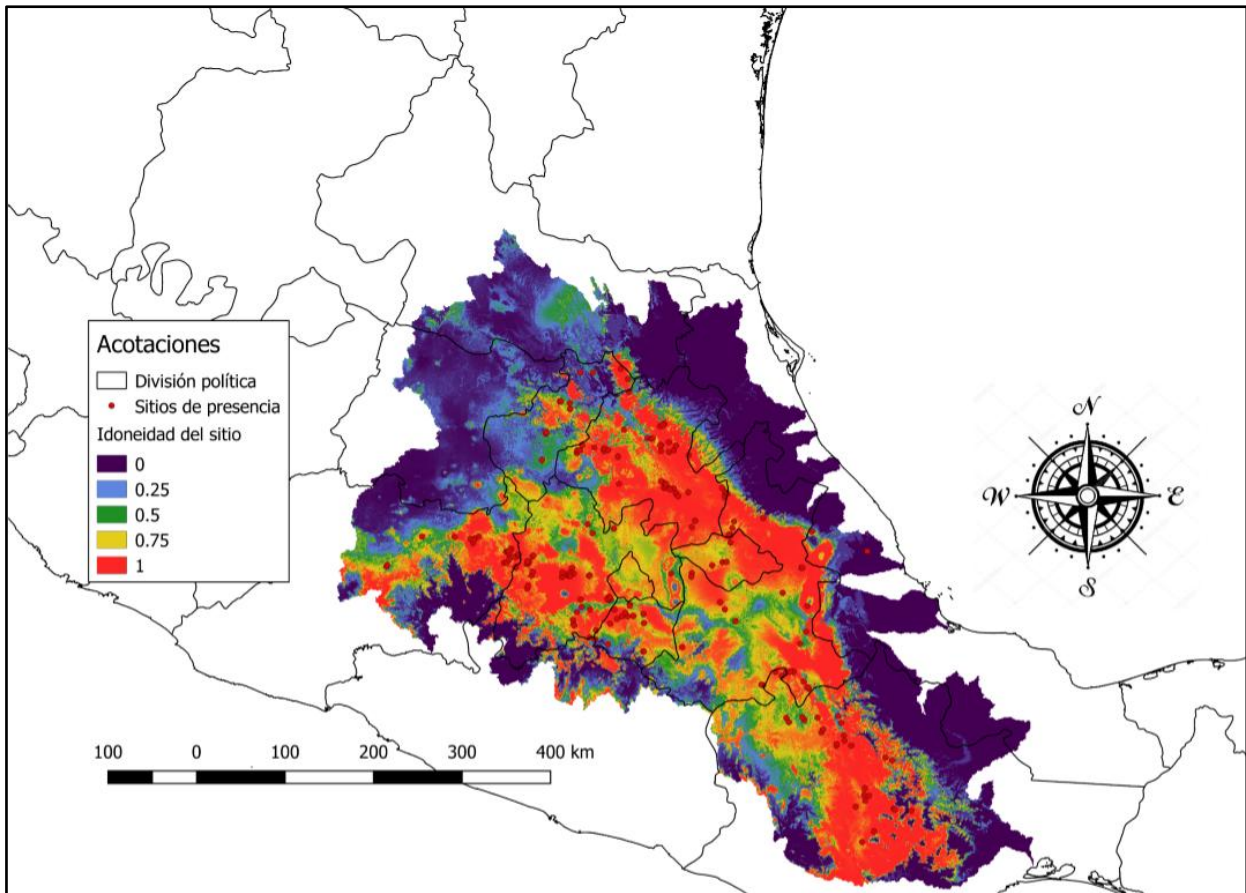


Figura 30. Modelos de nicho ecológico escenario MIRCO5 para el periodo 2050 rcp 4.5.

Tabla 34. Número de pixeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de pixeles (cada pixel equivale a 0.86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos pixeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Pixeles	Porcentaje	No. Pixeles	Porcentaje	No. Pixeles	Porcentaje
MIROC5, 2050, rcp 4.5	109123	33.72%	36212	11.20%	178250	55.08%
Variación con respecto al modelo actual	-	0.75%	+	1.73%	-	0.98%

8.10.2.7 Modelo de nicho ecológico mixto, escenario MIROC5, periodo 2070 rcp 4.5

El modelo GAM estima para la región Occidente del país, disminuciones en los sitios de idoneidad en las regiones del Semidesierto Queretano y la Sierra Queretana, en Michoacán se estima un ligero aumento en las regiones de Zitácuaro y Morelia por otro lado se observa una ligera pérdida en la región de Pátzcuaro. En la región Centro del país se estiman disminuciones en los sitios de idoneidad el estado de Hidalgo en toda la entidad al igual que en el estado de México, en el caso de Tlaxcala se estima aumentos en los sitios de idoneidad en las regiones del Poniente, Centro Norte y Centro Sur aunque con ligeras pérdidas en la región Sur, en el estado de Puebla estima pérdida de sitios de idoneidad en las regiones de Huauchinango e Izucar de Matamoros aunque hay aumentos en las regiones de Ciudad Serdán y Tehuacán, en el caso de Morelos se observan aumentos en todas las regiones de la entidad. En la región Sureste del país se estima una ligera pérdida para todo el estado de Oaxaca, en el estado de Veracruz se estiman ligeras pérdidas en las región de la Capital y aumentos en las regiones de la Huasteca Baja y las Montañas (tabla 35 y figura 31).

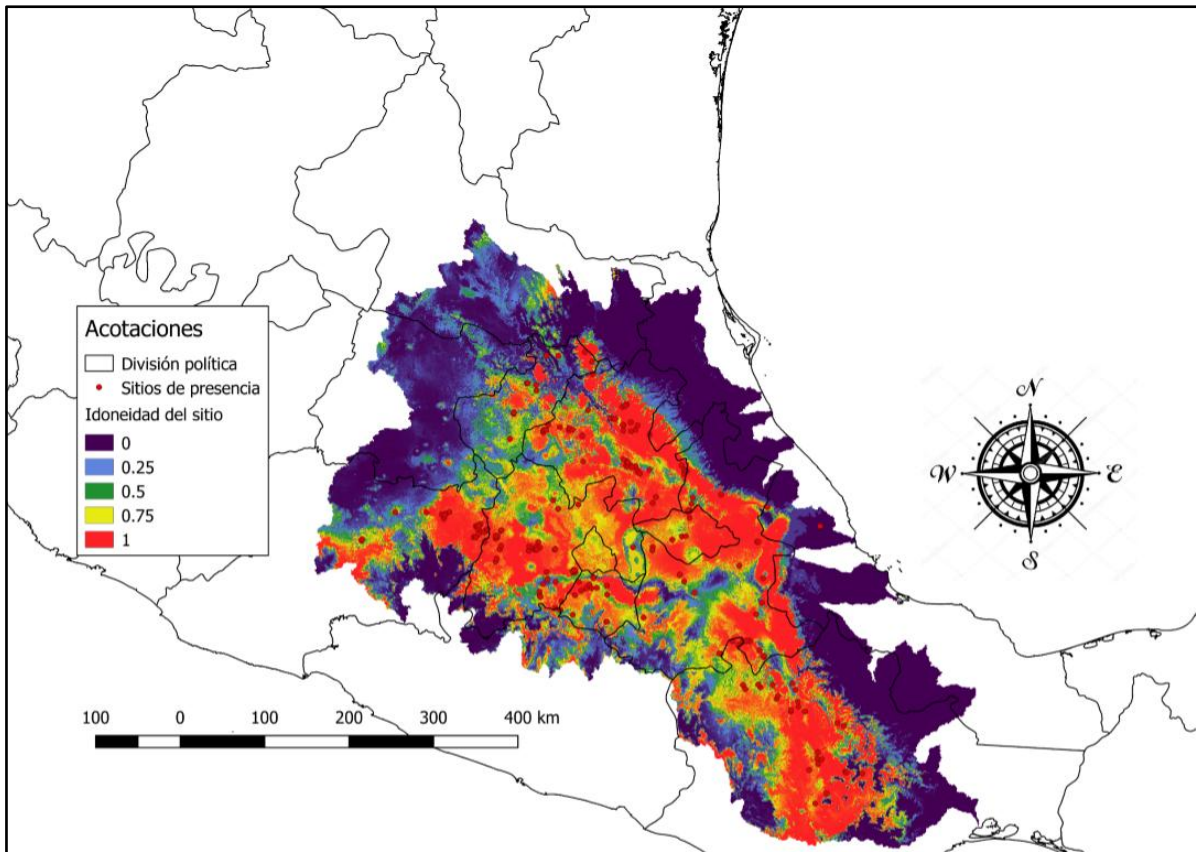


Figura 31. Modelos de nicho ecológico escenario MIROC5 para el periodo 2070 rcp 4.5.

Tabla 35. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 0.86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
MIROC5, 2070, rcp 4.5	111900	34.59%	30603	9.45%	181082	55.96%
Variación con respecto al modelo actual	+	0.12%	-	0.02%	-	0.10%

8.10.2.8 Modelo de nicho ecológico mixto, escenario MIROC5, periodo 2050 rcp 8.5

El modelo GAM para la región Occidente del país estima para el estado de Querétaro una ligera disminución en el área de idoneidad en la región de Sierra Gorda y el Semidesierto Queretano, para el estado de Michoacán se observan aumentos en los sitios de idoneidad de la entidad. En la región Centro del país se estima para el estado de Hidalgo un aumento en los sitios de idoneidad en toda la entidad, en el estado de México se observa pérdida de sitios de idoneidad en las regiones de Ixtapan, Lerma, Toluca y Valle de Bravo con aumentos en las regiones de Cuautitlán y Texcoco, en el caso de Tlaxcala se estima pérdida de sitios de idoneidad en toda la entidad en las regiones Poniente, Centro Norte y Centro Sur, en el estado de Puebla se estiman pérdidas en los sitios de idoneidad en las regiones de Izucar de Matamoros y San Pedro Cholula, en el caso de Morelos se estima pérdidas en los sitios idoneidad en la región de Cuautla. En la región Sureste del país estima para el estado de Oaxaca aumentos en los sitios de idoneidad en las regiones de la Cañada, Valles Centrales, la Mixteca además de pérdidas en las regiones de la Sierra Norte y Sierra Sur, en el estado de Veracruz se estiman pérdidas en las regiones de Huasteca Baja, la Capital y las Montañas (tabla 36 y figura 32).

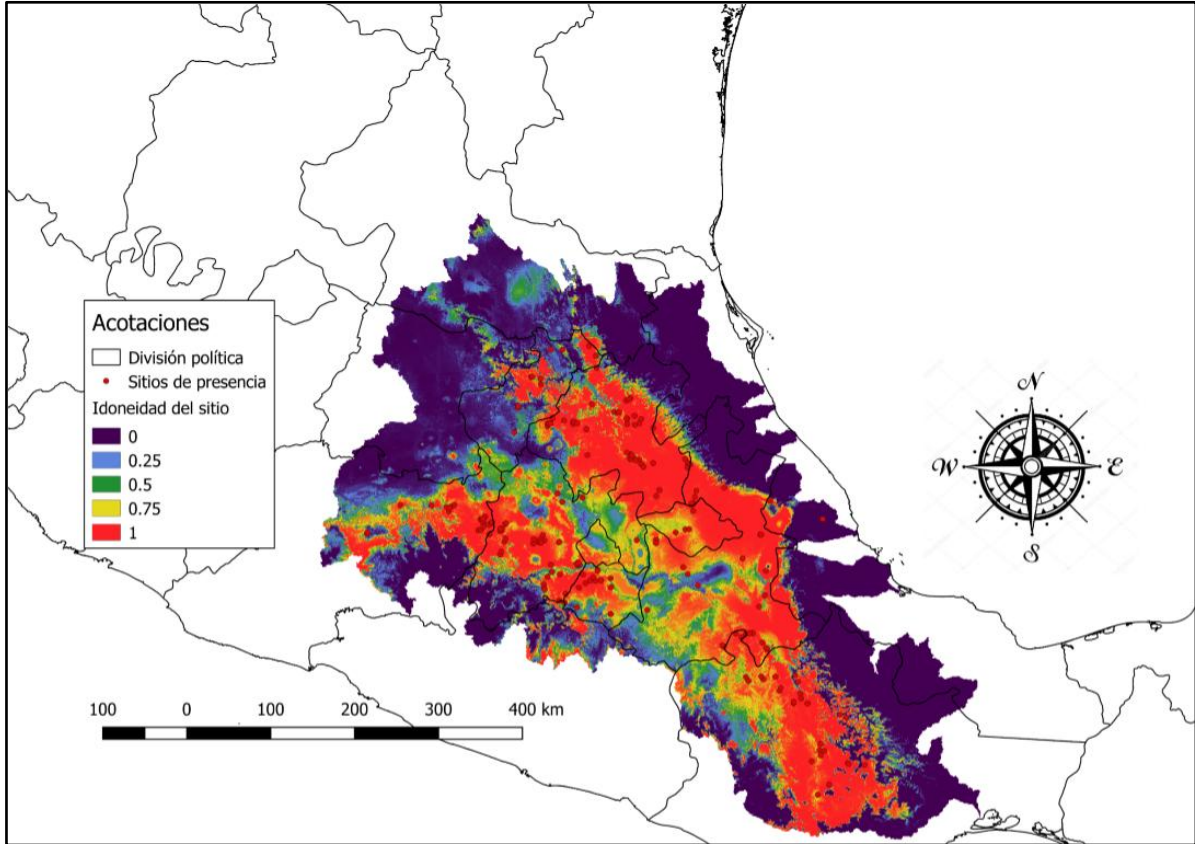


Figura 32. Modelos de nicho ecológico MiROC5 para el periodo 2050 rcp 8.5.

Tabla 36. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 0.86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
MIROC5, 2050, rcp 8.5	109617	33.88%	28098	8.68%	185870	57.44%
Variación con respecto al modelo actual	-	0.59%	-	0.79%	+	1.38%

8.10.2.9 Modelo de nicho ecológico mixto, escenario MIROC5 2070 rcp 8.5

El modelo GAM para la región Occidente muestra para el estado de Querétaro una ligera disminución en el área de idoneidad en la región de Sierra Gorda y el Semidesierto Queretano, en Michoacán se estiman ligeras disminuciones en los sitios de idoneidad para toda la entidad. En la región Centro del país se estiman disminuciones para el estado de Hidalgo importantes pérdidas en las regiones del Valle del Mezquital y Cuenca de México, en el estado de México se observa pérdida de sitios de idoneidad en las regiones de Ixtapan, Lerma, Toluca y Valle de Bravo con aumentos en las regiones de Cuautitlán y Texcoco, en el caso de Tlaxcala se estiman aumentos muy considerables de sitios de idoneidad en toda la entidad en las regiones Poniente, Centro Norte y Centro Sur, en el estado de Puebla se estiman pérdidas en los sitios de idoneidad en las regiones de Izucar de Matamoros, Teziutlán y San Pedro Cholula además de aumentos en la región de Huauchinango, en el caso de Morelos se estima pérdidas en los sitios idoneidad en las regiones de Cuernavaca, Cuautla y Sur. En la región Sureste del país para el estado de Oaxaca estima disminuciones en toda la entidad, en Veracruz se estiman pérdidas en la región de las Montañas (tabla 37 y figura 33).

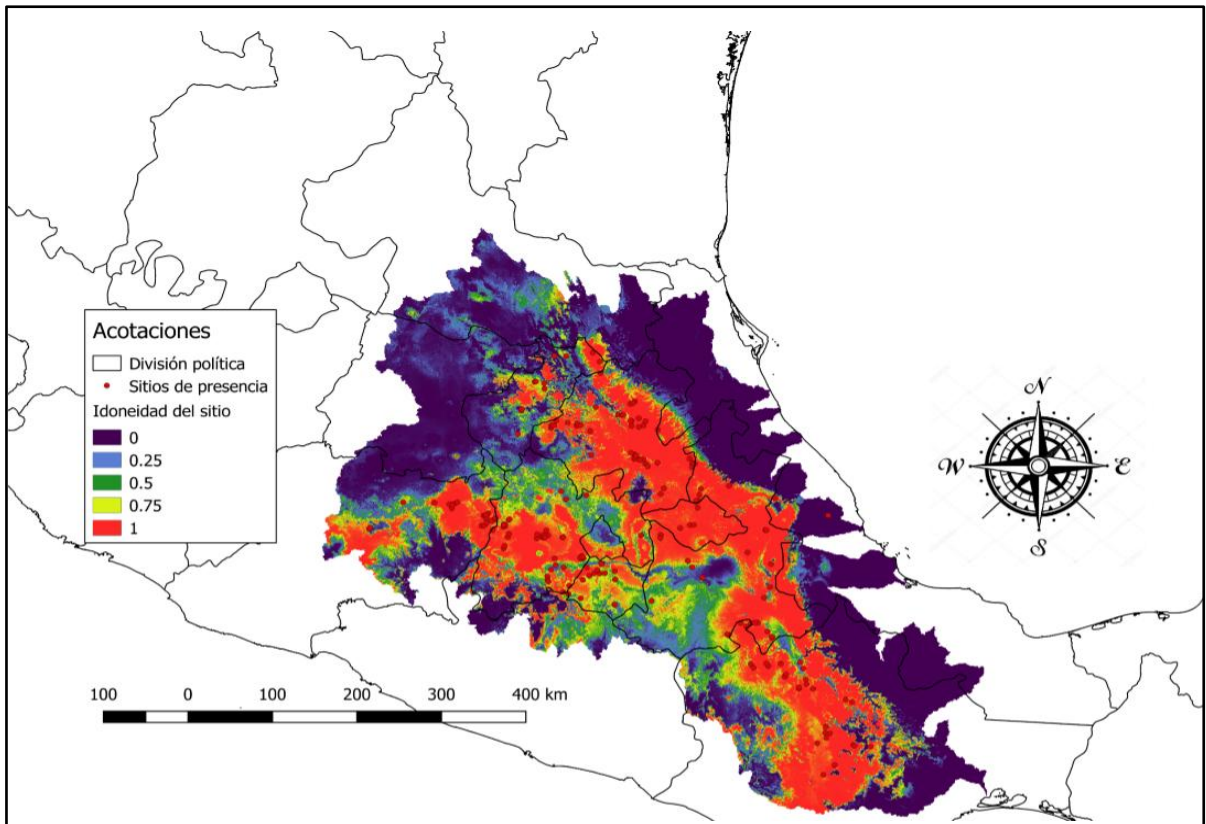


Figura 33. Modelos de nicho ecológico escenario MIROC05 para el periodo 2070 rcp 8.5.

Tabla 37. Número de píxeles para cada intervalo de idoneidad dentro del área de accesibilidad. Del lado izquierdo el número de píxeles (cada píxel equivale a 0.86km²) y del lado derecho los porcentajes que ocupan dichos píxeles.

Modelo	Idoneidad alta (0.75-1)		Idoneidad media (0.5-0.75)		No idoneidad (0-0.5)	
	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje	No. Píxeles	Porcentaje
MIROC5, 2070, rcp 8.5	109808	33.93%	27609	8.54%	186168	57.53%
Variación con respecto al modelo actual	-	0.54%	-	0.93%	+	1.47%

Además de los modelos GAM para el presente y futuro, también se desarrollaron los modelos GLM y de consenso los cuales se encuentran disponibles en la sección de Anexos de esta tesis.

Por otra parte, a continuación se muestran los valores de los estadísticos de evaluación para los modelos de nicho ecológico mixtos en los diferentes escenarios a futuro (tabla 38). También se anexan los valores de los estadísticos de evaluación de los modelos GLM y consenso en la sección de Anexos.

Tabla 38. Valores estadísticos de las pruebas de evaluación del modelo mixto para el escenario ACCES01 periodo 2050 rcp 4.5.

Escenario	Periodo	ROC	KAPPA	TSS	AIC	ROC- parcial	R ²
ACCESS 0-1	2050, rcp 4.5	0.979	0.6025	0.9027	420.608	1.5642	0.866
ACCESS 0-1	2070, rcp 4.5	0.979	0.6025	0.9027	637.789	1.5578	0.763
ACCESS 0-1	2050, rcp 8.5	0.985	0.669	0.906	547.860	1.5689	0.805
ACCESS 0-1	2070, rcp 8.5	0.99	0.718	0.9262	449.8828	1.5689	0.844
MIROC5	2050, rcp 4.5	0.975	0.510	0.892	420.608	1.54114	0.806
MIROC5	2070, rcp 4.5	0.976	0.5537	0.890	418.9475	1.5199	0.859
MIROC5	2050, rcp 8.5	0.985	0.649	0.929	558.8377	1.5731	0.808
MIROC5	2070, rcp 8.5	0.982	0.646	0.9062	616.553	1.5274	0.78
MIROC5		0.982	0.646	0.9062	616.553	1.5274	0.78

8.10.2.10 Pérdidas de sitios de idoneidad por pixel

Los modelos generados con los escenarios ACCESS 0-1 muestran una clara tendencia a perder sitios de idoneidad, para el periodo 2050 en el forzamiento rcp 4.5 se estima una pérdida del 7%, mientras que para el periodo 2070 en el mismo escenario, estima una pérdida del 0.81% con respecto al periodo 2050 y del 7.81% con respecto al modelo actual. En el caso de los modelos generados en el forzamiento rcp 8.5, estiman una pérdida del 6.17% para 2050 y del 3.16% para el periodo 2070 con respecto al modelo 2050, o bien del 9.33% con respecto a estimado para el modelo presente (figura 34 y figura 35).

Por su parte los modelos generados con los escenarios MIROC5 presentan modelos diferentes para cada uno de los forzamientos. En el forzamiento 4.5, para el año 2050 se estima un aumento de los sitios de idoneidad del 2.19%, mientras que para el periodo 2070 se estima una reducción del 1.99% con respecto al estimado para el año 2050 ó un aumento del 0.2% con respecto al periodo actual. Los modelos generados en el forzamiento a 8.5 estiman para el periodo 2050 pérdidas del 3.17% en los sitios de idoneidad, mientras que para el periodo 2070 estima una pérdida del 0.21% con respecto al periodo 2050 y del 3.38% con respecto a lo estimado para el periodo actual (figura 34 y figura 35).

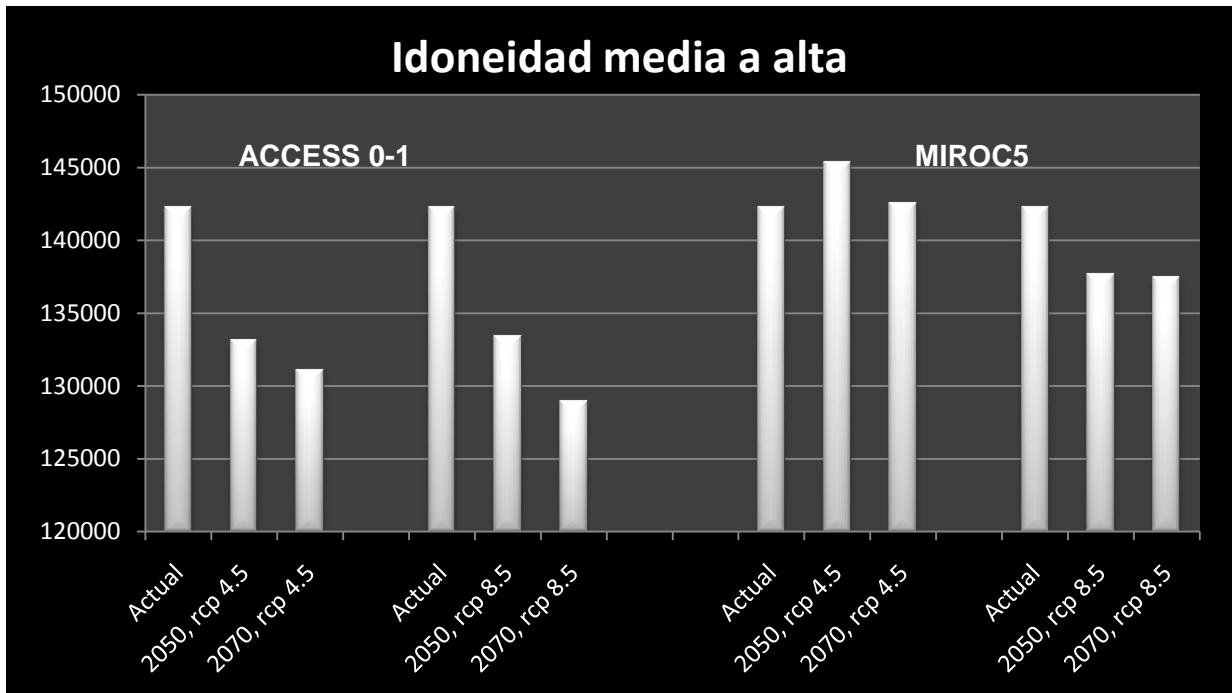


Figura 34. Pérdida de sitios de idoneidad por pixel en los diferentes modelos generados por el algoritmo GAM. Del lado izquierdo los modelos generados en los escenarios ACCESS 0-1, mientras que en el lado derecho se observan los modelos generados con los escenarios MIROC5.

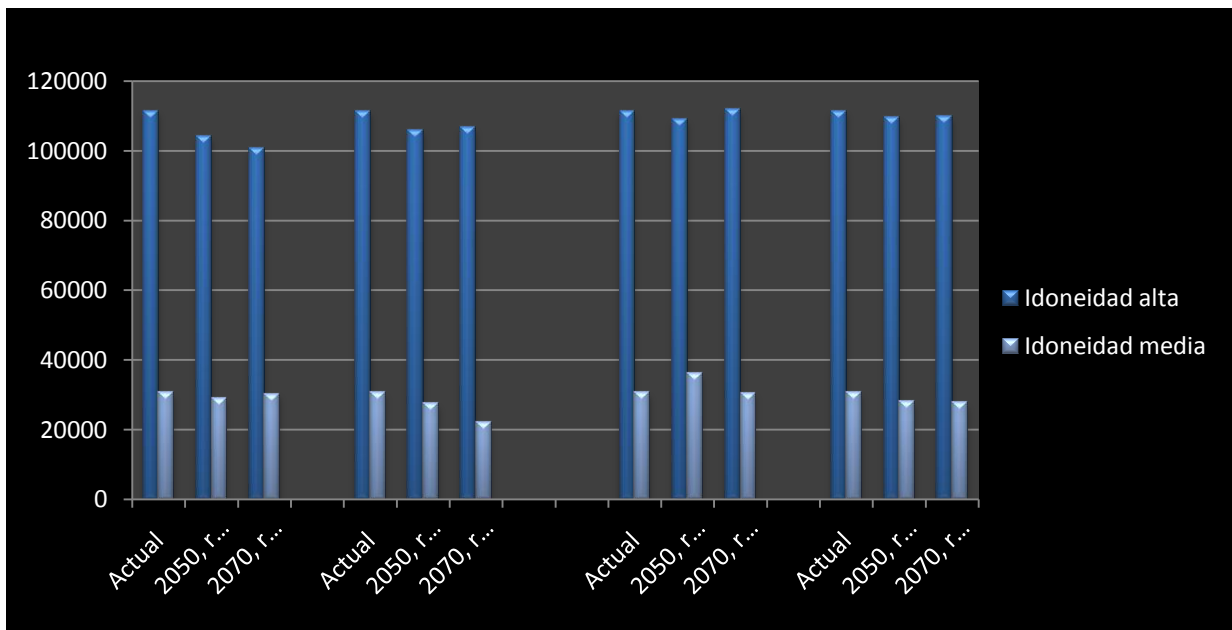


Figura 35. Pérdida de sitios de idoneidad por pixel en los diferentes modelos generados por el algoritmo GAM. Del lado izquierdo los modelos generados en los escenarios ACCESS 0-1, mientras que en el lado derecho se observan los modelos generados con los escenarios MIROC5.

8 Discusión

Las temperaturas críticas registradas para la especie *L. spectabilis* provenientes de poblaciones contrastantes (bosque de pino-encino en Panotla, Tlaxcala y matorral xerófilo en Tecozautla, Hidalgo), no presentan diferencias estadísticamente significativas entre ambas poblaciones. Algunos autores consideran que en los organismos de una misma especie existen variaciones en los caracteres ecofisiológicos entre las poblaciones a lo largo de su área de distribución, principalmente cuando hay variación altitudinal y por lo tanto térmica (John-Alder *et al.*, 1988; Bauwens *et al.*, 1995; Navas, 1996, Wilson 2001, Duarte *et al.*, 2012). Sin embargo algunos autores han demostrado que los caracteres ecofisiológicos pueden no presentar variación entre las poblaciones de una misma especie (Brattstrom, 1968; Addo-Bediako *et al.*, 2000; Ghalambor *et al.*, 2006; Huey *et al.*, 2009).

A pesar de que las pruebas no fueron estadísticamente significativas el poder de la prueba indica que aun es posible que se detecten diferencias significativas entre las tolerancias térmicas de ambas poblaciones. La TC_{max} presenta una variación en promedio de $0.64^{\circ}C$, siendo la temperatura registrada en los ejemplares provenientes del matorral xerófilo ($32.62^{\circ}C$) menor que la registrada en los ejemplares provenientes del bosque pino-encino ($33.26^{\circ}C$). Asimismo la variación entre las TC_{min} es de $0.7^{\circ}C$ siendo la TC_{min} registrada en los ejemplares provenientes del bosque de pino ($9.42^{\circ}C$) menor que la registrada en los ejemplares provenientes de matorral xerófilo ($10.12^{\circ}C$), aún así no se observaron diferencias estadísticamente significativas, pero el poder de la prueba muestra que es posible

que se lleguen a detectar diferencias significativas para este carácter. Se considera que la TC_{max} presenta una variación menor que la TC_{min} en gradientes altitudinales y latitudinales (Brattstrom, 1968; Addo-Bediako *et al.*, 2000; Ghalambor *et al.*, 2006; Terblanche *et al.* 2006; Huey *et al.*, 2009). Algunos autores consideran que la baja variabilidad de la TC_{max} se debe a la inercia filogenética o bien al conservadurismo filogenético por lo que las poblaciones de una misma especie o incluso diferentes especies filogenéticamente relacionadas pueden presentar este carácter ecofisiológicos sin variación (Kellerman *et al.*, 2012; Grigg y Buckley, 2013; Buckley *et al.*, 2015). Aunque otros autores consideran que la TC_{max} presenta menor variabilidad debido a los efectos de la temperatura sobre las proteínas, causando desnaturalización al favorecer el rompimiento de enlaces débiles o bien favoreciendo la generación de nuevos enlaces con otros compuestos debido a la cinética química (Ramlov *et al.*, 2000), dichos cambios generalmente son irreversibles, a diferencia de los efectos de las temperaturas frías, donde principalmente debido a la cinética química baja, las enzimas no suelen unirse con sus respectivas coenzimas sustratos, sin embargo al restablecerse una temperatura adecuada las funciones enzimáticas continúan (Pörtner *et al.*, 2007), también existe una desnaturalización por efecto de la temperatura baja, sin embargo estas desnaturalizaciones suelen ser reversibles (Franks, 1985; Timasheff, 1978; Pörtner *et al.*, 2007). La temperatura crítica máxima de la especie (32.94°C) es cercana a la TC_{max} registrada para otras especies del mismo género de zonas templadas como *L. muscosa* (33°C), *L. pipiens* (34°C) y *L. sylvatica* (34°C) (Brattstrom, 1963; Carey, 1978; Casterlin y Reynolds, 1978), aunque es más baja que la registrada para especies del mismo género que habitan en zonas áridas de EUA (Wright, 1914; Brattstrom, 1963; Lillywhite, 1970;

Govindaraju *et al.*, 2006; Allegra y Phillip, 2016). Por otro lado *L. spectabilis* alcanza la TC_{min} a los $9.83^{\circ}C$ lo cual se acerca la TC_{min} registrada para la especie de zonas templadas *L. muscosa* ($8.5^{\circ}C$) (Brattstrom, 1963), pero difiere de la registrada para otras especies de zonas templadas como *L. sylvatica* la cual alcanza la temperatura crítica a los $0.5^{\circ}C$ (Costanzo *et al.*, 1993), aunque esta especie puede aumentar los niveles de glucosa en los tejidos como un crioprotector sobreviviendo a temperaturas por debajo de los $-3^{\circ}C$ (Brattstrom, 1963; Costanzo *et al.*, 1993), para *L. pipiens* no se conoce su TC_{min} pero se le ha observado en actividad a esta especie en temperaturas de $6^{\circ}C$, por lo que suponemos la TC_{min} se alcanza a temperaturas más bajas (Brattstrom, 1963), mientras que *L. spectabilis* no soporta temperaturas tan frías como *L. pipiens* y *L. silvatica* pero esto puede deberse a las presiones selectivas ejercidas por las temperaturas bajas a las que se encuentran sometidas estas especies en su área de distribución. En contraste *L. spectabilis* soporta temperaturas más bajas que las registradas para especies de zonas cálidas como *L. clamitans* ($13^{\circ}C$) y *L. catesbainus* ($15^{\circ}C$) (Wright, 1914; Brattstrom, 1963; Lillywhite, 1970; Govindaraju *et al.*, 2006; Allegra y Phillip, 2016). Estas comparaciones aparentemente apoyan la teoría de que la temperatura funge como presión selectiva sobre los caracteres ecofisiológicos como se reporta en reptiles, donde la TC_{min} está asociada a la temperatura promedio mensual mientras que la TC_{max} está asociada a la temperatura promedio diurna del sitio de distribución (Clusellas *et al.*, 2011).

Otro carácter ecofisiológicos medido fue la temperatura preferida (T_p), en la cual no encontramos diferencias estadísticamente significativas entre los datos

obtenidos de ambas poblaciones. Si las mediciones de temperatura preferida se comparan con los resultados de las temperaturas medidas en campo no existen diferencias significativas entre las temperaturas preferenciales de laboratorio y las temperaturas registradas en campo para la especie, lo cual significa que la especie trata de termorregularse a temperaturas cercanas a la preferida. Los ejemplares observados en percha generalmente se encontraban en sustratos húmedos muy cerca de la orilla del río y en ocasiones los ejemplares se localizan bajo la sombra de arbustos y plantas rivereñas. Por su parte los modelos de agar muestran que existe una gran heterogeneidad de microclimas, sin embargo ninguno de los microclimas suele ofrecer temperaturas cercanas a la temperatura preferida o la registrada en campo durante los mismos periodos de tiempo, ya que los modelos colocados al rayo de sol directo registran temperaturas superiores a las registradas en los ejemplares vivos en campo, mientras que la temperatura de los modelos en sombra registran durante poco tiempo temperaturas cercanas a la preferencial y la registrada en los ejemplares en campo.

La literatura menciona que la termorregulación de los anfibios está muy asociada a la pérdida de agua, por lo que muchas especies de anfibios suelen perchar muy similar a las lagartijas durante el día en zonas abiertas evitando la desecación perchando de este modo. Además la evapotranspiración evita que se alcance una temperatura cercana a la crítica al perder agua corporal (Brattstrom, 1963; Lillywhite, 1974; Brattstrom 1979). Al igual que otras especies, sin una gran resistencia cutánea a la desecación, la temperatura preferida parece estar cercana al límite inferior del intervalo de temperatura óptima basándonos en el modelo de curva

de desempeño térmico, pues las especies con baja resistencia cutánea prefieren temperaturas más bajas a fin de evitar el riesgo de desecación (Tracy y Christian, 2005).

Los datos de T_p obtenidos no sugieren que existan diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones, por lo que se puede considerar una sola T_p para *L. spectabilis*. Se puede considerar los valores registrados en la cloaca de los ejemplares, pues es más constante 23.207 ± 1.547 °C. Los datos obtenidos son similares a los registrados para *L. sylvatica* (22°C) y *L. muscosa* (24°C), aunque difiere de la T_p de *L. pipiens* (27-28°C) (Casterlin y Reynolds, 1978; Carey, 1978; Smits, 1984; Freifenburg y Skelly, 2004). A su vez la T_p de *L. spectabilis* es mucho menor de la T_p registrada para las especies de zonas cálidas como *L. clamitans* (25°C) y *L. catesbainus* (30°C) (Wright, 1914; Brattstrom, 1963; Lillywhite, 1970; Govindaraju *et al.*, 2006; Allegra y Phillip, 2016). Con base en los datos recabados en el laboratorio, a los datos de campo y a los datos obtenidos por los dataloggers se puede sugerir que la especie se comporta como un organismo termorregulador activo, ya que suele mantenerse en un intervalo de temperaturas cercanas a la temperatura preferida empleando diversos microclimas para regular su temperatura de forma activa (Huey y Slatkin 1976; Zug *et al.*, 2001; Villavicencio *et al.*, 2012). Además se observó que los ejemplares en campo presentan un comportamiento termorregulador heliotérmico como el descrito para otras especies del género *Lithobates* (Brattstrom, 1963; Lillywhite, 1974; Brattstrom 1979), mientras que como se menciona, no existe una relación entre la temperatura microambiental registrada en los modelos de agar y la temperatura registrada de los ejemplares

capturados en horarios similares, pues la temperatura microambiental suele ser mayor o menor (dependiendo del microambiente) a la registrada en los ejemplares capturados en horarios similares, por lo que se podría sugerir que los organismos tendrían que estar termorregulando activamente su temperatura (Huey y Slatkin 1976; Zug *et al.*, 2001; Villavicencio *et al.*, 2012).

Algunos estudios indican que el comportamiento termorregulatorio en los anfibios sirve como una estrategia de amortiguamiento contra las temperaturas ambientales altas, especialmente cuando el ambiente presenta una gran diversidad de microclimas disponibles, ya que los anfibios podrían seleccionar diversos microclimas durante ciertos periodos evitando los efectos negativos de las temperaturas altas (Feidenburg y Kelly, 2004; Kearney *et al.*, 2009; Ruiz *et al.*, 2014), inclusive algunos autores han registrado un comportamiento de buceo en anuros para evitar las temperaturas altas, como se registro en *Pleuroderma tahul* (Ruiz *et al.*, 2014). El comportamiento termorregulatorio también podría explicar porque la especie no muestra diferencias considerables en las termotolerancias en las dos poblaciones estudiadas ya que algunos autores consideran que este efecto de amortiguamiento por medio de comportamiento termorregulatorio debilita la presión selectiva sobre las termotolerancias de los ectotermos por lo que se desacelera la divergencia de las termotolerancias entre las poblaciones de una misma especie en un gradiente geográfico, a dicho fenómeno se le conoce como efecto Bergert (Bogert, 1949; Huey *et al.*, 2003; Feidenburg y Kelly, 2004; Buckley *et al.*, 2015).

Las curvas de desempeño locomotor, no detectan diferencias estadísticamente significativa entre el desempeño locomotor en el tratamiento

térmico a 19°C y 22°C en ambas poblaciones, por lo que el comportamiento de la curva de desempeño es muy similar en ambas poblaciones. Las curvas obtenidas tienen el mismo patrón de respuesta ya que la dirección de es la misma, pero no comparten la cantidad de plasticidad ya que la magnitud de salto es diferente en cada población (Schlichting, 1986; Hernández *et al.*, 2015). Por otro lado, es común en los anuros observar un desempeño locomotor no diferencial en dos de las temperaturas empleadas en los tratamientos térmicos, ya que, se ha encontrado un comportamiento similar en las especies de ranas *Xenopus leavis* y *Calyptocephalella gayi* (Cortes *et al.*, 2016); también en lacértidos como *Sceloporus jarrovi* (Beal *et al.*, 2014) y *Sceloporus undulatus* (Angilletta *et al.*, 2001), se reporta algo similar.

Los valor obtenido de R^2 obtenidos para las curvas de desempeño locomotor son mayores a 0.5 y menores a 0.7, por lo que consideramos que existe un efecto moderado de la temperatura sobre el desempeño locomotor de la especie observado en las curvas (Zikmud, 2000; Moore *et al.*, 2003) por lo que los datos obtenidos pueden emplearse para generar un modelo de distribución potencial. Se puede sugerir con base a los datos recabados en la curva, que esta especie se comporta como una especie termoespecialista ya que el desempeño locomotor máximo se observa en un intervalo de temperaturas estrecho (Gilchrist, 1995; Izem y Kingslover, 2005; Clavel y Devictor, 2011; Sebacher *et al.*, 2015).

Los modelos de nicho ecológico generados presentan valores aceptables en los estadísticos de evaluación de los modelos, por lo que se considera que las los modelos pueden ser útiles para determinar los sitios de alta idoneidad de la especie. Los modelos generados en este trabajo son muy parecidos al modelo correlativo

generado para la CONABIO en 2006 (Ochoa *et al.*, 2006). El modelo generado para la CONABIO estima sitios de idoneidad en las regiones de Paracho y Uruapan en el estado de Michoacán mientras que nuestros modelos generados parecen contemplar sitios de idoneidad en esas regiones, sin embargo, no se consideraron estas regiones en el área de accesibilidad de la especie debido a que no se encontraron registros de la especie en esas regiones. Por otro lado, el modelo de CONABIO no considera áreas de idoneidad al este de las regiones de Teziutlán y Ciudad Serdán así como las regiones de la Huasteca Baja, la Capital y las Montañas de Veracruz donde nuestro modelo indica áreas de alta idoneidad así como algunos registros de presencia.

Algunos de los estados con índices de idoneidad alta y media a alta presentan además, áreas naturales protegidas que podrían servir para la conservación de la especie. Así para el estado de México se cuenta con 88 áreas naturales protegidas, en el estado de Michoacán existen 22, en Hidalgo nueve, Querétaro cuenta con cuatro áreas naturales protegidas, Tlaxcala cinco, Puebla con cuatro, Morelos cuatro y Oaxaca tres dentro del área de accesibilidad para la especie (CONANP, 2018). Estas zonas pueden servir como refugios ante el cambio climático para la especie, pues además del cambio climático, la actividad antrópica también es un factor de riesgo para la especie ya que de forma directa o indirecta puede contribuir a la pérdida del hábitat, por lo que las áreas naturales protegidas al tener cierta protección estatal y federal que podría mantener poblaciones de esta especie, aunque en muchos casos estas áreas naturales no tienen extensiones muy grandes y en el caso de los estados más afectados poseen pocas áreas naturales protegidas

por lo que el crecimiento urbano y el cambio de uso de suelo pueden ser factores de riesgo para la especie.

Los modelos de nicho ecológico estiman pérdidas considerables de los sitios de idoneidad en el escenario ACCESS 0-1, para los modelos correlativos estima mayor pérdida de sitios de idoneidad (18.81 - 40.56%) que para los modelos mixtos (7.81 - 9.33%). En el caso de los modelos generados en el escenario MIROC5 muestran pérdidas menores para ambos tipos de modelos de nicho (modelo correlativo 6.83-16.33% y en el modelo mixto 1.99-3.38%), esto puede deberse a los datos empleados para la generación de los escenarios MIROC5, ya que consideran más variables como son: los efectos de la nubosidad y el comportamiento de las nubes ante la variación térmica, los efectos de los aerosoles y su comportamiento en la atmosfera, comportamiento y dinámica de los océanos y hielos permanentes así como el efecto de las aguas continentales (Watanabe *et al.*, 2010), por lo que las estimaciones de precipitación, y temperatura son diferentes a los estimados en los escenarios ACCESS 0-1 que consideran menor cantidad de variables para la generación de sus escenarios (Bi *et al.*, 2012). Aunque los modelos mixtos consideran menor pérdida de sitios de idoneidad que los modelos correlativos, puede deberse a la consideración de otras variables como son los datos obtenidos de la curva de desempeño locomotor térmico y la evapotranspiración actual (evapotranspiración bajo ciertas condiciones específicas), así como al algoritmo empleado para la construcción del modelo, sin embargo se puede considerar al modelo mixto generado con el algoritmo GAM como el modelo que presenta una mejor aproximación a los sitios de idoneidad para la especie con base al desempeño

del modelo en los estadísticos de evaluación empleados (Aguirre *et al.*, 2013; Qiao *et al.*, 2015; Rodríguez y López, 2017) .

Por otro lado los modelos mixtos generados no muestran una gran pérdida de sitios de idoneidad, aunque los estados que presentan mayor vulnerabilidad por consenso según los modelos generados son: Querétaro (región de Sierra Gorda), Michoacán (región de Morelia), Puebla (región de Izucar de Matamoros), Tlaxcala (regiones Norte y Centronorte), México (regiones de Cuautitlán Izcalli y Chalco), Oaxaca (regiones de la Cañada y la Mixteca) y Morelos (región Sureste). En dichas aéreas los modelos consideran que la idoneidad disminuirá por debajo de una idoneidad media ($p > 0.5$, baja probabilidad de encontrar a la especie), por lo que las condiciones ambientales necesarias para la especie no serán las adecuadas. El estado con mayor pérdida de sitios de idoneidad para la especie según los modelos es el estado de Puebla en la region de Izucar de Matamoros, en contraparte el estado que presenta la menor pérdida de sitios de idoneidad y además con extensas áreas de alta idoneidad en todos los modelos es el estado de Oaxaca, principalmente en las regiones de la Sierra Norte, Valles Centrales y Sierra Sur.

Algunos autores consideran que debido a la poca vagilidad que presentan los anuros, la migración no es una opción para evitar la extinción ante las variaciones climáticas de su hábitat, por lo que se menciona solo tienen tres opciones para compensar las variaciones climáticas y evitar su extinción: 1) por medio del comportamiento termorregulatorio, 2) plasticidad fenotípica ó 3) adaptación (Ruiz *et al.*, 2014). Nuestros datos sugieren que no existe variación en las termotolerancias de la especie, por lo que no existe evidencia de que la especie presente

adaptaciones para soportar temperaturas corporales más altas a la TC_{max} registrada, por otro lado no se realizaron experimentos enfocados a la plasticidad fenotípica de las tolerancias térmicas de la especie. Por lo que, podemos suponer que la especie podría emplear el comportamiento termorregulatorio para evitar los efectos negativos del cambio climático, siempre y cuando exista un hábitat heterogéneo (Feidenburg y Kelly, 2004; Kearney *et al.*, 2009; Ruiz *et al.*, 2014)

Cabe mencionar que los modelos de nicho ecológico presentan ciertas limitaciones teóricas como por ejemplo la inclusión de las interacciones bióticas de la especie, si bien se justifica el no evaluar las interacciones bióticas de la especie debido a la escala empleada y a la dificultad para determinar y estudiar todas las interacciones bióticas y sus efectos para la especie (Whittaker *et al.*, 2001; Pearson y Dawson, 2004; Guisan y Thuiller 2005); también, es cierto que las interacciones bióticas positivas y negativas pueden ser determinantes para la presencia de la especie aunque realmente no se conoce el efecto de estas en el modelado de nicho (Mateo *et al.*, 2011).

Algunas de las interacciones biológicas negativas que se consideran amenazas para la diversidad de anfibios en el mundo son dos la competencia y la depredación (particularmente el parasitismo) por especies invasoras. Una de las especies invasoras ampliamente producida en el país es *Lithobates catesbainus*, la cual se emplea en la ranicultura en los estados de México, Michoacán, Tamaulipas, San Luis Potosí, Guadalajara y Yucatán (Casas *et al.*, 2001; Luja y Rodríguez, 2010). Además existen poblaciones de vida libre en 17 entidades federativas, dentro de las que destacan el estado de México y Michoacán (Casas *et al.*, 2001; Luja y

Rodríguez, 2010), esta especie se considera peligrosa para las poblaciones de anfibios mexicanos al competir con las especies nativas por los recursos disponibles logrando desplazar especies por exclusión competitiva pero también ejerciendo presión sobre las poblaciones de anfibios como depredador pues alcanza longitudes considerables (Kats y Ferrer, 2003; Luja y Rodríguez, 2010). Aunque no existen datos que comprueben que esta especie exótica represente un problema para *L. spectabilis*, si se tienen registros de poblaciones que viven en simpatria con esta especie.

Otro de los factores de riesgo más importantes para las poblaciones de anfibios mexicanos son las enfermedades emergentes, según la hipótesis de epidemia ligada al clima, esta postula que las condiciones ambientales estresantes no letales pueden causar deficiencias en el sistema inmunológico de los anfibios volviéndolos más susceptibles a patógenos (Pounds y Crump, 1999). Se estima que el cambio climático contribuirá a aumentar los sitios de idoneidad para el patógeno *Batrachochytrium dendrobatidis*, pues se favorecerán sitios con temperaturas entre los 17-27 °C que son las temperaturas ideales para el crecimiento y reproducción de este hongo (Pounds *et al.*, 2006). En México se han registrado casos de quitridiomycosis en anfibios en la mayoría de los estados donde se tiene registro de *L. spectabilis* (Mendoza *et al.*, 2015), incluso algunos modelos de distribución potencial de *B. dendrobatidis* consideran que la faja neovolcanica transversa presenta sitios de alta idoneidad para la presencia de este patógeno en la actualidad, algunos modelos predicen alta idoneidad en la faja neovolcanica transversa, la sierra madre oriental y occidental a futuro (Röder *et al.*, 2010; Yang *et al.*, 2016). Sin embargo,

estas especulaciones no pueden ser evaluadas ni comprobadas con los datos obtenidos en este trabajo.

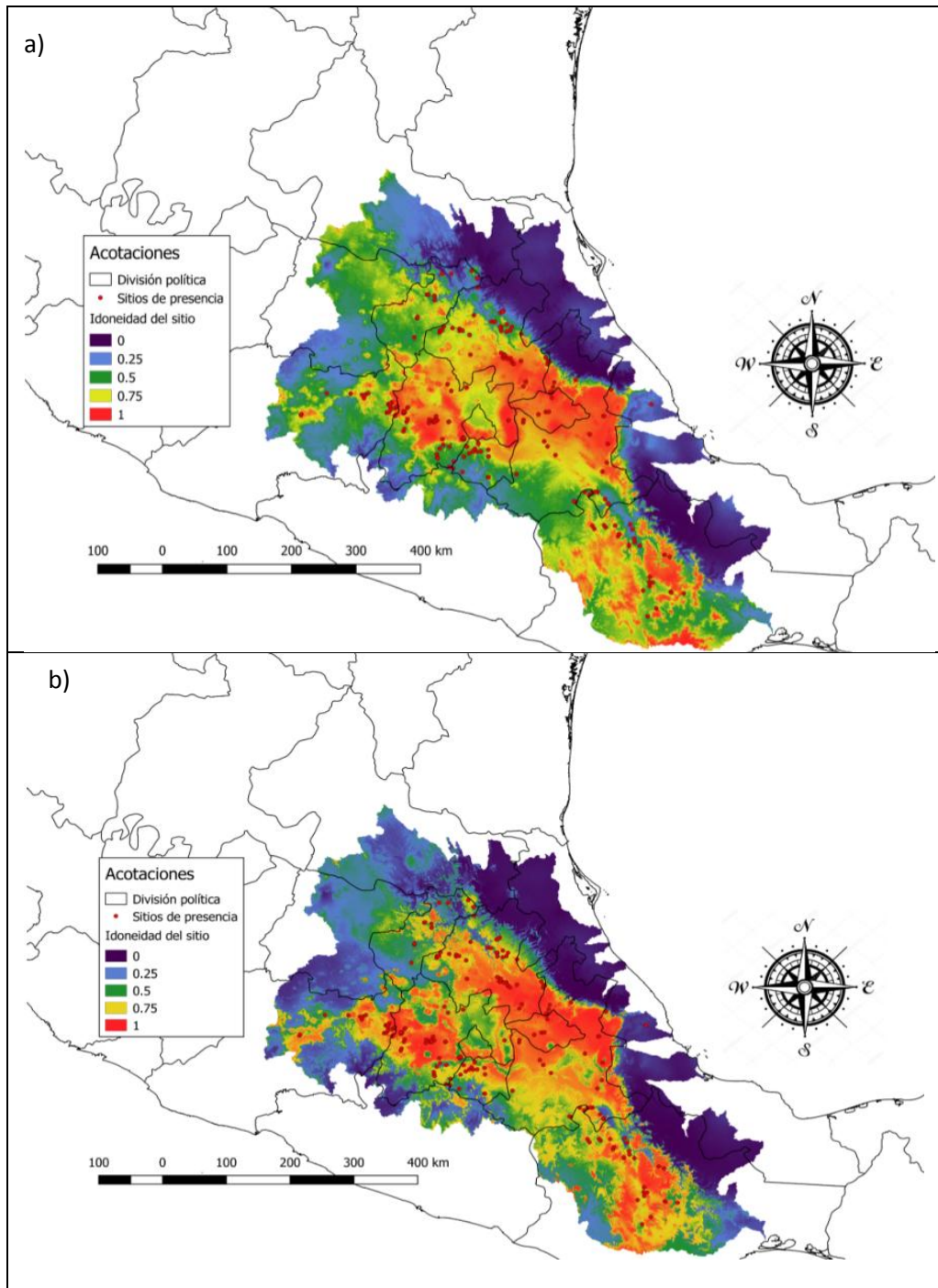
9 Conclusiones

- Los datos recabados no ofrecen pruebas de que existen diferencias estadísticamente significativas entre los datos de las tolerancias térmicas y temperatura preferencial, esto puede ser asociado al efecto Borgert.
- Los datos recabados tanto en laboratorio como en campo, sugieren que la especie se comporta como un organismo termorregulador activo.
- Las curvas de desempeño locomotor térmico evidencian que el patrón de respuesta tiene un comportamiento similar en ambas poblaciones.
- Con base a los datos obtenidos de la TPC se puede sugerir que la especie se comporta como un termoespecialista ya que se observa que la especie presenta su máximo desempeño locomotor en un intervalo de temperaturas corto.
- El modelo de nicho que mejor desempeño presento para la especie fue el modelo mixto generado con el algoritmo GAM.
- Basandonos en los modelos mixtos, se estiman perdidas de sitios de idoneidad para la especie en el futuro (año 2070) entre 1.99 -9.33% por lo que no se considera una perdida tan severa.
- El estado con mayor pérdida de los sitios de idoneidad para la especie es Puebla, mientras que en contra parte Oaxaca es el estado que menores pérdidas de sitios de idoneidad presenta aunado a sus altos índices de idoneidad para la especie.

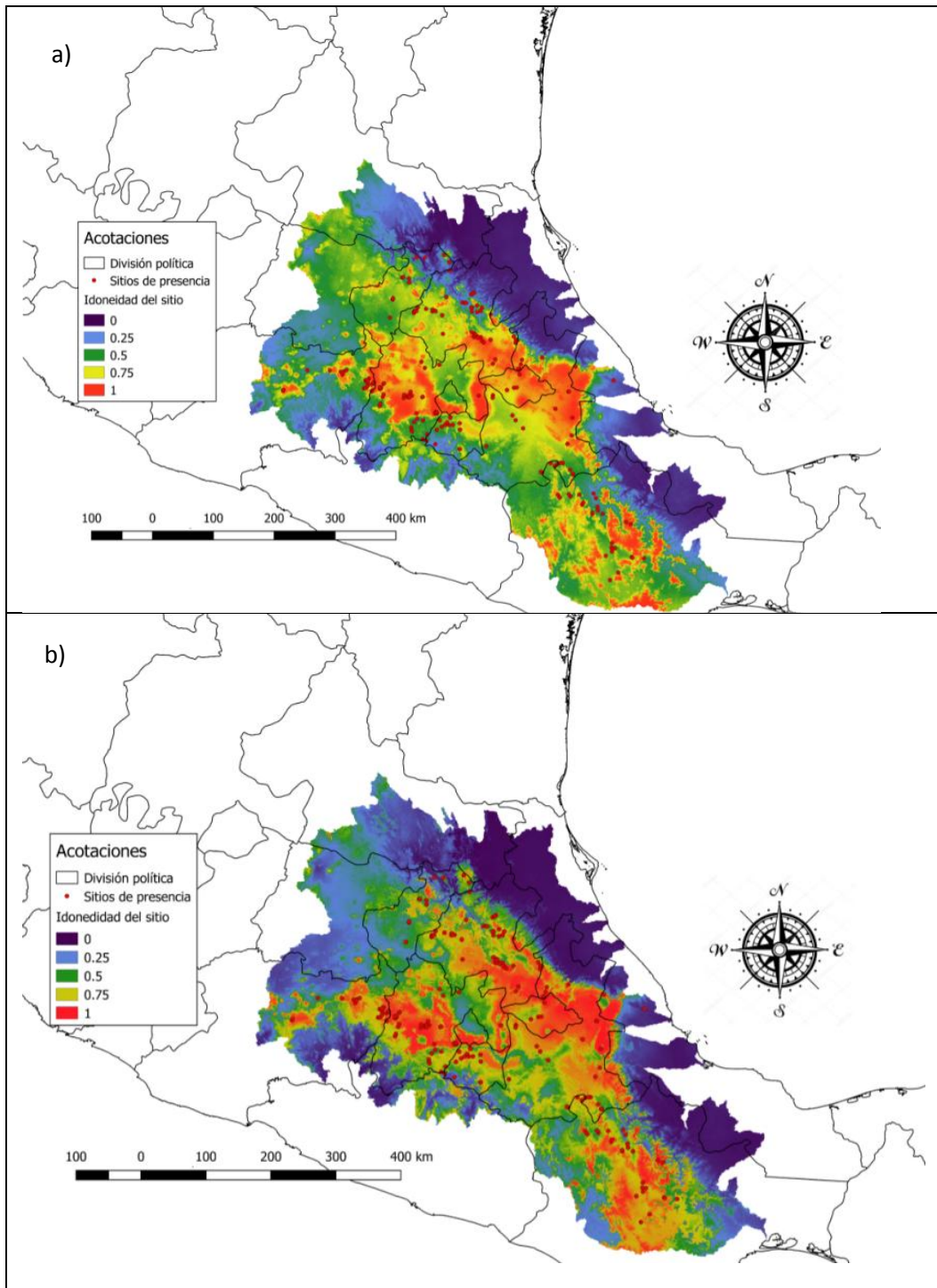
10 Glosario

- Límite térmico seguro (TSM): Intervalo de temperatura entre la temperatura óptima (T_{opt}) y la temperatura crítica máxima (TCmax), donde existe un riesgo de alcanzar la temperatura crítica máxima.
- Temperatura ambiental (T_a): Un término impreciso, generalmente empleado para la temperatura del aire, aunque también se emplea para referirse a la temperatura del microhábitat (Sinclair *et al.*, 2016).
- Temperatura crítica máxima (TCmax): Límite térmico superior del desempeño de una especie.
- Temperatura crítica mínima (TCmin): Límite térmico inferior del desempeño de una especie.
- Temperatura de la cloaca (T_c): Temperatura registrada en la cloaca.
- Temperatura de la piel (T_b): temperatura registrada en piel.
- Temperatura óptima (T_{opt}): Temperatura inferida a partir de la curva de desempeño, donde el desempeño de los organismos es el máximo.
- Temperatura preferida (T_p ó T_{sel}): Temperatura a la cual los organismos prefieren o seleccionan mantenerse, esta medida generalmente se obtiene a partir de experimentos en laboratorio con gradientes térmicos.

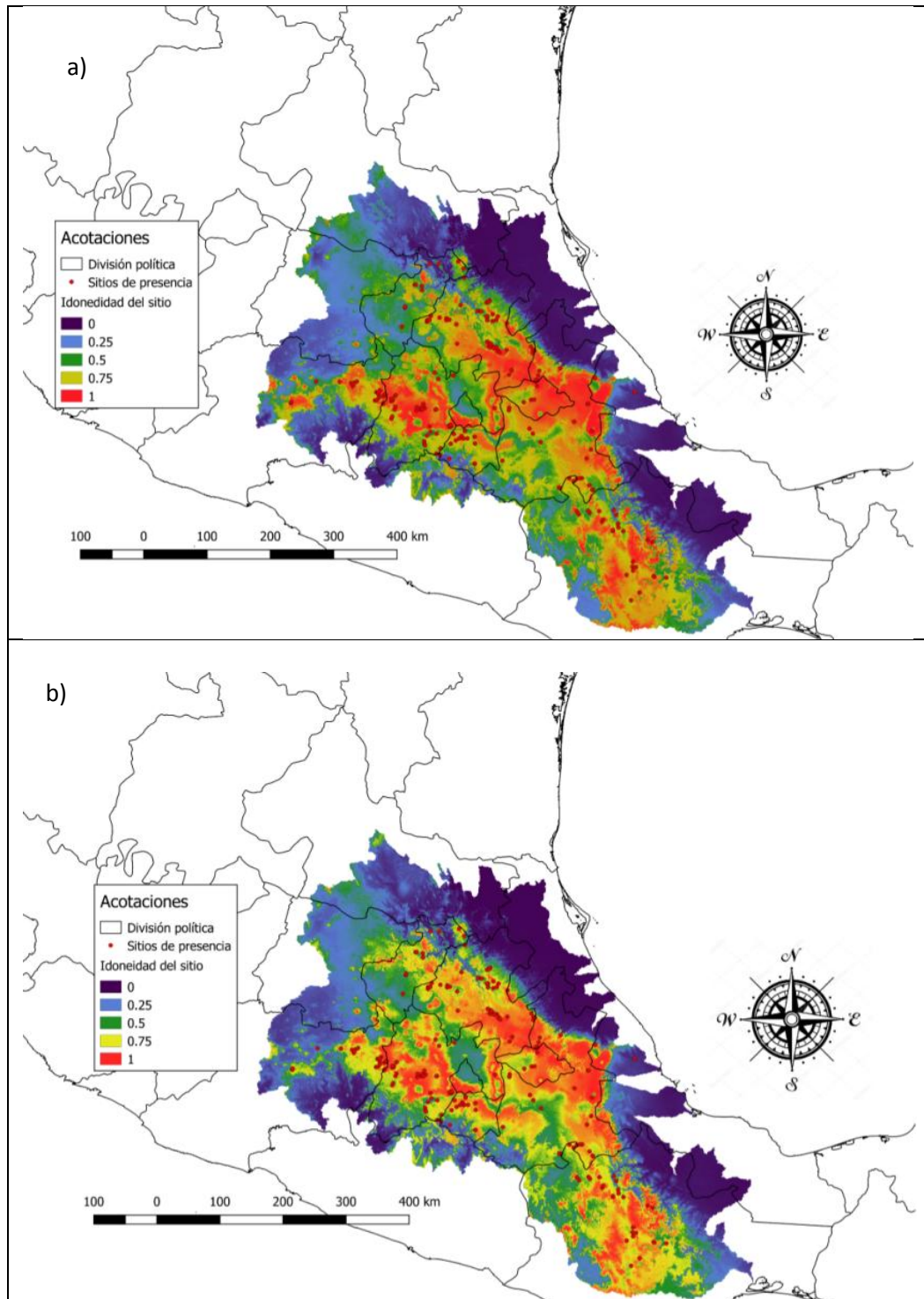
12 Anexo



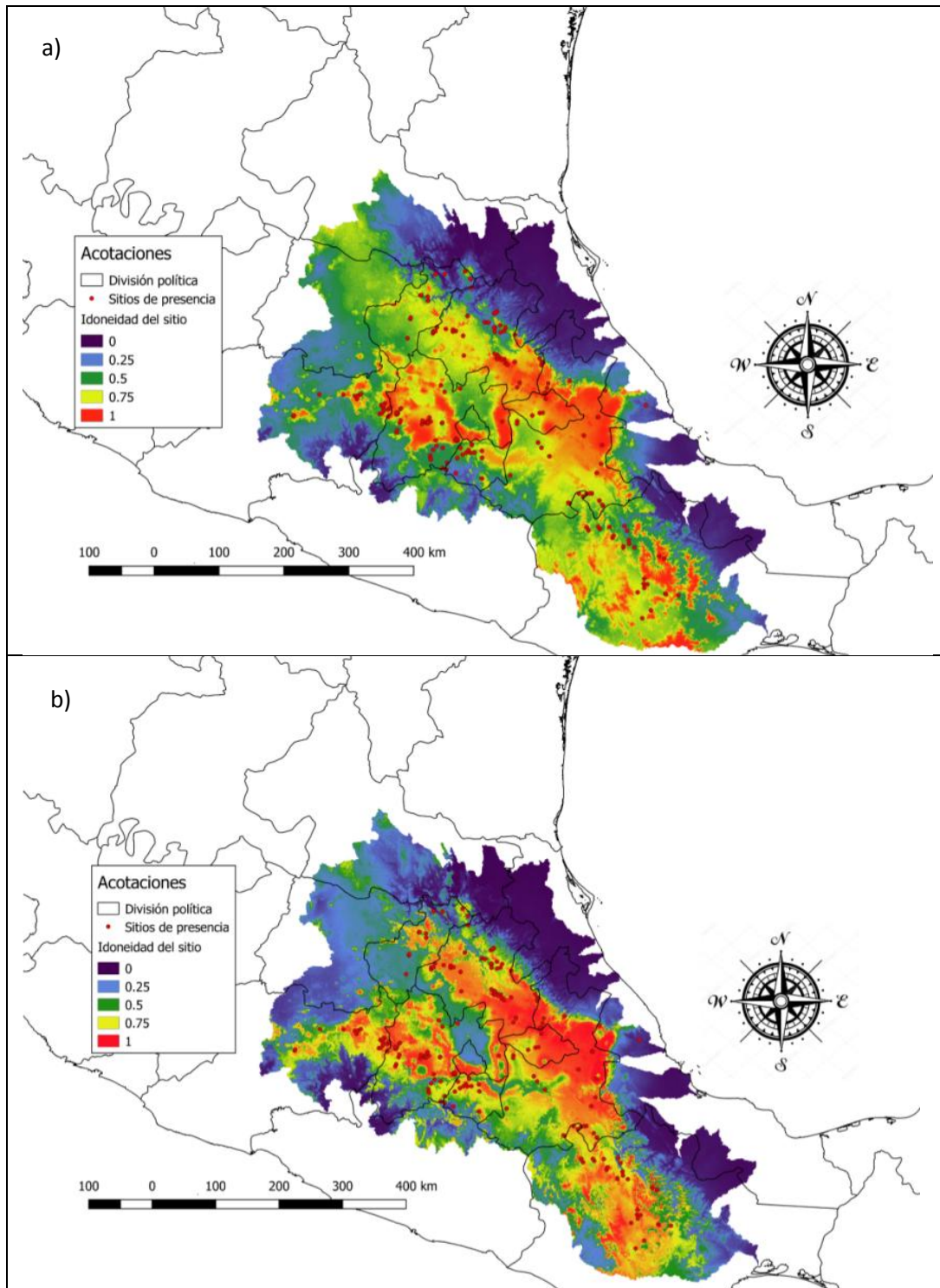
Anexo 1. Modelos de nicho ecológico para el periodo actual; a) Modelo GLM y b) Modelo Mixto.



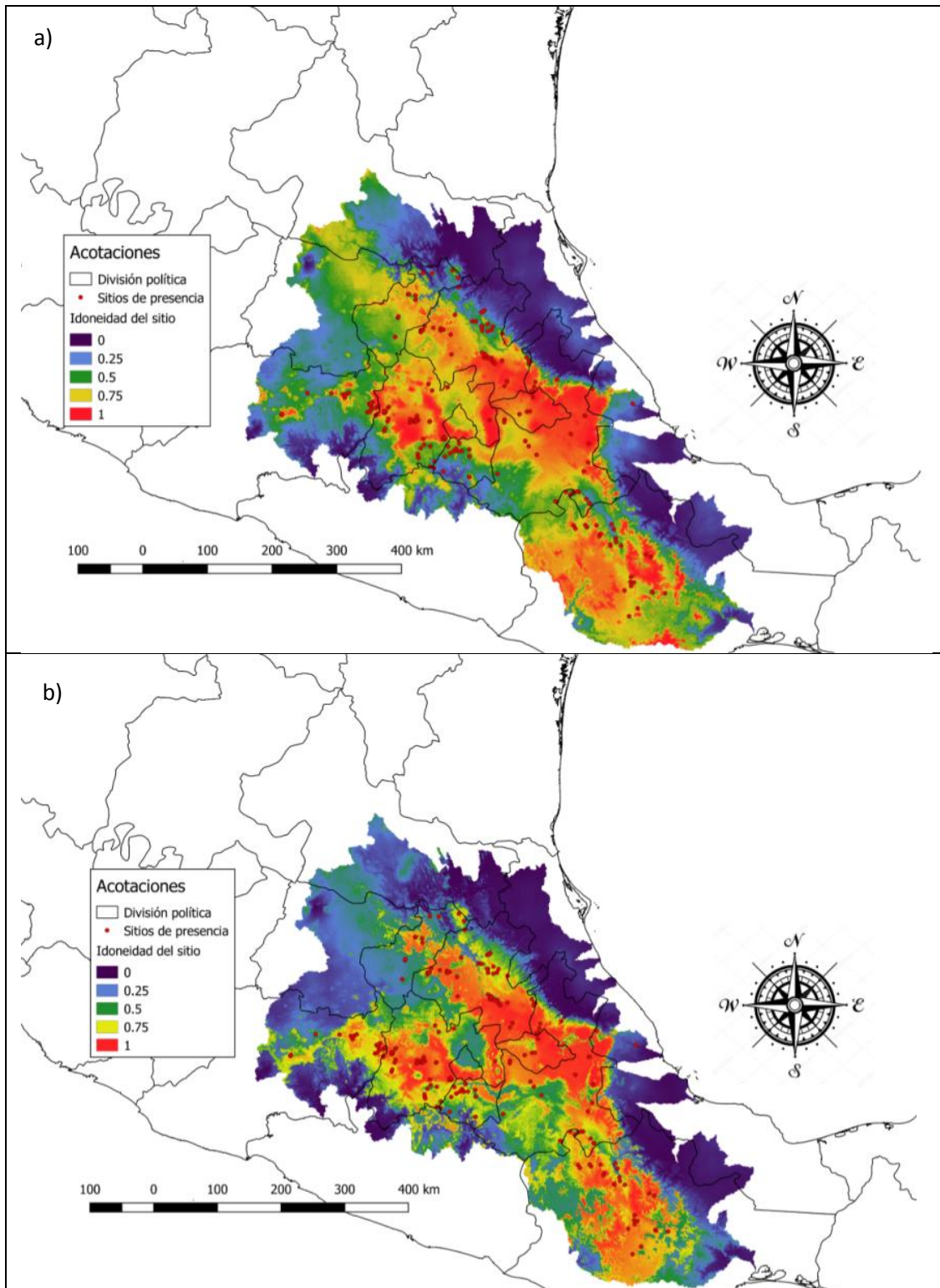
Anexo 2. Modelos de nicho ecológico ACCES01 para el periodo 2050, rcp 4.5; a) Modelo GLM y b) Modelo Mixto.



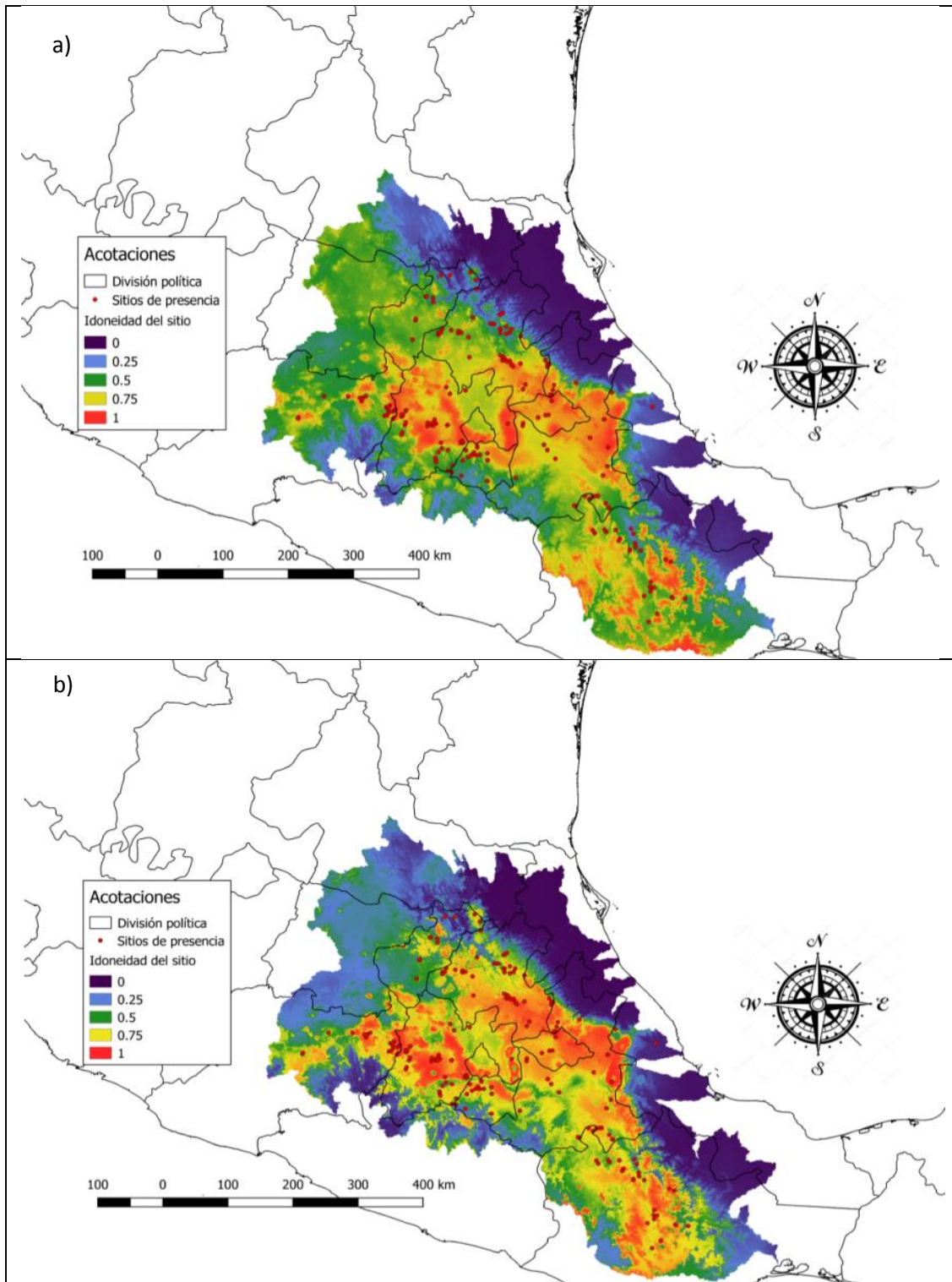
Anexo 3. Modelos de nicho ecológico ACCES01 para el periodo 2070 rcp 4.5; a) Modelo GLM y b) Modelo Mixto.



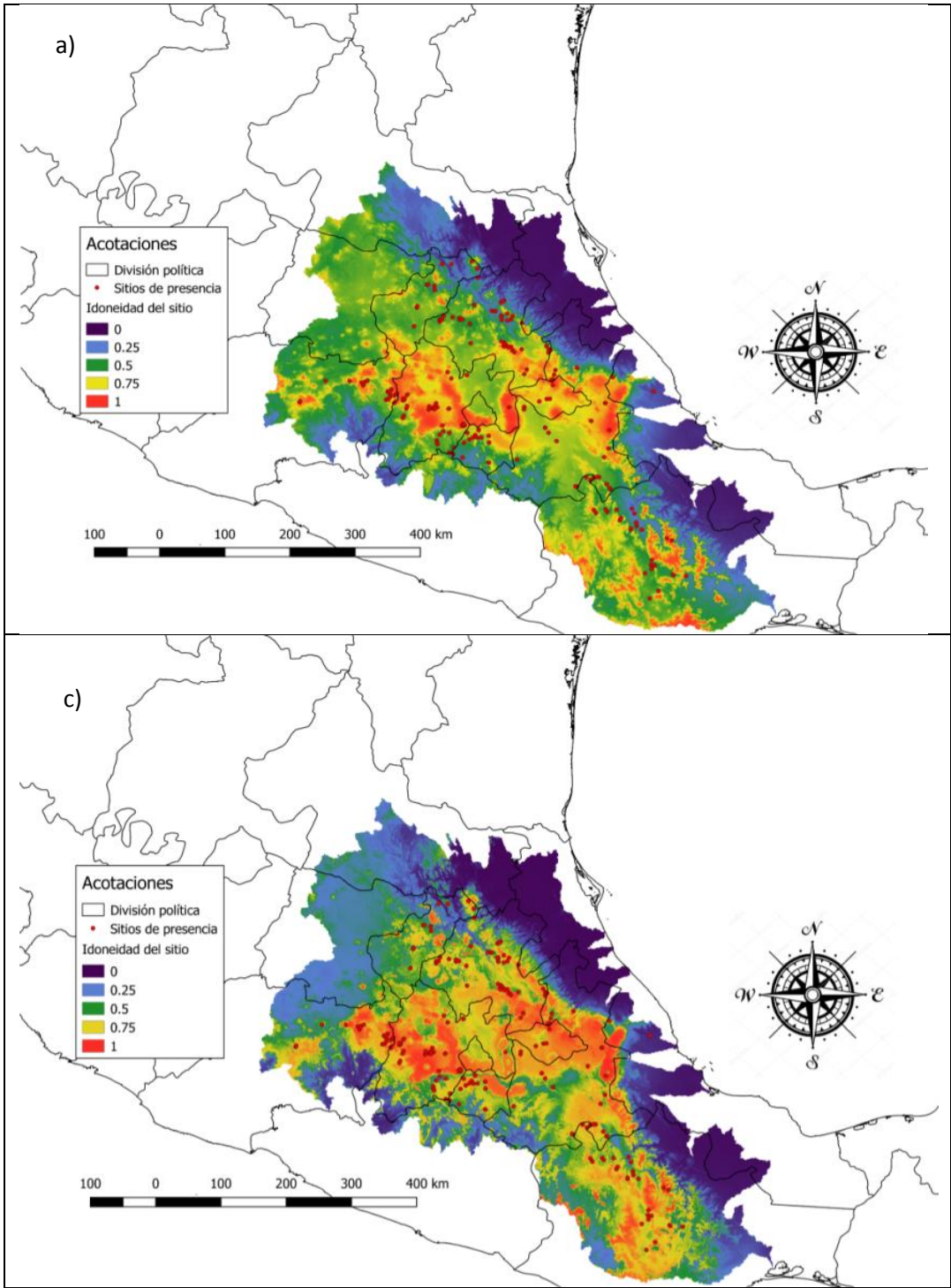
Anexo 4. Modelos de nicho ecológico ACCES01 para el periodo 2050 rcp 8.5; a) Modelo GLM y b) Modelo Mixto.



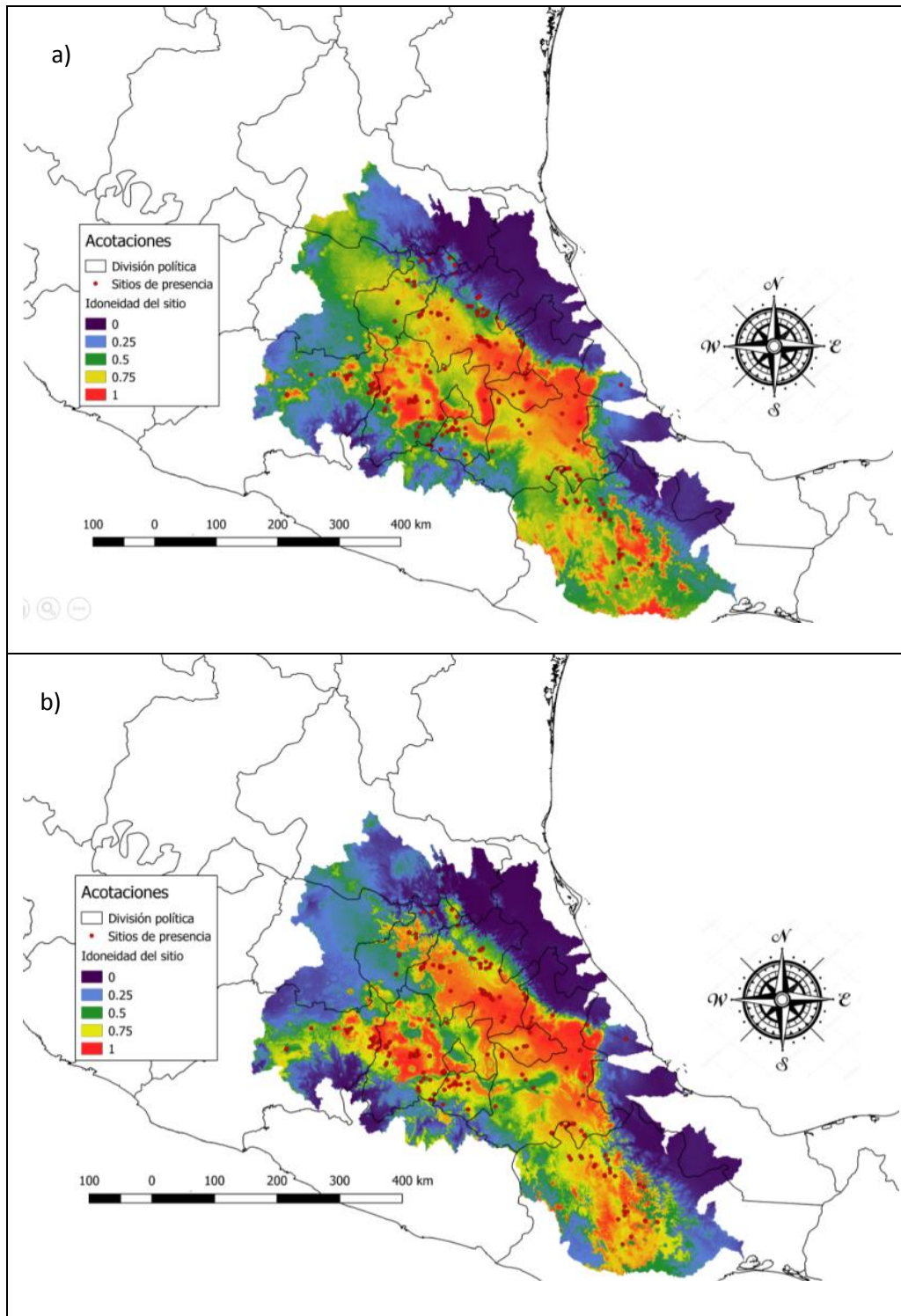
Anexo 5. Modelos de nicho ecológico escenario ACCES01 para el periodo 2070 rcp 8.5; a) Modelo GLM y b) Modelo Mixto.



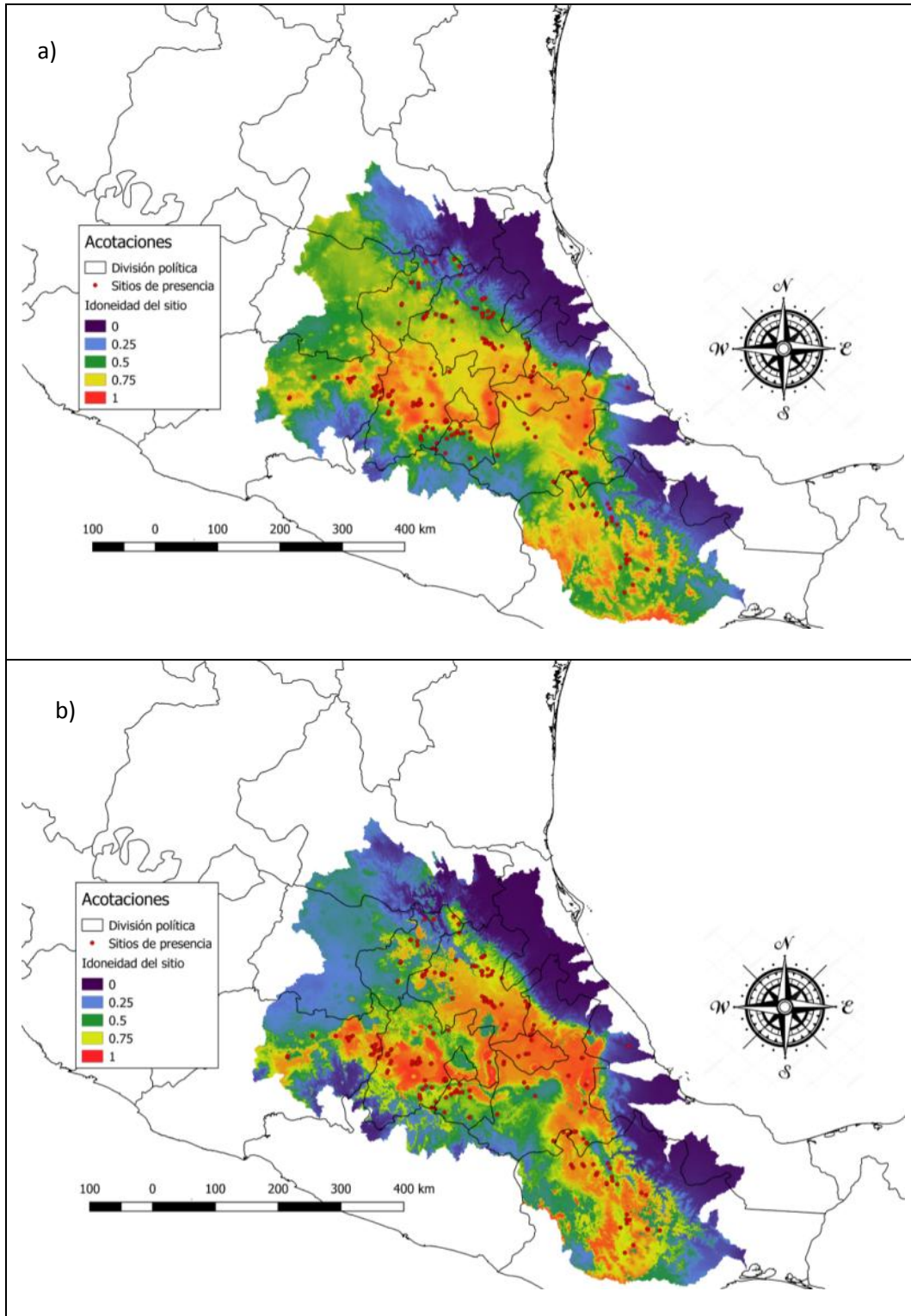
Anexo 6. Modelos de nicho ecológico escenario MIRCO5 para el periodo 2050 rcp 4.5; a) Modelo GLM y b) Modelo Mixto.



Anexo 7. Modelos de nicho ecológico escenario MIROC5 para el periodo 2070 rcp 4.5; a) Modelo GLM y b) Modelo Mixto.



Anexo 8. Modelos de nicho ecológico MIROC5 para el periodo 2050 rcp 8.5; a) Modelo GLM y b) Modelo Mixto.



Anexo 9. Modelos de nicho ecológico MIROC5 para el periodo 2070 rcp 8.5; a) Modelo GLM y b) Modelo Mixto.

Anexo 10. Tabla con los valores de los estadísticos de evaluación para los modelos GLM y consenso en el escenario a futuro ACCESS 0-1.

Modelo	Escenario	Año	ROC	KAPPA	TSS	AIC	ROC-parcial	R ²
GLM	ACCESS 0-1	2050, rcp 4.5.	0.8257	0.225	0.495	1633.194	1.317	0.866
Consenso	ACCESS 0-1	2050, rcp 4.5.	0.961	0.544	0.809	N.A.	1.504	0.866
GLM	ACCESS 0-1	2070, rcp 4.5.	0.8257	0.225	0.495	1511.85	1.316	0.763
Consenso	ACCESS 0-1	2070, rcp 4.5.	0.961	0.544	0.809	N.A.	1.5101	0.763
GLM	ACCESS 0-1	2050, rcp 8.5.	0.845	0.245	0.524	1458.848	1.3380	0.805
Consenso	ACCESS 0-1	2050, rcp 8.5.	0.97	0.601	0.858	N.A.	1.5779	0.805
GLM	ACCESS 0-1	2070, rcp 8.5.	0.8437	0.2277	0.5317	1.543.084	1.3380	0.844
Consenso	ACCESS 0-1	2070, rcp 8.5.	0.9775	0.6157	0.977	N.A.	1.5779	0.844

Anexo 11. Tabla con los valores de los estadísticos de evaluación para los modelos GLM y consenso en el escenario a futuro MIROC5.

Modelo	Escenario	Periodo	ROC	KAPPA	TSS	AIC	ROC-parcial	R ²
GLM	MIROC5	2050, rcp 4.5	0.819	0.207	0.467	1551.942	1.3117	0.806
Consenso	MIROC5	2050, rcp 4.5	0.961	0.466	0.840	N.A.	1.4860	0.806
GLM	MIROC5	2050, rcp 8.5	0.7967	0.172	0.4295	1643.505	1.3105	0.859
Consenso	MIROC5	2070, rcp 8.5	0.9625	0.497	0.8322	N.A.	1.5486	0.859
GLM	MIROC5	2050, rcp 8.5	0.843	0.26	0.524	1622.715	1.3311	0.808
Consenso	MIROC5	2050, rcp 8.5	0.972	0.613	0.866	N.A.	1.513317	0.808
GLM	MIROC5	2070, rcp 8.5	0.8017	0.1737	0.45775	1.736.863	1.2858	0.78
Consenso	MIROC5	2070, rcp 8.5	0.9712	0.5672	0.86	N.A.	1.5402	0.78

13 Bibliografía

- Adams D., C., y J., O., Church. 2007. Amphibians do not follow Bergmann's rule. *Society for study of the Evolution*, 62: 413-420.
- Addo-Bediako, A., S.L. Chown, y J. K. Gaston. 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proc.R.Soc.Lond*, 267: 739–745.
- Aguirre, G., J., Carvalheiro, G., L., Polce, C., van Loon, E., E., Raes, N., Reemer, M., Biesmeijer, C., J., 2013. Fit-for-Purpose: Species Distribution Model Performance Depends on Evaluation Criteria – Dutch Hoverflies as a Case Study. *PloS One*, 8: 11 pt.
- Alho J., S., Herczeg, G., Laugen A., T., Räsänen K., Laurila A., y Merilä J., 2011. Allen's rule revisited: quantitative genetics of extremity length in the common frog along a latitudinal gradient. *Journal of evolutionary biology*, 24: 59-70
- Allegra, M., y J. B. Philip. 2016. Thermal and moisture habitat preferences do not maximize jump performance in frogs. *Funct Ecol*: 733-742.
- Allen, R. G. y W. O. Pruitt, 1986. Rational use of the FAO Blaney-Criddle Formula, *J. Irrig. Drain. E. ASCE* 112: 139–155.
- Allen, A. P., J. H. Brown, and J. F. Gillooly. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science* 297:1545–1548.
- Alley, R.B., P. A. Mayewski, T. Sowers, M. Stuiver, K. C. Taylor y P. U. Clark. 1997. Holocene climatic instability: a prominent, widespread event 8200 yr ago. *Geology*, 25: 483–486.

- Angilletta M. J. 2006. Estimating and comparing thermal performance curves. *Journal of Thermal Biology*, 31: 541–545.
- Angilletta, M.J., P. H. Niewiarowski, C. A. Navas. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J. Therm. Biol.* 27: 249–268.
- Ashton, K.G. and Feldman, Ch.R., Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution*, 57: 1151–1163.
- Bael, S. M., M. S. Lattanzio, B. D. Miles. 2014. Differences in the thermal physiology of adult Yarrow's spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*) in relation of sex and body size. *Ecology y evolution*, 4: 4220-4229.
- Bar-Matthews, M., A. Ayalon, M. Gilmour, A. Matthews y C. J. Hawkesworth, 2003. Sea-land oxygen isotopic relationships from planktonic foraminifera and speleothems in the Eastern Mediterranean region and their implication for paleorainfall during interglacial intervals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 67: 181-3199.
- Barnett, T. P., D. W. Pierce, S. Reiner. 2001. Detection of Anthropogenic Climate Change in the World's Oceans. *Science*, 292: 270-274.
- Bauwens, D., T. Garland, A. M. Castilla, y R. Van Damme, 1995. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological and behavioural covariation. *Evolution* 49: 848–863
- Becker, R., A., Wilks, A., R., R version by Ray Brownrigg. 2016. mapdata: Extra Map Databases. R package version 2.2-6. <https://CRAN.R-project.org/package=mapdata>.

- Becker, R., A., Wilks, A., R., R version by Ray Brownrigg. Enhancements by Minka T., P., Deckmyn, A., 2016. maps: Draw Geographical Maps. R package version 3.1.1. <https://CRAN.R-project.org/package=maps>.
- Beebee, T. J. C. 1995. Amphibian breeding and climate. *Nature* 374: 219–220.
- Beer, J., W. Mendez, yR. Stellmacher. 2000. The role of the sun in climate forcing. *Quaternary Science Reviews* 19: 403 – 415.
- Ben Bolker and R Development Core Team. 2017. bbmle: Tools for General Maximum Likelihood Estimation. R package version 1.0.20. <https://CRAN.R-project.org/package=bbmle>
- Besenmatter, W. P. Kast, D. Hilvert. 2007. Relative tolerance of mesostable and thermostable protein homologs to extensive mutation. *Proteins Structure Funct. Bioinform.* 66: 500–506.
- Bi, D., Dix, M., Maesland, S., O’Farrel, S., Rashid, H., Uotila, P., Kowalczyk, Golebiewski, M., E., Sullivan, A., Yan, Hannah, Franklin, C ., Zhou, Kefa., Fiedler, R., Collier, Yimin, Ma., Noonan, J., Hill R., Harris, C., Puri, K., 2012. The ACCESS Coupled Model: Description, Control Climate And Evaluation. *Australian Meteorological and Oceanographic Journal*, 63: 41-63.
- Bickford, D., D. S. Howard, J. D. J. Ng yA. J. Sheridan. 2010. Impacts of climate change on the amphibians and reptiles of southeast Asia. *Biodivers Conserv.* 19: 1043-1062.
- Bivand, R. S., E. Pebesma y R. V. Gómez. 2013. Applied spatial data analysis with R, Second edition. Springer, NY. <http://www.asdar-book.org/>

- Bivand, R., N. Lewin-Koh. 2017. maptools: Tools for Reading and Handling Spatial Objects. R package version 0.8-41. <https://CRAN.R-project.org/package=maptools>
- Bivand, R., T. Keitt y B. Rowlingson. 2016. rgdal: Bindings for the Geospatial Data Abstraction Library. R package version 1.2-5. <https://CRAN.R-project.org/package=rgdal>.
- Blaustein A., R., S. C. Walls, B. A. Bancroft, J. J. Lawler, C. L. Searle y S. S. Gervasi. (2010) Direct and Indirect Effects of Climate Change on Amphibian Populations, *Diversity* 2: 281-313
- Bogert, C.M. (1949) Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution*, 3: 195–211.
- Bosch J., I. Martínez-Solano y M. García-Paris. 2001. Evidence of a chytrid fungus infection involved in the decline of the common Widwife Toad (*Alytes obstetricans*) in protected areas of central Spain. *Biol Conserv* 97: 331-337.
- Boulangeat, I., D. Gravel y W. Thuiller. 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle Bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Copeia*, 6: 158-168.
- Brattstrom B. H. 1979. Amphibian Temperature Regulation Studies in the Field and Laboratory. *Amer. Zool.* 19: 345-356.
- Brattstrom B., H., (1963). Preliminary Revision of the Thermal Requirements of the Amphibians. *Ecology*, 44: 238-255.
- Brattstrom, B. 1968. Thermal acclimation in anuran amphibians as a function of latitude and altitude. *Comp. Biochem. Physiol.*, 24: 93–111.

- Brook, B. W., N. S. Sodhi y C. J. A. Bradshaw 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol. Evol.*, 23: 453 – 460.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage y G. B. West. 2004. Towards a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771–1789.
- Brusca, R. C., J. F. Wiens, W. M. Meyer, J. Eble, K. Franklin, J. T. Overpeck, y W. Moore. 2013. Dramatic response to climate change in the Southwest: Robert Whittaker's 1963 Arizona Mountain plant transect revisited. *Ecology and evolution*, 3: 3307-3319.
- Buckley, L., B., J. C. Ehrenberger, M. J. Angilletta. 2015. Thermoregulatory behaviour limits local adaptation of thermal niches and confers sensitivity to climate change. *Functional Ecology* 29: 1038–1047
- Cardoso, P., T. L. Erwin, P. A. V. Borges, T. R. New. 2011. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biol. Conserv.*, 144: 2647–2655.
- Careau, V., P. A. Biro, C. Bonneaud, E. B. Fokam, A. Herrel. 2014. Individual variation in thermal performance curves: swimmingburst speed and jumping endurance in wild-caught tropical clawed frogs. *Oecologia*, 175: 471–480
- Carey, C. 1978. Factors affecting body temperatures of toads. *Oecologia*, 35: 197-219.
- Carey, C., P. S. Corn, M. S. Jones, L. J. Livo, E. Muths, y C. W. Loeffler. 2003) Environmental and life history factors that limit recovery. In: Southern Rocky Mountain populations of boreal toads (*Bufo boreas*). Status and

conservation of North American amphibians (ed. by M. Lanoo), University of California Press, Berkeley, CA, in press. 00–00.

- Casas, A., G., Aguilar, X., Cruz, R., (2001). La introducción y el cultivo de la Rana Toro (*Rana catesbeiana*). Un atentado contra la biodiversidad de Mexico?. *Ciencia ergo sum* 8: 62–6
- Casterlin, E., M., Reynolds, W., W., (1978), Behavioural thermoregulation in *Rana pipiens* tadpoles. *Journal of thermal biology*, 3, 143-145.
- change, *Nature*, 416: 389-95.
- Chapman A.D. 2005. Principles and Methods of Data Cleaning Primary Species and Species-Occurrence Data, version 1.0. Report for the Global Biodiversity Information Facility, Copenhagen. Disponible en: http://www.gbif.org/orc/?doc_id=1262 (consultado en mayo de 2014).
- Clavel, J., R. Julliard, and V. Devictor. 2011. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization?, *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 222–228.
- Clusellas, T., S., Blackburn, M., T., Chown, L., S., 2011. Climatic Predictors of Temperature Performance Curve Parameters in Ectotherms Imply Complex Responses to Climate Change. *The American naturalist*, 177: 738-751.
- Collins, J., y Storfer, A., 2003. Global amphibian declines: sorting the hypotheses. *Diversity and Distributions* 9: 89-98.
- CONANP, 2018, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, consulta 14 de Abril del 2018, www.conanp.gob.mx.

- Costanzo, J., P., Lee, R., E., Lortz P., 1993. H., Glucose concentration regulates freeze tolerance in the Wood frog *Rana sylvatica*. *J. Exp Biol*, 181: 245-255
- Crowley, T. J., 2000. Causes of climate change over the past 1000 years. *Science*, 289: 277-279.
- Cruz, F.,B., Fitzgerald, L., A., Espinoza, R., E., Schulte, J., A., 2005. The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of Evolutionary Biology*. 18: 1559-1574.
- Daszak, P., Cunningham A., y Hyatt, A. D., 2003. Infectious disease and amphibian population declines. *Diversity and Distributions* 9: 141-150.
- Destuch C. A., Tewksbury J. J., Huey, R. B., Sheldon K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., Martin P. R., 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105: 6668-6672.
- Duarte, H., Tejedo, M., Katzenberger, M., Marangoni, F., Baldo, D. Beltrán J., F., Martí D., A., Richter , A., González, A.. 2012. Can amphibians take the heat? Vulnerability to climate warming in subtropical and temperate larval amphibian communities. *Global Change Biology*, 18: 412–421.
- Elith J., Phillips S.J, Hastie T., Dudík M., Chee Y.E. y Yates C.J., 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologist. *Diversity and Distributions* 17: 43-57.

- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129–151.
- Elith, J., y Leathwick, J., 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40: 677-697.
- Espinoza, R. E., y Tracy C. R., 1997. Thermal biology, metabolism, and hibernation. In: L. J. Ackerman (ed). *The Biology, Husbandry and Health Care of Reptiles. Biology of Reptiles*, 1: 149-184.
- Farrell, B.D., Mitter, C. y Futuyma, D.J. 1992. Diversification at the insect-plant interface. *BioScience*, 42: 34–42.
- Franco, A. M. A., Hill, J. K., Kitschke, C., Collingham, Y. C., Roy, D. B., Fox, R., Huntley, B., y Thomas, C. D., 2006. Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. *Global Change Biology*, 12: 1545-1553.
- Franklin, J., 2009. *Mapping Species Distributions. Spatial Inference and Prediction*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Franks, F., 1985. *Biophysics and Biochemistry at Low Temperatures*. Cambridge University Press.
- Freidengburg, L., K., Skelly, D., K., 2004. Microgeographical variation in thermal preference by an amphibian. *Ecology letters*, 7: 369 - 373.

- Frost, D. R., 2013. Amphibian species of the World: an online reference. Version 5.6, Recuperado el 9 de enero 2013. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/> .
- Fuka, D., R., Walter, M., T., Archibald J., A., Steenhuis, T., S. y Easton Z., M., 2014. EcoHydRology: A community modeling foundation for Eco-Hydrology. R package version 0.4.12. <https://CRAN.R-project.org/package=EcoHydRology>
- Geiler-Samerotte, K., A., 2011. Misfolded proteins impose a dosage-dependent fitness cost and trigger a cytosolic unfoldedprotein response in yeast. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 108: 680–685.
- Gerick, A., Munshaw, R.G., Palen W. J., O’Regan, M. S., y Combes, S. A., 2014, Thermal physiology and species distribution models reveal climate vulnerability of temperate amphibians, *Journal of biogeography*, 41: 713-723..
- Ghalambor, C., K., Huey, R., B., Martin, P., R., Tewksbury, J., J., Wang, G., 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integr. Comp. Biol.* 46: 5–17.
- Gian, R., W., Post, E., Convey P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T., J., C., Fromentin J., M., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 28: 389-395.
- Gilchrist W., G., 1995. Specialists and Generalists in changing environments. 1 Fitness landscapes of thermal sensitivity. *The American naturalist*, 142: 752- 759.

- Gillman, L., N., Wright, S. D., 2014. Species richness and evolutionary speed, the influence of the temperature, water and area. *Journal of biogeography*, 41: 39 - 51.
- Giovanelli, G., R., Haddad, F., B., 2017. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil, *Biol invasions*, 6pt
- Govindarajulu, P., Price, W. S., and Anholt, B. R. 2006. Introduced Bullfrogs (*Rana catesbeiana*) in Western Canada: Has Their Ecology Diverged?. *Journal of Herpetology*, 40: 249 - 260.
- Grabherr, G., Gottfried, M., and Pauli, H., 2001. Long-term monitoring of mountain peaks in the Alps. *Ecological Studies*, 13: 153 – 177.
- Grigg, J., W., Buckley, L., B., 2013. Conservatism of lizard thermal tolerances and body temperatures across evolutionary history and geography. *Biol. Lett.* 9, 4pt.
- Gross, J., Ligges, U., 2015. nortest: Tests for Normality. R package version 1.0-4. <https://CRAN.R-project.org/package=nortest>
- Guisan, A., Edwards, T., C., Hastie, T., 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, 157: 89– 100
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*, 8, 993-1009.

- Hadley, Wickham, y Winston, Chang, 2017. devtools: Tools to Make Developing R Packages Easier. R package version 1.13.4. <https://CRAN.R-project.org/package=devtools>
- Hastie, T.J., Tibshirani, R.J., 1990. Generalized Additive Models. Chapman y Hall.
- Hernández, V., S., González, S., R., A., Porras, F., Parra, T., S., Valdez, O., A., Pacheco, O., A., López, E., R., G., 2015. Plasticidad fenotípica de poblaciones de Chile Silvestre (*Capsicum annum* var. *glabriusculum*) en respuesta a la disponibilidad de luz. *Botanical Sciences* 93; 231-240.
- Herrel, A., y Bonneaud, C., 2012. Temperature dependence of locomotor performance in the tropical clawed frog. *Xenopus tropicalis*. *The Journal of Experimental Biology*, 215: 2465-2470.
- Hijmans R.J., Guarino L. y Mathur P., 2012. DIVA-GIS. Ver. 7.5. A geographic information system for the analysis of species distribution data.
- Hijmans, R., J., 2016. raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.5-8. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>.
- Hijmans, R., J., Phillips, S., Leathwick, J., Elith, J., 2017. dismo: Species Distribution Modeling. R package version 1.1-4. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>.
- Hillebrand, H., 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *Am. Nat.*, 163: 192 – 211.
- Hillis, D. M., y J. S. Frost. (1985). Three new species of leopard frogs (*Rana pipiens* complex) from the Mexican Plateau. Occasional Papers of the

Museum of Natural History, the University of Kansas Lawrence, Kansas.
117:11-14.

- Hillis, D., M., Wilcox, T., P., 2005. Phylogeny of the new world true frogs (*Rana*) Molecular Phylogenetics and Evolution 34: 299–314.
 - Huey, R., B., 1979. Integrating Thermal Physiology and Ecology of Ectotherms: A Discussion of Approaches. *Amer. Zool.* 19, 357–366.
 - Huey, R., B., Kingsolver, J., 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends Ecol. Evol.* 4: 131–135.
 - Huey, R., B., y Slatkin, M., 1976. Cost and benefits of lizards thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, 51: 363-384.
 - Huey, R., B., Deutsch, C., A., Tewksbury, J., J., Vitt, L., J., Hertz, P., E., Pérez, H., J., Á, Garland, T., 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proc. R. Soc.* 276: 1939–1948.
 - Huey, R., Slatkin, M. 1976. Costs and benefits of lizard thermoregulation. *Quart. Rev. Biol.* 51: 363-384.
 - Huey, R.B., Kingsolver, J.G., 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends Ecol. Evol.*, 4: 131–135.
 - Huey, R., B., Hertz, P., E., y Sinervo, B., 2003. Behavioral drive versus Behavioral inertia in evolution: a null model approach. *American Naturalist*, 161: 357–366.
 - Huey, R.B., Stevenson, R.D., 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: discussion of approaches. *Am. Zool.* 19, 357–366.
- in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686–687.

- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 1995. Climate Change 1995: Synthesis Report. Geneva: IPCC.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2001. Climate Change 2001: Synthesis Report. Geneva: IPCC.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2002. Climate Change 2002: Synthesis Report. Geneva: IPCC.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Geneva: IPCC.
- Iturra, C., Ortiz, J. M., Vidal, M., Labra, A., 2014. Winter thermal ecology of *Pleuroderma thaul* (Amphibia: Leptodactylidae). *Gayana*, 78: 25-30.
- Izem, R., Kingsolver J., 2005. Variation in continuous reaction norms: quantifying directions of biological interest. *Am. Nat.* 166: 277–289.
- Jean-François, D., Handa, T., Tanya, I., 2010. The ecology of saprophagous macroarthropods (millipedes, woodlice) in the context of global change. *Biological Reviews. Cambridge*: 854-881.
- John-Alder, H., B., Morin, P., J., y Lawler, S., 1988. Thermal physiology, phenology and distribution of tree frogs. *Am. Nat.* 132, 506–520.
- Johnson, T.C., Gregory, J.M., Ingram, W.J. Lowe, J., A., Mitchell, J., F., B., Roberts, D., L., Sexton, D., M., H., Stevenson, D., S., Tett, S., F., B., Woodage, M., J., 2003. Anthropogenic climate change for 1860 to 2100 simulated with the HadCM3 model under updated emissions scenarios. *Climatic Change* 20: 583.

- Jones, P.D., Osborn, T.J. y Briffa, K.R. 2001. The evolution of climate over the last millenium. *Science* 292: 662–666.
- JUDD, C., M., McCLELLAND, G., H., 1989. Data Analysis. A Model-Comparison Approach (San Diego, Harcourt Brace Jovanovich).
- Kats LB, Ferrer RP 2003. Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Divers Distrib*, 9: 99–110.
- Kearney, M. R., Shine, R., y Porter, W., P., 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proc. Natl Acad. Sci.*, 106: 3835–3840.
- Kearney, M. R., 2012. Metabolic theory, life history and the distribution of a terrestrial ectotherm. *Functional Ecology*, 26: 167-179.
- Kearney, M. R., Porter, W. P., Williams, C. K., Ritchie, S. A. y Hoffmann, A. A., 2009. Integrating biophysical models and evolutionary theory to predict climatic impacts on species’ ranges: the dengue mosquito *Aedes aegypti* in Australia. *Functional Ecology*, 23: 528-538.
- Kearney, M. R., Shine, R. y Porter, W. P., 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer ‘cold-blooded’ animals against climate warming. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 106: 3835-3840.
- Kearney, M. R., Shine, R. y Porter, W. P., 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer ‘cold-blooded’ animals against climate warming. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 106: 3835-3840.

- Kearney, R. M., Wintle, A. B., Porter, P. W., 2010. Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. *Conservation Letters*, 3: 203 – 213.
- Kellermann, V., Overgaard, J., Hoffmann, A.A., Fløjgaard, C., Svenning, J.-C., Loeschcke, V., 2002. Upper thermal limits of *Drosophila* are linked to species distributions and strongly constrained phylogenetically. *Proc. Natl. Am. Sci.* 109: 16228–16233.
- Köhler, J., Vieites, D.R., Bonett, R.M., Garcia, F.H., Glaw, F., Steinke, D. and Vences, M., 2005. New Amphibians and Global Conservation: A Boost in Species Discoveries in a Highly Endangered Vertebrate Group. *BioScience*, 55: 693-696
- Konvicka, M., Maradová, M., Beneš, J., Fric, Z., y Kepka, P., 2003. Uphill shifts in distribution of butterflies in the Czech Republic: effects of changing climate detected on a regional scale. *Global Ecology Biogeography*, 12: 403-410.
- Köhler, A., Sadowska, J., Olszewska, J., Trzeciack, P., Berger-Tal, O., y Tracy, R., 2011. Staying warm or moist? Operative temperature and thermal preferences of common frogs (*Rana temporaria*), and effects on locomotion. *Herpetological journal*, 21: 17- 26.
- Lambrinos, J.G. y Kleier, C.C. 2003. Thermoregulation of juvenile Andean toads (*Bufo spinulosus*) at 4300 m. *Journal of Thermal Biology* 28: 15-19.
- Lamigueiro, O., P., y Hijmans, R., 2016, meteoForecast. R package version 0.41.

- Laugen A., T., Laurila, A., K., I., Jönsson. 2005. Do common frogs (*Rana temporaria*) follow Bergmanns rule?. *Evolutionary ecology research*, 7: 717-731.
- Laurance, W and Useche, D. C. 2008. Environmental Synergisms and Extinctions of Tropical Species. *Conservation Biology* 23: 1427-1437.
- Lillywhite, H., B., 1970. Behavioral Temperature Regulation in the Behavioral Bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Copeia*:158-168
- Lillywhite, H., B., 1974. How frogs regulate their body temperature. *Env. Southwest* 465: 3-6.
- Lips, K. R., Diffendorfer, J., Mendelson III, J. R., Sears, M. W., 2008. Riding the wave: reconciling the roles of disease and climate change in amphibian declines. *PloS Biology*, 6: 441-454.
- Lobo, J. M., Jiménez, V. A., Real, R., 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 145–151.
- Luja, V., H., Rodriguez R., E., 2010. The invasive bullfrog *Lithobates catesbeianus* in oases of Baja California Sur, Mexico: potential effects in a fragile ecosystem, *biol invasions*: 2979-2983
- Martínez-Meyer, E., 2005. Climate change and biodiversity: Some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions. *Biodiversity Informatics*, 2: 42-55.

- Maumouridis, V., 2011. Additive Mixed Models applied to the study of red shrimp landings: comparison between frequentist and Bayesian perspectives. Tesis de maestría, Universidad de Coruña 90p.
- McDiarmid, R.,W., Altig, R., 1999. Tadpoles, the biology of anuran larvae. *University of Chicago Press,Chicago*.
- Moore, D. S., Notz, W. I, y Flinger, M. A. (2013). The basic practice of statistics (6th ed.). New York, NY: W. H. Freeman and Company. Page (138).
- NASA , National Aeronautics and space administration, 2015. 10 warmest years: Not exactly forever ago. Ultima revision el 3 de Mayo de 2018. <https://www.nasa.gov>
- Navas, C., A.,1996. Metabolic physiology, locomotor performance and thermal niche breadth in neotropical anurans. *Physiol. Zool.* 69: 1481–1501.
- Nie, M. J., D. Crim, y G. R. Ultsch. 1999. Dissolved oxygen, temperature, and habitat selection by bullfrog (*Rana catesbeiana*) tadpoles. *Copeia* :153–162.
- NOAA, National Centers for Environmental Information. 2017. State of the Climate: Global Climate Report for Annual 2016, 2017. Ultima revision el 3 de Mayo del 2018 <https://www.ncdc.noaa.gov/sotc/global/201613> .
- Oksanen, J., Blanchet, F., G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, R., McGlinn, D., Minchin, P., R., O'Hara, R., B., Simpson, G., L., Solymos, P., Stevens, M., H., Szoecs, E., Wagner, H., 2017. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., Kassem, K. R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience* 51: 933-938.
- Ooms, J., 2014. The jsonlite Package: A Practical and Consistent Mapping Between JSON Data and R Objects. arXiv:1403.2805 <https://arxiv.org/abs/1403.2805>.
- Ortega, A., M., Prieto, T., D., Gómez, L., I., y Lizcano, D., 2015. Distribution of the mountain Tapir (*Tapir pinchaque*) in Ecuador: Importance of protected areas in future scenarios of global warming. *PloS One*, 10: 1-20.
- Parmesan, C., y Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37-41.
- Pearson, O., P., y D., F., Bradford. (1976) Thermoregulation of lizards and toads at high altitudes in Peru. *Copeia*: 155-170.
- Pebesma, E.J., R.S. Bivand, 2005. Classes and methods for spatial data in R. R News 5 (2), <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/>.
- Peters, R., L., Lovejoy, T., E., 1992. *Global Warming and Biological Diversity*; Yale University Press: New Haven, CT, USA.
- Peterson, T., Soberón, J., 2012. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: *Getting the Concepts Right*. *Natureza y Conservação*, 10:102-107.

- Phillips S.J. y Dudik M. 2008. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31,161-175.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Schapire, R. E., 2006. Maximum entropy, modelling geographic distribution of species. *Ecological Modelling*, 190, 231-
- Phillips, S.J., Dudík, M., Schapire, R.E., 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning, ACM Press, New York, pp. 655–662.
- Pincheira D., D., Tregenza, T., Hodgson, D., J., 2007. Body size evolution in South American *Liolaemus* lizards of the *boulengeri* clade: a contrasting reassessment. *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 2067-2071.
- Pincheira, D., D., Hodgson, D., J., Tregenza, T., 2008. The evolution of body size under environmental gradients in ectotherms: why should Bergmann's rule *Journal of Evolutionary Biology*, 68: 2067- 2071.
- Pino, J., Vila, M., Álvarez, N., Seguí, J. M., y Guerrero, C., 2008. "Niche breadth rather than reproductive traits explains the response of wetland monocotyledons to land-cover change. *Applied vegetation science*, 12: 119-130.
- Platt, S., A., y Sanislow., C., A. 1988. Norm-of-Reaction: Definition and Misinterpretation of animal research. *Journal of comparative psychology* 3102: 254-261.
- Pohlert T (2014). The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR). R package, <https://CRAN.R-project.org/package=PMCMR>.

- Pörtner, H., O., Peck, L., Somero, G., 2007. Thermal limits and adaptation in marine antarctic ectotherms: an integrative view. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 362: 2233-2258.
- Pounds, J., A., Bustamante, M., R., Coloma, L., A., Consuegra, J., A., 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439: 161–167.
- Pounds, J., A., Crump, M., L., 1994. Amphibian declines and climate disturbance: the case of the golden toad and the harlequin frog. *Conservation Biology*, 8: 72–85.
- Puurtiner, M., Elo, M., Jalasvuori, M., Kahilainen, A., Ketola, T., Kotiaho, J., S., Mönkkönen, M., Pentikäinen, T., O., 2015. Temperature-dependent mutational robustness can explain faster molecular evolution as warm temperatures, affecting speciation rate and global patterns of species diversity. *Ecography*, 39: 1025 - 1033.
- Pyron, A., R., Wiens, J., J., 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61: 543–583.
- QGIS Development Team, 2018. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <https://qgis.org>.
- Qiao, H., Lin, C., Jiang, Z., Ji, L., 2015. Marble Algorithm: a solution to estimating ecological niches from presence-only records. *Scientific Reports*, 5. Online version.

- R Core Team 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- R Core Team 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramlov, H., 2000. Aspects of natural cold tolerance in ectothermic animals. *Human reproduction*, 15: 26-46.
- Riahi, K., Rao, S., Krey, V., Cho, C., Chirkov, V., Fischer, G., 2011. RCP 8.5—A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Climatic Change*, 109: 33–57.
- Ring, D., 2002. The sun's role climate variations. *Science*, 296, 663-668.
- Rödder, D., Kielgast, J., Lötters, S., 2010. Future potential distribution of the emerging amphibian chytrid fungus under anthropogenic climate change. *Dis Aquat Org*, 7pt.
- Rodríguez, R., O., López, Q., A., 2017. Development and Comparison of Species Distribution Models for Forest Inventories. *International Journal of Geo-Information*, 6: 14 pt.
- Rohde, K., 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search of the primary cause. *Oikos*, 65: 514 -527.
- Rome, L.C., Stevens, E.D. y John-Alder, H.B. 1992. The influence of temperature and thermal acclimation on physiological function. *Environmental physiology of the amphibian*, 183–205.

- Rosado, B., Figueredo, M. S. L., de Mattos E. A., Grelle, C., 2015. Eltonian shorthfall due to the Grinnellian view: functional ecology between the mismatch of niche concepts. *Ecography*, 39: 001-008.
- Ruiz A., M., González, M., A., Estay, S., A., Gaitan E., J., D., Barria O., I., Bartheld, J., L., Bacigalupe, L., D., 2014. Impact of global warming at the range margins: phenotypic plasticity and behavioral thermoregulation will buffer an endemic amphibian. *Ecology and evolution*, 4: 4467-4475.
- Sanuy, D., Oromi, N., Galofré, A., 2008. Effects of temperature on embryonic and larval development and growth in the natterjack toad (*Bufo calamita*) in a semi-arid zone. *Anim Biodiversity Conserv*, 31: 41–4.
- Sarkar, D., 2008. Lattice: Multivariate Data Visualization with R. Springer, New York. ISBN 978-0-387-75968-5.
- Scalercio, S., Bonacci, T., Mazzei, A., Pizzolotto, R., Brandmayr, P., 2014. Better up, worse down: bidirectional consequences of three decades of climate change on a relict population of *Erebia cassioides*, *Journal of Insect Conservation*, 18: 4 - 643.
- Scheldeman X. y van Zonneveld M. 2011. Manual de Capacitación en Análisis Espacial de Diversidad y Distribución de Plantas. Bioersity International, Roma.
- Schlichting C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 667-693.

- Schulte, M., P., Healy, M., T., Fangué, A., N., 2011. Thermal Performance curves, phenotypic plasticity, and the time scale of temperature exposure. *Integrative and comparative biology*, 51: 691- 702.
- Seppa, P., Laurila, A., 2000. Genetic structure of island populations of the anurans *Rana temporaria* and *Bufo bufo*, *Heredity*: 82, 309-317.
- Shoemaker, V.H., Hillyard, S.D., Jackson, D.C., McClanahan, L.L., Withers, P.C. y Wygoda, M., L., 1992. Exchange of water, ions, and respiratory gases in terrestrial amphibians. Environmental physiology of the amphibians (ed. by M.E. Feder and W.W. Burggren), pp. 125 –150. University of Chicago Press, Chicago.
- Sinervo, B. *et al.* 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328: 894 - 899.
- Sinervo, B., Miles D. B., Martínez-Méndez, N., Lara-Resendiz, R., y Méndez-De la Cruz, F. R., 2011. Response to Comment on “Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches”. *Science*: 332: 894-899.
- Sinsch, U., 1989. Behavioural thermoregulation of the Andean toad (*Bufo spinulosus*) at high altitudes. *Oecologia*, 80: 32-38.
- Skerratt, L. F., Berger, L, Speare, R., 2007. Spread of chytridiomycosis has caused the rapid global decline and extinction of frogs. *EcoHealth* 4:125–134
- Smits, A.W., 1984. Activity patterns and thermal biology of the toad (*Bufo boreas halophilus*). *Copeia* 1984, 689–696.

- Soberon, J., 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distribution of species. *Ecology letters*, 10, 1-9.
- Soberón, J., Peterson, A., T., 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10.
- Sokal, R., y Rohlf, F. J., 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in Biological Research. W. H. Freeman and Co, EUA, New York.
- Stich, S., 2003. Evaluation of ecosystem dynamics plants geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biol.*, 9: 161-185.
- Stocker, T., F., D. Qin, G.-K. Plattner, L.V. Alexander, S.K. Allen, N.L. Bindoff, F.-M. Bréon, J.A. Church, U. Cubasch, S. Emori, P. Forster, P. Friedlingstein, N. Gillett, J.M. Gregory, D.L. Hartmann, E. Jansen, B. Kirtman, R. Knutti, K. Krishna Kumar, P. Lemke, J. Marotzke, V. Masson-Delmotte, G.A. Meehl, I.I. Mokhov, S. Piao, V. Ramaswamy, D. Randall, M. Rhein, M. Rojas, C. Sabine, D. Shindell, L.D. Talley, 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* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

- Terblanche ,J., S., Klok, C., J., Krafur, E., S., Chown, S., L., 2006. Phenotypic plasticity and Geographic variation in thermal tolerance and water loss of the tsetse *Glossina pallidipes* (Diptera: Glossinidae): implications for distribution modelling. *Amer. J. Trop.Med.*, 74: 786–79.
- Timasheff, S.N. (1978) Thermodynamic examination of the self-association of brain tubulin to microtubules and other structures, In Catsimpoilas. Physical Aspects of Protein Interactions. *Elsevier*. 219-273.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R., E., 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, 427: 145–148.
- Thuiller, W., Georges, D., Engler, R., Breiner, F., 2016. biomod2: Ensemble Platform for Species Distribution Modeling. R package version 3.3-7. <https://CRAN.R-project.org/package=biomod2>
- Tracy CR, K., A., Christian, 2005. Preferred temperature correlates with evaporative water loss n hylid frogs from northern Australia. *Physiol. Biochem. Zool.* 78: 839-846.
- Tytar, V., Mezhzherin, S., Sobolenko, L., 2015. Using ecological niche modeling for biodiversity conservation guidance in the western podillya (Ukraine) Amphibians. *UDC*, 589: 135-145.
- Van Berkum, F., H., 1986. Evolutionary patterns of the thermal sensitivity of sprint speed in *Anolis* lizards. *Evolution*. 40: 594-604.
- Vinarski M., V., 2013. On the applicability of Bergamanns Rule to ectotherms: The state of the art. *Zhurnal Obshchei Biologii*. 74: 327-339.

- Vu, V., Q., 2011. ggbiplot: A ggplot2 based biplot. R package version 0.55. <http://github.com/vqv/ggbiplot>
- Warnes, G., R., Bolker, B., Lumley, T., 2015. gtools: Various R Programming Tools. R package version 3.5.0. <https://CRAN.R-project.org/package=gtools>
- Warrant, D., L., Glor, R., E., Turelli, M., 2008. Environmental niche equivalency versus niche conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62: 2868-2883.
- Watanabe, M., Susuki, T., Oishi, R., Komuro, Y., Watanabe, S., Emori, S., Takemura, T., Chikira, M., Ougura, T., Sekiguchi, M., Takata, K., Yamazaki, D., Yokohata, T., Nozawa, T., Hasumi, H., Tatebe, H., Kimoto, M., 2010. Improved Climate Simulation by MIROC5: Mean States, Variability, and Climate Sensitivity. *Journal of Climate*, 25 : 6312-6334.
- Wei, T., Simko, V., 2016. corrplot: Visualization of a Correlation Matrix. R package version 0.77. <https://CRAN.R-project.org/package=corrplot>
- Wickham, H., 2007. Reshaping data with the reshape package. *Journal of Statistical Software*: 21(12).
- Wickham, H., 2009. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis.
- Wiens, J., J., y Donoghue, M., J., 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends Ecol. Evol.* , 19: 639–644.
- Wilson, R., S., 2001. Geographic variation in thermal sensitivity of jumping performance in the frog *Limnodynastes peronii*. *The Journal of Experimental Biology*, 204: 4227–4236.

- Wood, S., N., 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society*, 73: 3-36.
- WorldClim, 2015. Global Climate Data. <http://www.worldclim.org/>
- Wright, A., H., 1914. Life histories of the Anura of Ithaca, New York. Carnegie Inst. Washington, 197- 198.
- Wu, C., S. y Kam, Y., C. 2005. Thermal tolerance and thermoregulation by taiwanese rhacophorid tadpoles (*Buergeria japonica*) living in geothermal hot springs and streams. *Herpetologica*, 61: 35-46
- Yang Xie, G. Olson, D., H., Blaustein, D., R., 2016. Projecting the Global Distribution of the Emerging Amphibian Fungal Pathogen, *Batrachochytrium dendrobatidis*, Based on IPCC Climate Futures. *PLoS One*, 11: 8pt.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*: 27: 686-693.
- Zikmund, William G. (2000). Business research methods (6th ed). Fort Worth: Harcourt College Publishers. (Page 513).
- Zug, G., R.; L., G., Vitt., y G., P., Caldwell., 2001. Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians y Reptiles. Second Edition, Academic Press. 630 p.