



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA  
DE AGUASCALIENTES

CENTRO DE CIENCIAS BÁSICAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

TESIS:

TEMPORALIDAD DEL NICHU ECOLÓGICO EN ESPECIES FOSORIALES DEL  
GÉNERO *SMILISCA* (FAMILIA: *HYLIDAE*): IMPLICACIONES PARA LA  
ADAPTACIÓN A TRAVÉS DE RASGOS FUNCIONALES

PRESENTA:

Alondra Encarnación Luévano

PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTORA EN  
CIENCIAS BIOLÓGICAS/ÁREA ECOLOGÍA

TUTORES:

Dr. Octavio Rafael Rojas Soto

Dr. Marcelo Silva Briano

COMITÉ TUTORAL:

Dr. José Jesús Sigala Rodríguez

Aguascalientes, Ags., a 26 de mayo de 2015



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA  
DE AGUASCALIENTES

M. EN C. JOSÉ DE JESÚS RUÍZ GALLEGOS  
DECANO DEL CENTRO DE CIENCIAS BÁSICAS

PRESENTE

Por medio del presente como Tutores designados de la estudiante **ALONDRA ENCARNACIÓN LUÉVANO** con ID 5886 quien realizó la tesis titulada: **TEMPORALIDAD DEL NICHU ECOLÓGICO EN ESPECIES FOSORIALES DEL GÉNERO SMILISCA (FAMILIA: HYLIDAE): IMPLICACIONES PARA LA ADAPTACIÓN A TRAVÉS DE RASGOS FUNCIONALES**, y con fundamento en el Artículo 175, Apartado II del Reglamento General de Docencia, nos permitimos emitir el **VOTO APROBATORIO**, para que ella pueda proceder a imprimirla, y así como continuar con el procedimiento administrativo para la obtención del grado.

Ponemos lo anterior a su digna consideración y sin otro particular por el momento, nos permitimos enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE

"Se Lumen Proferre"

Aguascalientes, Ags., a 25 de Marzo de 2015.

Dr. Marcelo Silva Briano

Dr. Octavio R. Rojas Soto

Tutores de tesis

c.c.p.- Secretaría de Investigación y Posgrado

c.c.p.- Coordinador(a) del posgrado

c.c.p.- Alondra Encarnación Luévano- **Egresada del Doctorado en Ciencias Biológicas/Área de Ecología.**

c.c.p.- Interesado

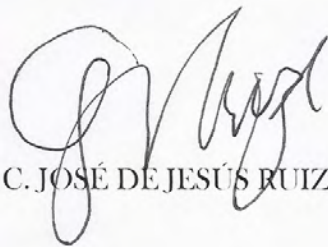
ALONDRA ENCARNACIÓN LUÉVANO  
ALUMNA DEL DOCTORADO DIRECTO  
EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
P R E S E N T E.

Estimada alumna Alondra:

Por medio de este conducto me permito comunicar a Usted que habiendo recibido los votos aprobatorios de los revisores de su trabajo de tesis y/o caso práctico titulado: **“TEMPORALIDAD DEL NICHU ECOLÓGICO EN ESPECIES FOSORIALES DEL GÉNERO *SMILISCA* (FAMILIA: HYLIDAE): IMPLICACIONES PARA LA ADAPTACIÓN A TRAVÉS DE RASGOS FUNCIONALES”**, hago de su conocimiento que puede imprimir dicho documento y continuar con los trámites para la presentación de su examen de grado.

Sin otro particular me permito saludarle muy afectuosamente.

A T E N T A M E N T E  
Aguascalientes, Ags., 30 de marzo de 2015  
“SE LUMEN PROFERRE”  
EL DECANO



M. en C. JOSÉ DE JESÚS RUIZ GALLEGOS

c.c.p.- Archivo.  
JJRG,yscd

## DEDICATORIA

A mi esposo Juan Leonardo por su amor, paciencia y apoyo incondicional. A mi niño Darío porque en todo momento tuvo una hermosa sonrisa para mí. A los dos les agradezco muchísimo su compañía y su paciencia en los días en los que estuvimos lejos. A la recién integrada de la familia, para Olivia que vino a darle un final feliz a esta etapa de mi vida. Gracias porque me han enseñado lo que es realmente importante en el paso por esta vida.

Mi familia.

A mis padres David y Ana María porque han sido un claro ejemplo de cómo mantenerse a flote a pesar de las circunstancias y de lo duro del trabajo. Gracias por brindarme las herramientas necesarias para lograr proyectos como este. Gracias a su motivación, apoyo y amor, comencé y finalice el doctorado. Gracias mamá por hablarme de Dios.

A mis hermanos, Ana Koren, Celeste y Luis David, porque han sido un gran ejemplo de compañerismo y apoyo. Gracias por darme su apoyo y mostrar todo el tiempo interés por mi familia, mi bienestar y mi trabajo.

A todos mis cuñados y todas mis cuñadas, mi suegro, sobrinas, sobrinos porque siempre estuvieron ahí para reconfortar a mi familia y a mí en amenas reuniones familiares.

## AGRADECIMIENTOS

A Octavio R. Rojas Soto por su ayuda para darle dirección a este trabajo de tesis. Su asesoría lo fue todo para que esta tesis diera un giro total y finalizar con el manuscrito que ahora presento, un trabajo del cual me siento muy orgullosa. Gracias por ser un excelente mentor.

A Marcelo Silva Briano por fungir como codirector de este trabajo. Agradezco tanto el apoyo académico como administrativo que me brindó en todo momento. Su paciencia y motivación fueron de gran ayuda para mí.

A Jesús J. Sigala Rodríguez quien fue un importante elemento en el comité tutorial le agradezco enormemente su apoyo para mejorar cada uno de los capítulos de la tesis. Particularmente, sus cuestionamientos sobre la historia de los anfibios fueron muy valiosos.

A Andrew Townsend Peterson por su apoyo en el desarrollo del segundo capítulo de la tesis. Le agradezco su hospitalidad durante la estancia académica en el instituto de biodiversidad de la Universidad de Kansas.

También agradezco a un gran número de personas que en todos o en alguno de los capítulos me brindaron valiosas opiniones y sugerencias. Gracias a Heidi Pérez-Moreno, César Ríos-Muñoz, Ángela Cuervo-Robayo por las sugerencias metodológica y a Rogelio Salinas-Gutiérrez su apoyo en el tema estadística en el primer capítulo de la tesis. Gracias a Thomas J. Devitt, Susan E. Cameron, Miguel A. Olalla-Tárraga, Eric Sigala-Meza por comentarios y sugerencias al manuscrito del primer capítulo. Agradezco a Andrés Lira-Noriega, Luis E. Escobar y Huijie Qiao por la ayuda y sugerencias metodológicas en el segundo capítulo de la tesis. A Eduardo O. Pineda-Arredondo y Felipe Tafoya-Rangel por su revisión y sugerencias al manuscrito final de la tesis. Le agradezco a Iván Ahumada-Carrillo, Jonathan A. Campbell, Erik F. Enderson, Oscar Flores-Villela, Carl J. Franklin, Joseph R. Mendelson III, Edmundo Pérez-Ramos, Paulino Ponce-Campos y Brian K. Sullivan, por otorgar información acerca de los datos de ocurrencia históricos y comentarios de la historia de vida de las especies. También se agradece a las colecciones e instituciones que proveyeron los datos de ocurrencia históricos vía los portales en línea

HerpNet y GBIF (<http://www.herpnet.org>, <http://www.gbif.org>, respectivamente, a los que se accedió en Septiembre 23 del 2011): American Museum of Natural History, New York; Herpetology Collection, California Academy of Sciences, California; Arizona State University, Arizona; Brigham Young University, Hawaii; Herpetology Collection, California Academy of Sciences, San Francisco; Amphibians and Reptiles Collection, Cornell University Museum of Vertebrates, Ithaca; Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Instituto de Biología de la UNAM, Distrito Federal; Natural History Museum, University of Kansas, Lawrence; Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles; Museum of Natural Science, Louisiana State University, Baton Rouge; Michigan State University Museum, East Lansing; Collection Herpetology, Museum of Comparative Zoology Harvard University, Cambridge; Herpetological Collection, Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley; Herpetological Collection, Smithsonian National Museum of Natural History, Washington; Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara; Vertebrate Collection, Texas Cooperative Wildlife Collection, College Station; Amphibian and Reptile Collection, University of Arizona, Tucson; Colección de Anfibios y Reptiles, Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, Distrito Federal; Herpetology Collection, University of Colorado Museum of Natural History, Boulder; Herpetology Collection, The University of Texas at El Paso, El Paso.

Agradezco a mis amigos y colegas que me tendieron la mano en algún momento durante mis estudios de doctorado: Joane Delgado, Citlalli Tiscareño, Araceli Adabache Ortiz, Raramuri Reyes Ardit, Gustavo Quintero Díaz, Ángela Cuervo-Robayo, Mauricio Ortega-Andrade, Angelina Ruíz Sánchez, Flor Ramírez, Heidi Pérez-Moreno. De una manera muy especial a Karla, Carlos y Camilito Yañez-Rodríguez por su amistad y compañía cuando estuve muchos días lejos de mi familia.

Agradezco el apoyo administrativo que me brindó el equipo de trabajo del Centro de Ciencias Básicas así como de la coordinación del Doctorado particularmente de la directora del programa, la Dra. Consolación Martínez Saldaña así como de Paola Quezada Richart y de Magdalena Plancarte.

Mi programa de doctorado fue apoyado económicamente por la Universidad Autónoma de Aguascalientes y a través de una beca otorgada por el Consejo de Nacional de Ciencia Teconología (CONACYT) (No. 373460/246885).



## ÍNDICE GENERAL

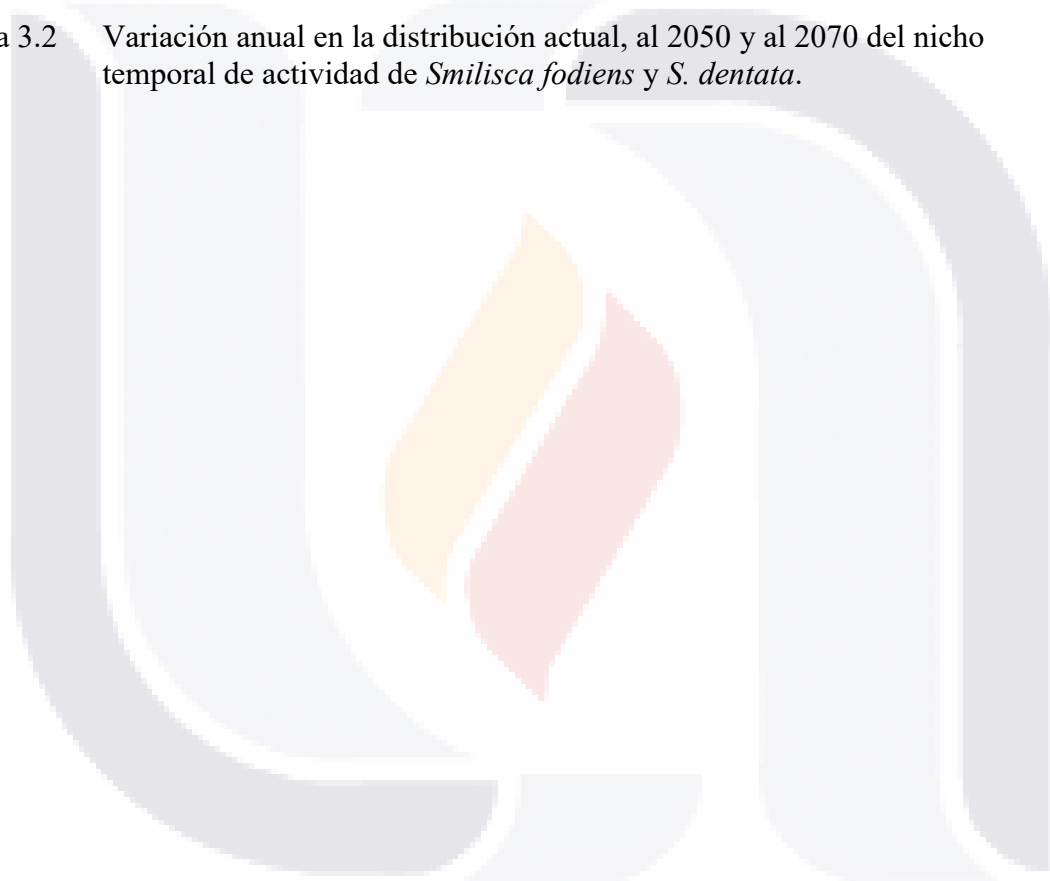
ÍNDICE GENERAL	6
ÍNDICE DE TABLAS	8
ÍNDICE DE GRÁFICAS	9
RESUMEN	11
ABSTRACT	12
I. CAPÍTULO UNO: Respuesta conductual a la estacionalidad climática en especies con hábitos subterráneos: un enfoque de modelado de nicho usando a la rana de madriguera de tierras bajas ( <i>Smilisca fodiens</i> ).	13
Introducción	13
Métodos	15
Resultados	20
Discusión	24
Bibliografía	29
II. CAPÍTULO DOS: El hábito subterráneo en ambientes templados como respuesta adaptativa a la conservación filogenética de nichos: el caso del grupo <i>Smilisca</i> .	35
Introducción	35
Métodos	39
Resultados	46



Discusión	57
Bibliografía	60
III. CAPÍTULO TRES: Efecto potencial del cambio climático en los periodos de actividad en anuros subterráneos del grupo <i>Smilisca</i> .	67
Introducción	67
Métodos	69
Resultados	76
Discusión	87
Bibliografía	90
CONCLUSIÓN	99
APÉNDICES	101
ANEXO: Artículo publicado “Activity Response to Climate Seasonality in Species with Fossorial Habits: A Niche Modeling Approach Using the Lowland Burrowing Treefrog ( <i>Smilisca fodiens</i> )”	117

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.1	Valores del estadístico de Kappa que resumen el grado de acuerdo entre la predicción de julio y el resto de las proyecciones mensuales, considerando 95 datos de ocurrencia del mes de julio.	20
Tabla 2.1	VARIABLES CLIMÁTICAS UTILIZADAS EN LA CONSTRUCCIÓN DE LOS MODELOS.	30
Tabla 3.1	Tendencias de cambio en la cantidad de área predicha para cada algoritmo.	58
Tabla 3.2	Variación anual en la distribución actual, al 2050 y al 2070 del nicho temporal de actividad de <i>Smilisca fodiens</i> y <i>S. dentata</i> .	61



## ÍNDICE DE GRÁFICAS

Figura 1.1	Datos de ocurrencia y área de estudio para los análisis temporales.	14
Figura 1.2	Distribución geográfica de condiciones climáticas óptimas reconstruidas con base a la temporalidad en su actividad utilizando el algoritmo GARP.	17
Figura 1.3	Representación gráfica de la variación temporal del área predicha por mes.	19
Figura 1.4	Espacio ambiental del nicho ecológico.	21
Figura 1.5	Variación en los rangos de precipitación y temperatura mínima.	22
Figura 2.1	Distribución puntual del grupo <i>Smilisca</i> .	26
Figura 2.2	Esquema del procedimiento para la prueba de similitud en “áreas de traslape ambiental”.	34
Figura 2.3	Tres ejemplos de la prueba de similitud de “background” en los que se muestra el traslape entre los nichos comparados.	37
Figura 2.4	Matrices de resultados de la prueba de similitud de “background”.	38
Figura 2.5	Representación gráfica del grado de similitud entre la tendencia ambiental de <i>S. fodiens</i> y <i>S. cyanosticta</i> .	39
Figura 2.6	Matrices de resultados de la prueba de similitud en “áreas de traslape ambiental”.	40
Figura 2.7	Correspondencia geográfica de los nichos ecológicos de <i>S. fodiens</i> y <i>S. baudinii</i> en reconstrucciones paleoclimáticas.	41
Figura 2.8	Variación del rango latitudinal de las áreas de distribución de <i>Smilisca baudinii</i> y <i>S. fodiens</i> en condiciones climáticas actuales y pasadas.	42
Figura 2.9	Correspondencia geográfica de los nichos ecológicos de <i>S. dentata</i> y <i>S. baudinii</i> en reconstrucciones paleoclimáticas.	44
Figura 2.10	Variación del rango latitudinal de las áreas de distribución de <i>Smilisca baudinii</i> y <i>S. dentata</i> en condiciones climáticas actuales y pasadas	45
Figura 3.1	Área de estudio para <i>Smilisca fodiens</i> y <i>S. dentata</i> .	52

Figura 3.2	Proporción de cambio en el área predicha por mes usando GARP en <i>Smilisca fodiens</i> y en <i>S. dentata</i> .	59
Figura 3.3	Predicción mensual al 2050 por GARP para <i>Smilisca fodiens</i> .	62
Figura 3.4	Predicción mensual al 2070 por GARP para <i>Smilisca fodiens</i> .	64
Figura 3.5	Predicción mensual al 2050 por GARP para <i>Smilisca dentata</i> .	66
Figura 3.6	Predicción mensual al 2070 por GARP para <i>Smilisca dentata</i> .	67



## RESUMEN

Las ranas arborícolas de la familia Hylidae se distribuyen ampliamente en la región Neotropical. Son un poco más de 650 especies de hílidos en América y al menos cinco de estas alcanzan zonas templadas en la región Neártica. Dos de estas especies pertenecen al grupo *Smilisca*: la Rana de Madriguera de Tierras Bajas, *Smilisca fodiens*, y la Rana de Madriguera de Tierras Altas, *S. dentata*. Grinnell (1917) definió el nicho de una especie como "...los requerimientos de clima y hábitat expresados geográficamente". Sin embargo, en estas especies esto no se cumple cabalmente ya que gracias a su hábito fosorial evitan condiciones climáticas adversas presentes en sus áreas de distribución. En este trabajo se probó la hipótesis de conservación de nicho debida a caracteres conductuales y su papel en la colonización de especies fosoriales a regiones templadas. Se abordaron tres objetivos descritos en cada uno de los capítulos de esta tesis. En el primero se analizó si la variación temporal de la actividad de *S. fodiens* a lo largo de su distribución esta predicha por estacionalidad climática a lo largo del año. En el segundo se analizó como la conducta fosorial permite que estas especies conserven un nicho similar al resto de las especies arborícolas. Y en el tercero se analizó el impacto del cambio climático en estas especies considerando la estacionalidad en su actividad. Para abordar dichos objetivos se utilizó el método de modelado de nicho ecológico. Se generaron predicciones del nicho ecológico y se hicieron proyecciones tanto espaciales como temporales. En el primer y tercer capítulo se realizaron proyecciones mensuales hacia condiciones climáticas actuales y hacia condiciones futuras en el caso del tercer capítulo. En el segundo capítulo, la comparación de los nichos se realizó con dos pruebas de similitud: la prueba de similitud de fondo y la prueba de similitud en áreas de traslape ambiental. Los resultados demuestran que tanto espacial como temporalmente la actividad se predice con respecto a la variación climática. Asimismo, se encontró similitud de nicho entre las especies del grupo cuando se analiza los nichos "estacionales" de las especies fosoriales. Estos resultados sugieren que las modificaciones conductuales en especies de anuros pueden permitir la conservación de requerimientos climáticos. Finalmente, los cambios temporales y espaciales de las condiciones climáticas óptimas para la actividad de las especies a causa del cambio climático, sugieren grandes desafíos conductuales que podrían poner en riesgo las dinámicas poblacionales actuales en un futuro cercano.

## ABSTRACT

The tree frogs in the Hylidae family, are widely distributed throughout the Neotropical regions with over 650 species. At least five of these species reach temperate zones in the Nearctic region. Two of these species belong to the *Smilisca* group: The Lowland Burrowing Treefrog, *Smilisca fodiens*, and The Upland Burrowing Treefrog, *S. dentata*. Grinnell (1917) defined the niche of a species as "... the climate and habitat requirements expressed geographically". However, these two fossorial species cannot fully meet this as their fossorial habit avoids adverse climatic conditions within its range. This study proved the hypothesis of niche conservatism due to behavioral traits and their role in the adaptation of fossorial species to temperate regions. Three objectives were described and discussed in each of the chapters of this thesis. The first examined whether the temporal variation of the activity of *S. fodiens* along its distribution is predicted by climate seasonality during the year. In the second, it was tested whether the fossorial behavior allows these species to preserve similar niches as the rest of arboreal species. Finally, the third looks at the impact of climate change on these species considering its seasonal activity. To address these objectives ecological niche modeling methods were used. Ecological niche predictions were generated and both spatial and temporal projections were made. In the first and third chapters monthly projections to current weather conditions were performed and also to future conditions for the third chapter. In the second chapter, the comparison of the niches was performed with two similarity tests: the background similarity test and the similarity test in areas of environmental overlap. The results show that the spatial and temporal activity is predicted by climate variation. Likewise niche similarity between fossorial species was found when the "seasonal" niches were analyzed. These results suggest that behavioral modifications in anurans may allow the preservation of climatic requirements. Finally, the temporal and spatial changes of optimal climatic conditions for the activity of species due to climate change suggest major behavioral challenges that could compromise the population dynamics and its conservation in a near future.

## CAPÍTULO UNO

### RESPUESTA CONDUCTUAL A LA ESTACIONALIDAD CLIMÁTICA EN ESPECIES CON HÁBITOS FOSORIALES: UN ENFOQUE DE MODELADO DE NICHOS USANDO A LA RANA DE MADRIGUERA DE TIERRAS BAJAS (*Smilisca fodiens*)

#### INTRODUCCIÓN

El nicho ecológico puede definirse como el conjunto de condiciones en las que una especie puede mantener poblaciones sin aporte migratorio (Grinnell, 1917), y constituye una restricción importante en la distribución de las especies (Araújo y Pearson, 2005; Soberón, 2007). En la actualidad los estudios sobre la evolución del nicho ecológico a través de métodos de modelado son utilizados frecuentemente dada la gran importancia de los requerimientos ecológicos en la biología evolutiva de los organismos (Peterson *et al.*, 2011). Una de las conclusiones derivadas de este campo de estudio es que los nichos ecológicos funcionan como restricciones estables a largo plazo sobre la distribución geográfica de las especies (Martínez-Meyer *et al.*, 2004a; Peterson, 2011; Peterson *et al.*, 2011). Los patrones geográficos de las condiciones ambientales dentro de la distribución de las especies (Hawkins y Diniz-Filho, 2004) influyen la especiación o la tasa de extinción de los organismos modificando sus historias de vida como consecuencia (Whitton *et al.*, 2012). Por ejemplo, algunas especies de mamíferos enfrentaron eventos de cambio climático en el pasado siguiendo geográficamente sus nichos y cambiando los patrones de distribución mientras sus nichos permanecían constantes (Martínez-Meyer *et al.*, 2004a). Asimismo, se ha demostrado que este “seguimiento de nicho” se observa también a través de los cambios estacionales en la distribución (Martínez-Meyer *et al.*, 2004b). Algunas especies de aves migratorias neártico-neotropicales se mueven a lo largo del rango de distribución siguiendo un conjunto de condiciones climáticas a lo largo del año (Nakazawa *et al.*, 2004). Esto sugiere que el comportamiento cambia de acuerdo a los cambios climáticos para mantener el nicho del organismo a lo largo del espacio y del tiempo, evitando así la extinción.

TESIS TESIS TESIS TESIS TESIS

Pero ¿qué pasa con organismos con una baja habilidad de dispersión, como los anfibios? A pesar de la alta sensibilidad de los anfibios a las variables ambientales (Duellman y Trueb, 1986; Blaustein *et al.*, 1994; Angilletta Jr *et al.*, 2002; Navas *et al.*, 2008; Lawler *et al.*, 2010), el movimiento para rastrear nichos no es esperado a diferencia de mamíferos y aves, dada la baja habilidad de dispersión (Duellman y Trueb, 1986; Blaustein *et al.*, 1994; Wells, 2007). Por lo tanto, es necesario poner atención en las estrategias fisiológicas (Angilletta Jr *et al.*, 2002; Navas *et al.*, 2008) y conductuales (Navas *et al.*, 2008) que los anfibios han desarrollado con el fin de tener éxito en climas extremos. Por ejemplo, se ha demostrado que el éxito ecológico de los anuros en diferentes ambientes térmicos se debe en gran medida a sus adaptaciones fisiológicas (Brattstrom, 1968; Angilletta Jr *et al.*, 2002; Navas *et al.*, 2008). Sin embargo, también es conocido que el rango de ajuste (i.e. aclimatación) para especies tropicales y templadas es aproximadamente el mismo (Brattstrom, 1968). Por lo tanto, debe haber otros rasgos, como el comportamiento, que jueguen un papel en este éxito en diferentes ambientes térmicos.

Entre los anfibios, la familia de ranas Hylidae, está distribuida ampliamente en el mundo (Faivovich *et al.*, 2005). Dentro del Nuevo Mundo la mayoría de las especies del clado habitan regiones tropicales, principalmente a causa de la conservación filogenética a la tolerancia en la estacionalidad climática en la mayor parte de las especies del grupo (Wiens *et al.*, 2006), pero cinco de estas especies (de las 668) alcanzan zonas templadas en la zona Neártica cuya estacionalidad climática es marcada (Duellman, 1999; Wiens *et al.*, 2006). Más aún, la Rana de Madriguera de Tierras Bajas (*Smilisca fodiens*) tiene la distribución más norteña de la familia; su distribución actual abarca un gradiente climático significativo, desde el matorral desértico al sur-centro de Arizona (Sullivan *et al.*, 1996), hacia el sur a lo largo de la costa del Pacífico por el oeste de Sonora, hacia el bosque espinoso, caducifolio y semicaducifolio de Sinaloa, Nayarit y Colima, en México (Santos-Barrera *et al.*, 2010). También habita parches interiores de estos mismos tipos de vegetación en el centro de Jalisco y al norte de Michoacán. Estas especies evolucionaron un hábito fosorial que les da una gran diversidad de ventajas ecológicas (Nomura *et al.*, 2009). En la actualidad el término fosorial no es aceptado oficialmente en el castellano, sin embargo fue un término comúnmente utilizado tanto en literatura científica como en la divulgación para hacer referencia a la acción de cavar la tierra, para la construcción de



refugios, por lo cual, me permitiré mantener dicho término a lo largo de la presente tesis. Se sabe por estudios poblacionales al norte de su distribución, que *Smilisca fodiens* pasa un periodo en el año bajo el suelo, dentro de madrigueras, hasta que las condiciones climáticas desencadenan un periodo breve y explosivo de actividad en la superficie (Sullivan *et al.*, 1996). La **hipótesis** que se aborda en este capítulo es que la evolución del habito cavador permitió a esta especie habitar regiones templadas mientras mantiene su nicho ecológico a lo largo de su área de distribución. Utilizando un contexto ecológico a gran escala del nicho de las especies (Grinnell, 1917), el **objetivo** de este capítulo fue probar si los cambios en la estacionalidad climática pueden predecir la variación temporal de la actividad de *S. fodiens* a lo largo de su área de distribución.

## MÉTODOS

Se modeló el nicho ecológico de la especie con base en el mes en el que las condiciones climáticas son más adecuadas para la actividad de la especie (i.e. julio), este nicho fue proyectado posteriormente hacia las condiciones climáticas del resto de los meses correspondientes al periodo de actividad en el año (definido por los datos de ocurrencia). Se evaluó la correspondencia geográfica de las proyecciones mensuales con los datos de ocurrencia por mes y se discutió cómo un rasgo conductual asociado a la actividad fosorial puede favorecer la conservación de los requerimientos climáticos de las especies con baja habilidad de dispersión que habitan un marcado gradiente climático.

### *Datos de distribución y ambientales*

Se recabaron registros de ocurrencia a partir de tres fuentes: colecciones biológicas (Global Biodiversity Information, GBIF; Herpetological Collection Networks, HerpNet; Unidad Informática para la Biodiversidad, UNIBIO, UNAM); literatura publicada (p. ej. Sullivan *et al.*, 1996); e información otorgada por expertos (ver Agradecimientos). Debido a que *Smilisca fodiens* es fosorial, se asumió que los registros de ocurrencia garantizan que los organismos colectados se encontraron en la superficie bajo condiciones ambientales óptimas para la actividad. Se utilizaron registros con información geográfica (latitud-

longitud); y aquellos sin información geoespacial fueron georreferenciados utilizando BioGeomancer (<http://www.biogeomancer.org>) y la Calculadora de Georreferencia (<http://manisnet.org/gci2.html>). Cada registro fue verificado en ArcView 3.2 (ESRI, 1999).

Se utilizó un conjunto de cinco variables ambientales para cada mes analizado (cuatro variables climáticas y una topográfica). Las capas de temperatura máxima y temperatura mínima mensual (Tmin y Tmax), temperatura media mensual (Tmedia) y precipitación total mensual (Prec) fueron obtenidas del proyecto WorldClim (<http://www.worldclim.org/>) y son el resultado de la interpolación de los promedios mensuales provenientes de las estaciones climáticas a lo largo del mundo, desde 1950 hasta 2000 (Hijmans *et al.*, 2013). La pendiente se obtuvo del modelo digital de elevación GTOPO20, disponible en centro de datos EROS (<http://eros.usgs.gov/>). La selección de variables climáticas se basó en la relevancia para los anfibios (Angilletta Jr *et al.*, 2002; Wells, 2007; Lawler *et al.*, 2010; Whitton *et al.*, 2012). Se incluyó la pendiente para mejorar el desempeño de los modelos y porque no es una variable directamente correlacionada con la precipitación y la temperatura (Parra *et al.*, 2004).

Se modeló el nicho ecológico de los meses de julio, cuando la especie es más activa (i.e. el mes con el mayor número de puntos de ocurrencia), asumiendo que este mes presenta las condiciones climáticas de mayor idoneidad para la actividad. De los 95 puntos de ocurrencia utilizados para la construcción del modelo, únicamente cuatro de éstos caen fuera del intervalo temporal (1950-2000) de las capas climáticas. Por lo tanto, no esperamos que esto afecte a la fiabilidad del nicho potencial generado para el mes de julio. Finalmente, el nicho ecológico fue proyectado a las condiciones climáticas de los meses restantes del periodo de actividad: mayo, junio, agosto, septiembre, octubre, noviembre y diciembre (meses en los cuales existe al menos un registro de ocurrencia).

#### *Modelado de nicho ecológico*

Se utilizaron dos algoritmos de aprendizaje automático: el Algoritmo Genético para la Predicción de un Conjunto de Reglas (GARP, por sus siglas en inglés) y el enfoque de máxima entropía (*Maxent*). Para los modelos de GARP se utilizó la versión desktop, la cual opera bajo un proceso estocástico en la que ciertos clasificadores (e.g., truncamiento,

mutación, entrecruzamientos) compiten para seleccionar soluciones que identifiquen las presencias y las pseudo ausencias (Scachetti-Pereira, 2002). El algoritmo superpone  $n$  simulaciones, donde los resultados son un índice de cuan favorables son las condiciones climáticas para los requerimientos de la especie (Anderson *et al.*, 2003; Martínez-Meyer *et al.*, 2004b). El algoritmo determina todas las posibles localidades en una rejilla de celdas con características ambientales similares, generando un mapa de área potencial de distribución de las especies dentro de un espacio geográfico (Martínez-Meyer *et al.*, 2004b; Martínez-Gordillo *et al.*, 2010). Esta es la proyección del nicho fundamental en el espacio geográfico (Soberón, 2007). Para optimizar el desempeño del modelo en GARP, se llevaron a cabo 100 réplicas, con base en subconjuntos aleatorios del 80% de los datos de ocurrencia. Para formar a los modelos de GARP a ser generales y minimizar el sobreajuste, se utilizó el procedimiento de selección de mejores subconjuntos (Anderson *et al.*, 2003).

Maxent ajusta una distribución de probabilidad de los datos de ocurrencia de las especies a un conjunto de píxeles a lo largo del área de estudio sujeta a ciertas restricciones. En el modelado de nicho ecológico dichas restricciones son los valores esperados para cada característica, que coincida con su promedio empírico. Se asignó el 80% de los datos de ocurrencia para generar los parámetros del modelo. Para los modelos de Maxent se utilizaron los parámetros predeterminados (i.e., sin submuestreo aleatorio, regularización multiplicadora = 1, iteraciones máximas = 500, 10,000 puntos para el background, límite de convergencia =  $10^{-5}$ ).

La evaluación de desempeño para ambos algoritmos se realizó con base en el radio de la AUC (Área Bajo la Curva) (Peterson *et al.*, 2008) con la herramienta de la ROC Parcial (Barve, 2008). Para esta prueba se emplearon subconjuntos al azar del 20% de los datos de ocurrencia seleccionados previamente al desempeño del modelo. Con un umbral de error de omisión aceptable de 5% el radio de AUC fue mayor para GARP y menor para Maxent (1.55 y 1.45, respectivamente). Más aún, el radio de la AUC de GARP fue significativamente mayor que lo esperado al azar ( $p < 0.001$ ) pero los modelos de Maxent no tuvieron significancia estadística de acuerdo a los recuentos simples del número de repeticiones, las proporciones del radio de AUC fueron  $< 1$  ( $p = 0.074$ ). Por lo tanto, debido al pobre desempeño en los modelos de Maxent, los análisis subsecuentes se basaron

en los resultados generados en GARP. Se importaron las predicciones de GARP a ArcView 3.2 donde se sumaron las 10 grids resultantes del modelo para crear un modelo que resume una superficie del grado de acuerdo, cuyo rango de valores va de 0 a 10. Para visualizar estos resultados, presentamos mapas con diferentes umbrales de concordancia entre los modelos: (1) la distribución de pixeles con condiciones óptimas predichas por al menos 2 de 10 modelos; (2) pixeles predichos por 3 a 5/10 modelos; (3) pixeles predichos por 6 a 8/10 modelos; y (4) pixeles predichos por 9 a 10/10 modelos.

La distribución obtenida por el MNE generalmente sobrepredice por la incapacidad del modelo de considerar los factores que limitan biológicamente, históricamente y geográficamente la ocupación de estos nichos (Peterson *et al.*, 2002; Rojas-Soto *et al.*, 2003). Con la finalidad de evitar dicha sobrepredicción, así como para resaltar la importancia de patrones biogeográficos y ya que las ecorregiones permiten determinar los límites en la distribución de las especies (Bailey, 1998), los modelos fueron editados con base a los límites geográficos de ecorregiones terrestres (Fig. 1.1) (Olson *et al.*, 2001; INEGI *et al.*, 2008), y se utilizaron únicamente áreas de predicción dentro de ecorregiones en las que al menos un dato de ocurrencia fue encontrado.

#### *Análisis de nicho ecológico*

La variación temporal de las condiciones climáticas óptimas a lo largo del área de distribución se evaluó con base en el grado de correspondencia entre las proyecciones mensuales y los datos de ocurrencia, así como por la estimación del porcentaje de área predicha por mes. Se determinó la cantidad de datos de ocurrencia mensual que coincide con las proyecciones mensuales y se estimó el índice de kappa (Landis y Koch, 1977). Para obtener este coeficiente, y con el fin de catalogar los datos de ocurrencia de julio como presencias, se asumió que el grado de acuerdo entre la predicción de julio y el resto de las proyecciones mensuales será más fuerte en meses adyacentes a julio y más débil conforme se aleja de este mes. Se construyó una matriz de confusión para determinar el grado de acuerdo entre las predicciones de julio y las proyecciones mensuales.

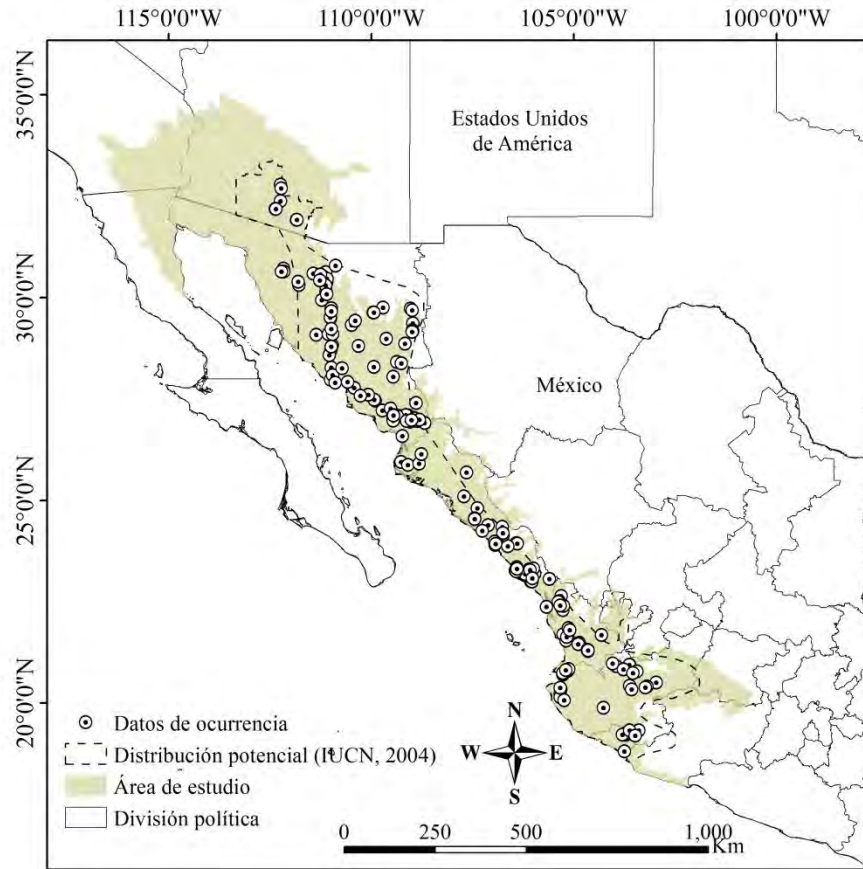


Figura 1.1. Datos de ocurrencia y área de estudio para los análisis temporales. Datos de ocurrencia únicos registrados para la especie (*puntos en el mapa*) que delimitan la distribución actual (*polígono de línea discontinua en el mapa*). Únicamente los datos de ocurrencia del mes de julio fueron utilizados para el desarrollo del modelo. Dado que los MNE generalmente sobre predicen ya que no se toman en consideración factores biológicos, históricos y geográficos, el área predicha por los modelos se editó con base en los límites geográficos de las ecorregiones terrestres propuestas para México y los Estados Unidos de América (*área sombreada en verde*).

Para estimar el coeficiente de Kappa se consideró como presencia de condiciones óptimas el área en la que al menos 6 de los 10 mejores modelos indican la presencia potencial de condiciones climáticas óptimas. Este umbral de corte permite estimar el coeficiente de Kappa en la mayoría de los meses de actividad. Los valores de Kappa de Cohen fueron estimados a través de la función *kappa2* en el paquete *irr* (Garmer, 2010) utilizando el software estadístico R (R-Core-Team, 2013). Para cada valor de Kappa mensual, se asignó el grado relativo de acuerdo (Landis y Koch, 1977) y la significancia estadística asociada a Kappa se estimó a un valor de *p* menor de 0.05. La cantidad de área

predicha se estimó con base en los umbrales de acuerdo descritas anteriormente y presentada en porcentaje de número de píxeles.

Para describir el espacio ambiental de la actividad de la especie, se analizaron los rangos en los valores de precipitación y temperatura mínima (variables que explican la mayor parte de la varianza de acuerdo al Análisis de Componentes Principales realizado – resultados no mostrados-) que son idóneos para la actividad de la especie de acuerdo a la información climática de los datos de ocurrencia. Ya que los datos de ocurrencia de julio se distribuyen ampliamente y de forma uniforme a lo largo del área de distribución de las especies, fueron utilizados para demostrar que las condiciones climáticas óptimas para la actividad varían espacialmente a lo largo del año. Por lo tanto, se analizaron los rangos climáticos de los datos de julio tanto para la estación seca, cuando la actividad no se reporta (enero a abril), y para la estación en la que el periodo de actividad es favorecido (mayo a diciembre), y finalmente fueron comparados con los rangos climáticos de los meses restantes para el periodo de actividad. Para esto se utilizó la extensión *Spatial Analyst* en ArcView 3.2. Finalmente, se comparó la variación mensual en los rangos de precipitación y de temperatura mínima desarrollando la prueba U de Mann-Whitney (considerando únicamente los meses con más de 10 datos de ocurrencia: junio, agosto y septiembre) a través de la función *wilcox.test* en el paquete *stats* (R-Core-Team, 2013).

## RESULTADOS

Se encontró que la distribución geográfica de las condiciones climáticas óptimas para la actividad de la especie varía temporalmente (Fig. 1.2). Se observó un decremento en la cantidad de área con condiciones climáticas óptimas conforme nos alejamos de julio (Fig. 1.3). Las condiciones climáticas óptimas desaparecen primero en la región norteña, después en el centro y por último hacia la región sureña del área de distribución, esto hasta enero cuando no existen condiciones climáticas óptimas disponibles (Fig. 1.2). En junio, coincidiendo con el inicio de la temporada de lluvias, se observó una notable recuperación en la cantidad de área con condiciones climáticas óptimas (Fig. 1.3) comenzando en el sur hacia las regiones centro y norte del área de distribución (Fig. 1.2).

Los datos de ocurrencia para cada mes del periodo de actividad (i.e. mayo a diciembre) mostraron una alta correspondencia geográfica con la variación de las condiciones óptimas a lo largo de la región de estudio (i.e. proyecciones mensuales, ver gráficas en la Fig. 2). Incluso para mayo, noviembre y diciembre, y a pesar de la falta de coincidencia entre el mapa consenso y los datos de ocurrencia, se observó coincidencia entre aquellos meses y el rango latitudinal predicho como idóneo para estos meses. Se encontró que el grado de acuerdo entre la predicción de julio y el resto de las proyecciones mensuales es más fuerte en meses cercanos a julio y más débiles conforme nos alejamos de dicho mes (Tabla 1.1).

En el análisis del espacio ambiental se encontró que las condiciones climáticas óptimas para la actividad varían espacialmente a lo largo del año. El espacio ambiental para la estación de secas (i.e. enero a abril) no coincide con aquel descrito para el periodo de actividad (mayo a diciembre) (Fig. 1.4).

Finalmente, no se encontraron diferencias significativas entre las medias de precipitación observadas entre la media de julio (161.9) y las otras calculadas para junio, agosto y septiembre (145.5, 135.0, 209.0 mm, respectivamente,  $p > 0.05$ ; Fig. 1.5A). Por el contrario, para la temperatura mínima se encontró diferencias significativas entre la media de julio (16.1) y aquellas de junio, agosto y septiembre (21.1, 23.2, 23.3 °C, respectivamente,  $p < 0.05$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 1.5B).

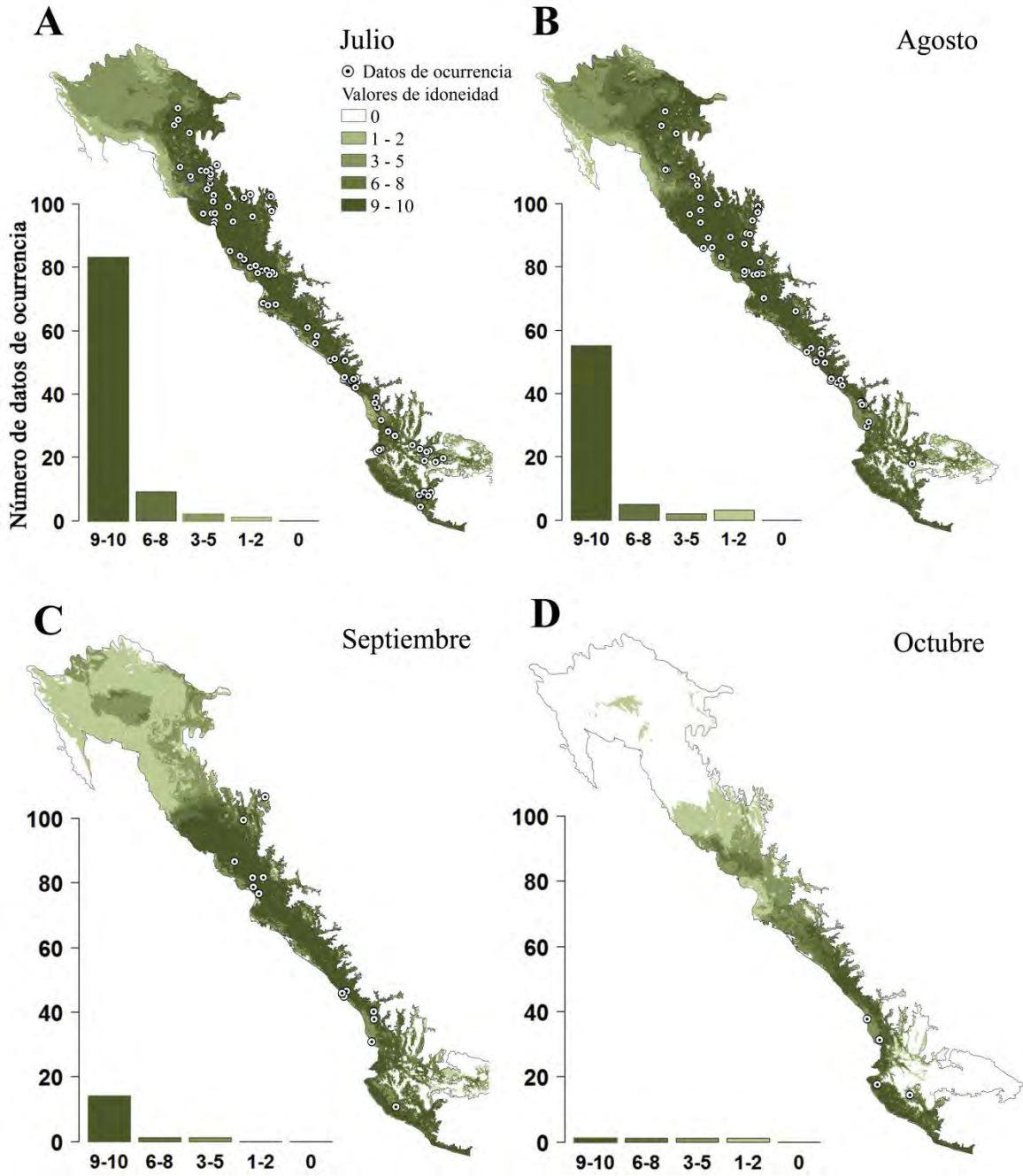


Figura 1.2. Distribución geográfica de condiciones climáticas óptimas reconstruidas con base a la temporalidad en su actividad utilizando el algoritmo GARP. EL nicho ecológico de julio fue proyectado a las condiciones climáticas de mayo, junio, agosto, septiembre, octubre, noviembre, y diciembre. Se presentó la proyección geográfica de julio (A) y para el resto de los meses del período de actividad (B a H). El *sombreado negro* que va de pálido a oscuro indica la concordancia de los diez mejores modelos para predecir las condiciones óptimas. Los *puntos* indican los datos de ocurrencia por mes. La cantidad de aquellos que son coincidentes con las proyecciones mensuales se muestran en una gráfica de barras en la parte inferior izquierda de cada mapa.



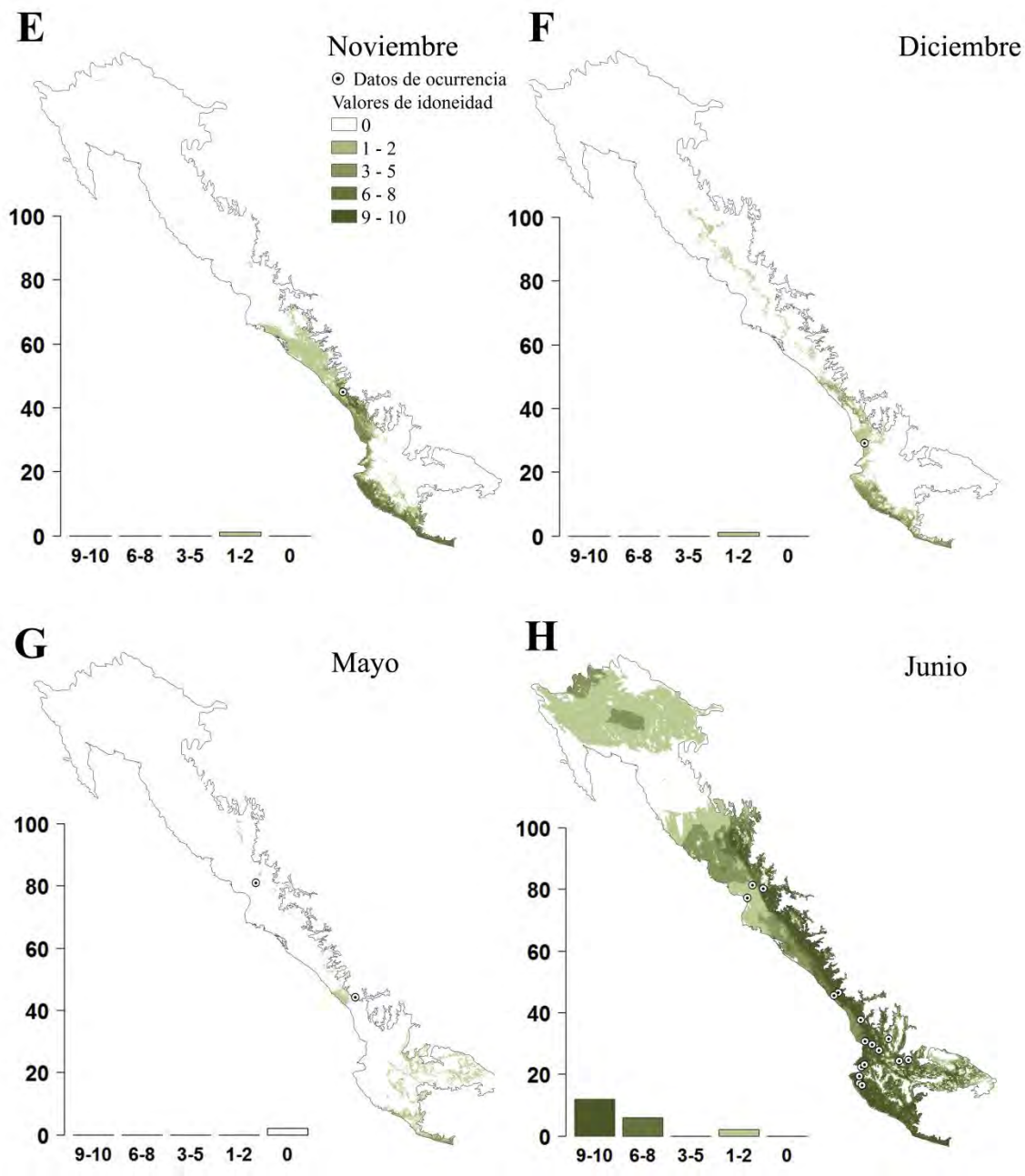


Figura 1.2. *Continuación.*

**DISCUSIÓN**

Se encontró que la actividad de la especie fuera de madrigueras se predice por las condiciones climáticas (Fig. 1.4) y que esto está influenciado por la variación latitudinal del clima debido a efectos estacionales, lo cual es típico del área templada en la cual la especie habita (Fig. 1.2). El rango de condiciones climáticas que está presente dentro del área de distribución de *Smilisca fodiens* es mayor que el que la especie puede tolerar, lo cual puede sugerir que la especie evolucionará rasgos conductuales en lugar de fisiológicos (Gabriel y Lynch, 1992; Angilletta Jr *et al.*, 2002; Sears y Angilletta, 2011; Niehaus *et al.*, 2012) para mantener su nicho ecológico, evitando así las condiciones climáticas extremas que caracterizan al clima templado-seco de su distribución geográfica.

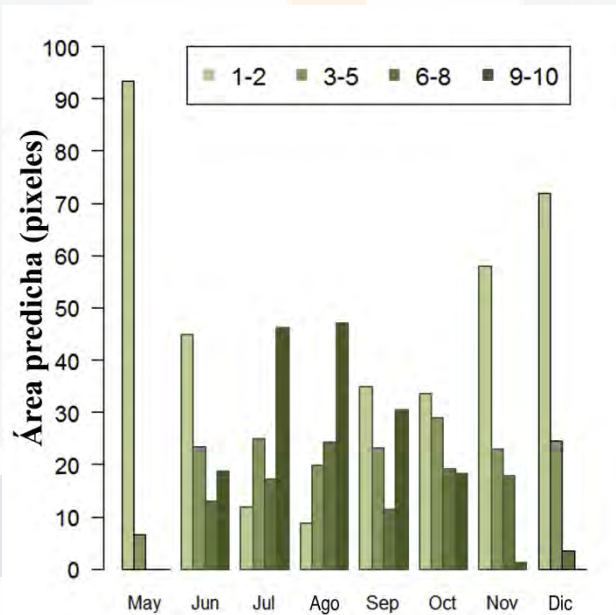


Figura 1.3. Representación gráfica de la variación temporal del área predicha con condiciones climáticas óptimas para la actividad de *Smilisca fodiens* por mes. Cada barra corresponde a un umbral en la distribución de pixeles predichos como presencia de condiciones óptimas de acuerdo al modelo de concordancia y probabilidad acumulativa (indicado como porcentaje). Nótese el decremento en el área conforme nos alejamos de julio hasta llegar al mes de junio, en el que se observa una marcada recuperación del área idónea.

Varios estudios a escala local sobre anuros fosoriales han demostrado la influencia de las condiciones microclimáticas en la explosión de actividad de individuos fuera de madrigueras (Wells, 2007; Weatherhead *et al.*, 2012). En este análisis a gran escala, la actividad en la superficie de esta especie fosorial esta predicha con base a la variación temporal y geográfica de las condiciones climáticas óptimas a lo largo del rango de distribución. La reducción gradual del área con condiciones óptimas hacia la parte sur del rango de distribución, conforme se aleja mensualmente partiendo de julio, pone de manifiesto la relación directa entre las variables climáticas, la latitud (Stevens, 1989) y la estacionalidad.

Tabla 1.1 Valores del estadístico de Kappa que resumen el grado de acuerdo entre la predicción de julio y el resto de las proyecciones mensuales, considerando 95 datos de ocurrencia del mes de julio.

	Valor Kappa	Fuerza de acuerdo (Landis y Koch, 1977)	Z	Valor p
mayo	0	-	NA	NA
junio	0.057	Leve	1.67	0.095
agosto	0.852	Casi perfecta	8.39	0
septiembre	0.195	Leve	3.21	0.001
octubre	0.048	Leve	1.53	0.125
noviembre	0.001	Leve	0.258	0.796
diciembre	0	-	NA	NA

La conducta fosorial es una estrategia común entre los anuros de zonas templadas (Hoffman y Katz, 1989; Wells, 2007) para hacer frente a las limitantes condiciones ambientales. Las similitudes físicas entre las especies fosoriales de diversas familias sugiere convergencia en el rasgo conductual (Nomura *et al.*, 2009). Las variables ambientales inducen cambios fenotípicos en organismos que, bajo algunos escenarios climáticos, son seleccionados para la evolución de rasgos conductuales y ecológicos (Gabriel, 2005). En consecuencia, la relación que se encontró entre la estacionalidad de la actividad de *Smilisca fodiens* y la variación anual latitudinal de las condiciones óptimas para ello puede reflejar una adaptación conductual con el fin de retener los rangos de tolerancia fisiológica. Por ejemplo, los anfibios de ambientes séricos dependen de condiciones lluviosas para evitar desecación dada su alta permeabilidad de la piel (Booth, 2006). Con base a los resultados

de este análisis se sugiere que la respuesta conductual de la Rana de Madriguera de Tierras Bajas ha favorecido la conservación de los requerimientos climáticos de la especie bajo condiciones climáticas actuales.

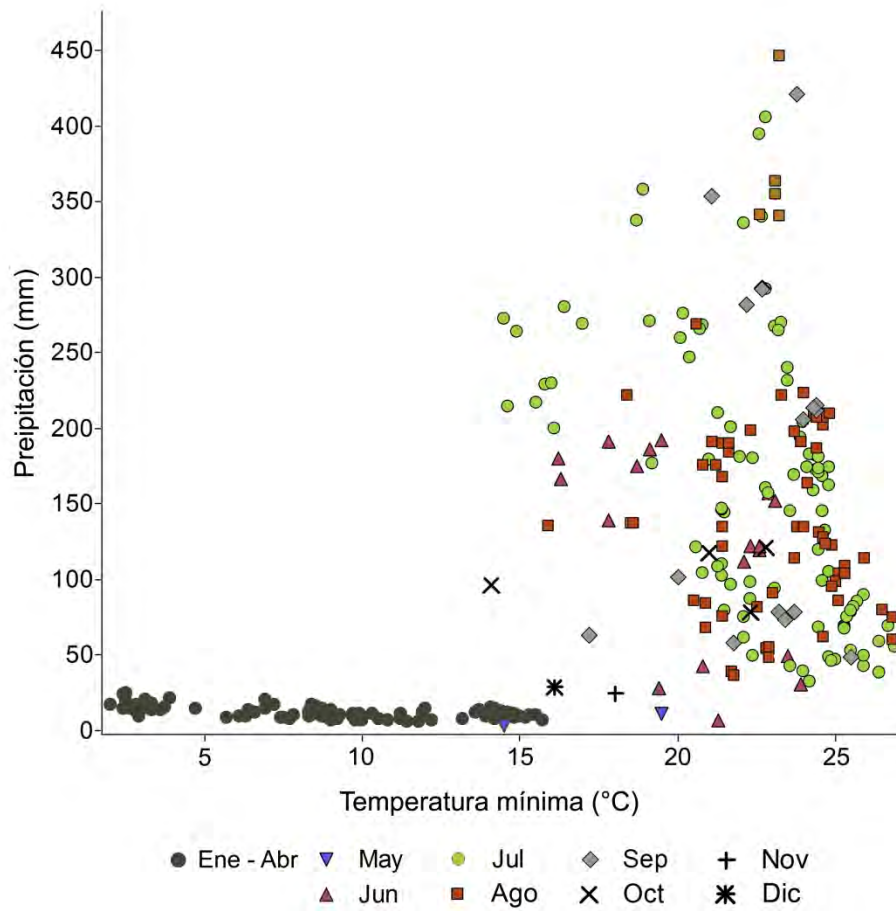


Figura 1.4. Espacio ambiental del nicho ecológico de *Smilisca fodiens*. Se construyó utilizando la información de precipitación y temperatura mínima de los datos de ocurrencia mensual. Nótese que los datos de ocurrencia de julio, cuando se gráfica en meses sin actividad (*círculos negros*), caen completamente fuera del área o rango climático de las condiciones óptimas en el periodo de actividad (*todos los otros símbolos en la gráfica*).

Este hallazgo resalta la importancia de los rasgos conductuales sobre adaptaciones fisiológicas no solo para especies fosoriales sino, de manera más general, para ectotermos de zonas templadas con rangos de distribución amplios, como ha sido demostrado para serpientes (Lutterschmidt *et al.*, 2006; Weatherhead *et al.*, 2012).

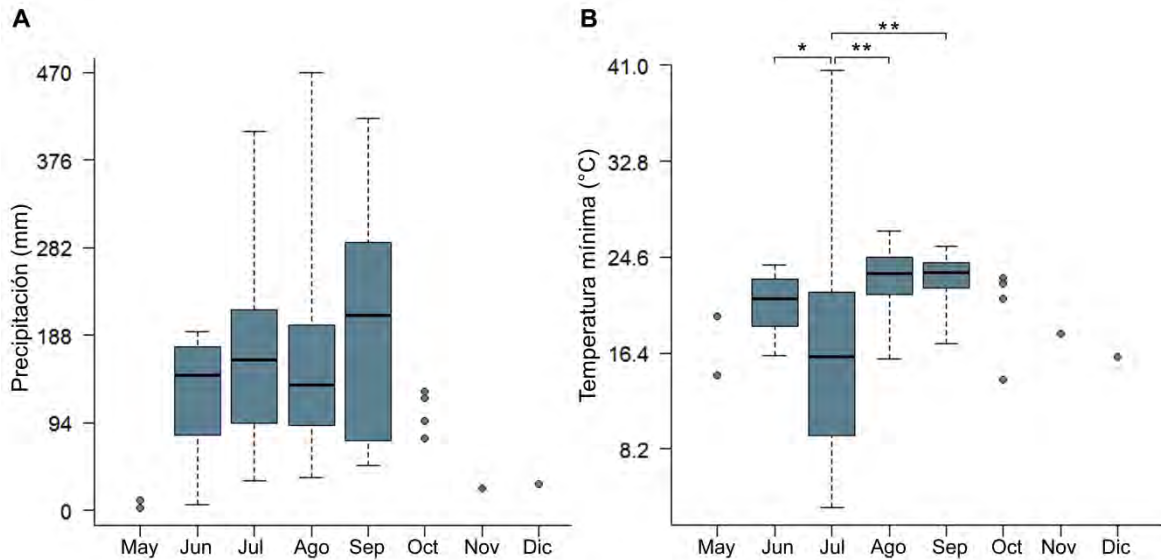


Figura 1.5. Variación en los rangos de precipitación y temperatura mínima. Se presenta la comparación de medias a través de la prueba *U* de Mann-Whitney realizada entre los datos de ocurrencia de julio y los datos para los meses con más de diez datos de ocurrencia. A) No se observó diferencias significativas entre la media de julio (161.0) y las calculadas para junio, agosto y septiembre (145.5, 135.0, 209.0 mm, respectivamente,  $p > 0.05$ ). Por el contrario, B) para la temperatura mínima se encontró diferencias significativas entre la media de julio (16.1) y aquellas de junio, agosto y septiembre (21.1, 23.2, 23.3 °C, respectivamente, \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.001$ ).

Los estudios de escala local de anuros fosoriales (Hoffman y Katz, 1989; Nomura *et al.*, 2009) han demostrado la fuerte influencia del clima sobre los hábitos fosoriales, específicamente en la entrada, emergencia, o el tiempo transcurrido dentro de los refugios (Booth, 2006; Wells, 2007; Nomura *et al.*, 2009); sin embargo, los resultados encontrados en este estudio, indican que las variables macro climáticas juegan también un importante papel en tales adaptaciones, ya que el espacio ambiental de la estación seca y el periodo de actividad son notablemente distintos (Fig. 1.4). Al parecer la precipitación (Fig. 1.5A) es la variable que mejor explica la restricción en el espacio ambiental para el periodo de actividad. Más aún, considerando la prueba *U* es claro que la precipitación por sí sola no puede ser el único factor que hace a julio óptimo para la actividad de la especie, más bien es la combinación de ésta con otras variables ambientales, como sucede con la temperatura mínima (Fig. 1.5B). Varios estudios en ectotermos se han enfocado en la respuesta térmica para la adaptación (Brattstrom, 1968; Angilletta Jr *et al.*, 2002; Navas *et al.*, 2008; Niehaus *et al.*, 2012), y recientemente, dichos estudios se han vuelto comunes debido a la

TESIS TESIS TESIS TESIS TESIS

incertidumbre de cómo las especies responden biológicamente al incremento en la temperatura del aire proyectado en futuras décadas (Solomon *et al.*, 2007). Nuestros resultados sugieren que será de crítica importancia evaluar el impacto biológico a causa de los cambios en los patrones de precipitación en especies cuyos requerimientos ecológicos son similares a los de *Smilisca fodiens*. Tales cambios parecen ser una importante fuerza selectiva en la adaptación de la especie, como se ha demostrado cuando la tasa de respuesta de ciertos rasgos (i.e. conductuales, fisiológicos) incrementa los valores selectivos en los óptimos de los rangos de tolerancia ambiental de las especies, particularmente, cuando existe un incremento en la heterogeneidad espacial y temporal del ambiente entre generaciones (Gabriel y Lynch, 1992).

Considerando la importancia de la precipitación en la actividad de esta especie, se puede sugerir que el incremento en la aridez durante el Pleistoceno a lo largo de su rango de distribución geográfica, pudo haber favorecido la diferenciación dentro del grupo *Smilisca* (Duellman y Trueb, 1966). Más aún, la evolución de las respuestas conductuales ante los eventos de cambio en el clima del pasado puede anticipar como los proceso del cambio climático en curso puede impactar la distribución (Jackson *et al.*, 2000) y los periodos de actividad de las especies. Considerando que el incremento en la temperatura superficial global, a causa del cambio climático en curso, probablemente conduzca cambios en los patrones de precipitación, y que las áreas secas y áridas se volverán más áridas (Dore, 2005), a pesar de que no sepamos con certeza si la especie pueda responder fisiológicamente a tan abruptos cambios (Araújo *et al.*, 2013), en este trabajo se concluye que *Smilisca fodiens* enfrentará una reducción en su ya restrictivo periodo de actividad utilizado para alimentación y reproducción, y que sus respuestas metabólicas durante la dormancia en periodos de frío pueden estar comprometidas, afectando la persistencia de la especies. En este contexto, será de particular importancia que estudios futuros aborden el posible impacto de los cambios climáticos sobre anuros fosoriales.

## BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, R.P., Lew, D. y Peterson, A.T. (2003) Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological modelling*, 211-232.
- Angilletta Jr, M.J., Niewiarowski, P.H. y Navas, C.A. (2002) The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, **27**, 249-268.
- Araújo, M.B. y Pearson, R.G. (2005) Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, **28**, 693-695.
- Araújo, M.B., Ferri-Yáñez, F., Bozinovic, F., Marquet, P.A., Valladares, F. y Chown, S.L. (2013) Heat freezes niche evolution. *Ecology Letters*, **16**, 1206-1219.
- Bailey, R.G. (1998) *Ecoregions: the ecosystem geography of the oceans and continents*. Springer, New York, United States of America.
- Barve, N. (2008) *Tool for Partial-ROC*. Ver. 1.0. Biodiversity Institute, Lawrence, KS.
- Blaustein, A.R., Wake, D.B. y Sousa, W.P. (1994) Amphibian Declines: Judging Stability, Persistence, and Susceptibility of Populations to Local and Global Extinctions. *Conservation Biology*, **8**, 60-71.
- Booth, D.T. (2006) Effect of soil type on burrowing behavior and cocoon formation in the green-striped burrowing frog, *Cyclorana alboguttata*. *Canadian Journal of Zoology*, **84**, 832-838.
- Brattstrom, B.H. (1968) Thermal acclimation in anuran amphibians as a function of latitude and altitude. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **24**, 93-111.
- Dore, M.H.I. (2005) Climate change and changes in global precipitation patterns: What do we know? *Environment International*, **31**, 1167-1181.
- Duellman, W.E. (1999) *Patterns of Distribution of Amphibians. A Global Perspective*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, United States of America.

- Duellman, W.E. y Trueb, L. (1966) *Neotropical Hylid Frogs, Genus Smilisca*. University of Kansas, Kansas, United States of America.
- Duellman, W.E. y Trueb, L. (1986) *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, New York, United States of America.
- ESRI (1999) *ArcViewGIS*. Environmental Systems Research Institute Inc.
- Faivovich, J., Hadda, C.F.B., García, P.C.A., Frost, D.R., Campbell, J.A. y Wheeler, W.C. (2005) Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **294**, 1-240.
- Gabriel, W. (2005) How stress selects for reversible phenotypic plasticity. *J Evol Biol*, **18**, 873-83.
- Gabriel, W. y Lynch, M. (1992) The selective advantage of reaction norms for environmental tolerance. *Journal of Evolutionary Biology*, **5**, 41-59.
- Garner, M. (2010) *irr: Various Coefficients of Interrater Reliability and Agreement*. R package version 0.83.
- Grinnell, J. (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, **34**, 427-433.
- Hawkins, B.A. y Diniz-Filho, J.A.F. (2004) 'Latitude' and geographic patterns in species richness. *Ecography*, **27**, 268-272.
- Hijmans, R.J., Phillips, S., Leathwick, J. y Elith, J. (2013) *dismo: Species distribution modeling*. R package version 0.9-3. <http://CRAN.R-project.org/package=dismo>.
- Hoffman, J. y Katz, U. (1989) The ecological significance of burrowing behaviour in the toad (*Bufo viridis*). *Oecologia*, **81**, 510-513.

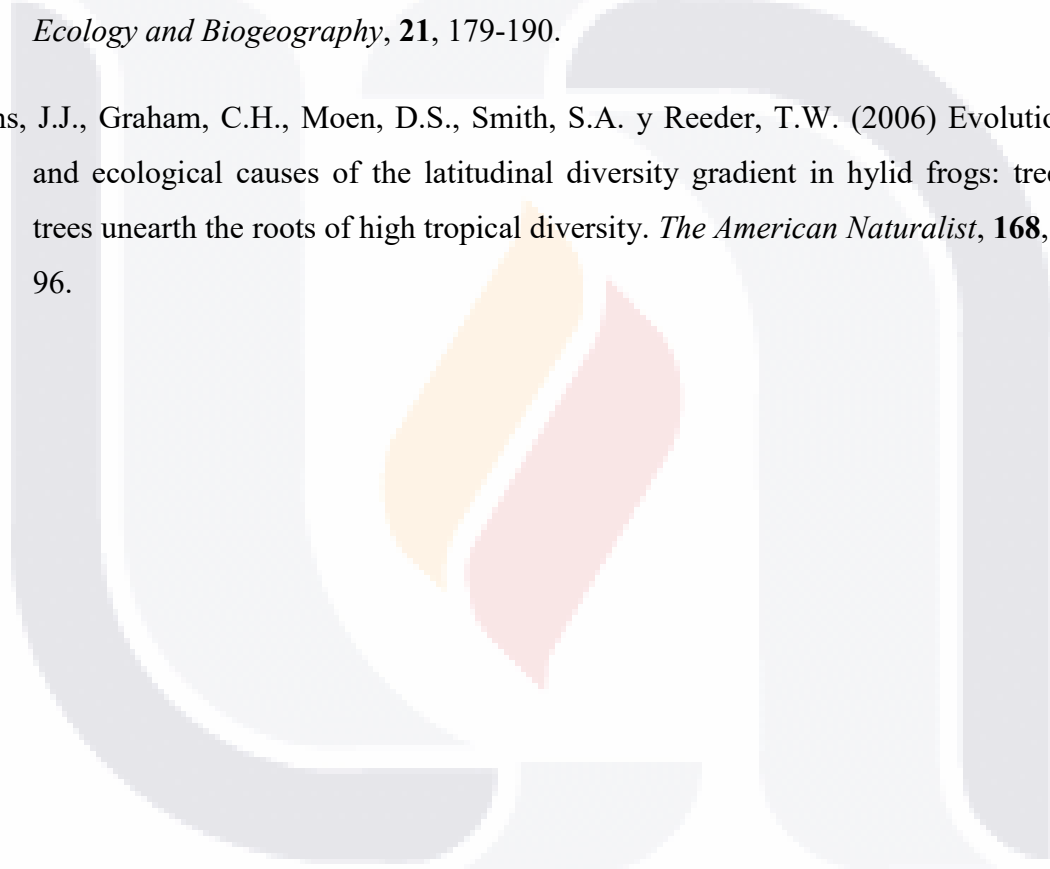


- INEGI, CONABIO y INE (2008) Ecorregiones terrestres de México. In: *Escala 1:1,000,000*. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto Nacional de Ecología, México.
- Jackson, S.T., Webb, R.S., Anderson, K.H., Overpeck, J.T., Webb, I.T., Williams, J.W. y Hansen, B.C.S. (2000) Vegetation and environment in Eastern North America during the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews*, **19**, 489-508.
- Landis, J.R. y Koch, G.G. (1977) The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics*, **33**, 159-74.
- Lawler, J.J., Shafer, S.L., Bancroft, B.A. y Blaustein, A.R. (2010) Projected Climate Impacts for the Amphibians of the Western Hemisphere. *Conservation Biology*, **24**, 38-50.
- Lutterschmidt, D.I., LeMaster, M.P. y Mason, R.T. (2006) Minimal overwintering temperatures of red-sided garter snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*): a possible cue for emergence? *Canadian Journal of Zoology*, **84**, 771-777.
- Martinez-Gordillo, D., Rojas-Soto, O. y Espinosa de los Monteros, A. (2010) Ecological niche modelling as an exploratory tool for identifying species limits: an example based on Mexican muroid rodents. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**, 259-70.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A.T. y Hargrove, W.W. (2004a) Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 305-314.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A.T. y Navarro-Sigüenza, A. (2004b) Evolution of seasonal ecological niches in the Passerina buntings (Aves: Cardinalidae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**, 1151-1157.
- Nakazawa, Y., Peterson, A.T., Martínez-Meyer, E. y Navarro-Sigüenza, A. (2004) Seasonal Niches of Nearctic-Neotropical Migratory Birds: Implications for the Evolution of Migration. *The Auk*, **121**, 610-618.

- Navas, C.A., Gomes, F.R. y Carvalho, J.E. (2008) Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: Integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **151**, 344-362.
- Niehaus, A.C., Angilletta, M.J., Jr., Sears, M.W., Franklin, C.E. y Wilson, R.S. (2012) Predicting the physiological performance of ectotherms in fluctuating thermal environments. *The Journal of Experimental Biology*, **215**, 694-701.
- Nomura, F., Rossa-Feres, D. y Langeani, F. (2009) Burrowing behavior of *Dermatonotus muelleri* (Anura, Microhylidae) with reference to the origin of the burrowing behavior of Anura. *Journal of Ethology*, **27**, 195-201.
- 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. y Kassem, K.R. (2001) Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, **51**, 933-938.
- Parra, J.L., Graham, C.C. y Freile, J.F. (2004) Evaluating alternative data sets for ecological niche models of birds in the Andes. *Ecography*, **27**, 350-360.
- Peterson, A.T. (2011) Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, **38**, 817-827.
- Peterson, A.T., Ball, L.G. y Cohoon, K.P. (2002) Predicting distributions of Mexican birds using ecological niche modelling methods. *Ibis*, **144**, E27-E32.
- Peterson, A.T., Papeş, M. y Soberón, J. (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological modelling*, **213**, 63–72.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. y Araújo, M.B. (2011) *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, New Jersey, United States of America.

- R-Core-Team (2013) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rojas-Soto, O.R., Alcántara-Ayala, O. y Navarro, A.G. (2003) Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, Mexico: a parsimony analysis of endemism and distributional modelling approach. *Journal of Biogeography*, **30**, 449-461.
- Santos-Barrera, G., Hammerson, G. y Ponce-Campos, P. (2010) *Smilisca fodiens*. Available at: [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org) (accessed 07 June 2013).
- Scachetti-Pereira, R. (2002) *Desktop GARP*. University of Kansas.
- Sears, M.W. y Angilletta, M.J. (2011) Introduction to the Symposium: Responses of Organisms to Climate Change: A Synthetic Approach to the Role of Thermal Adaptation. *Integrative and Comparative Biology*, **51**, 662-665.
- Soberón, J. (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, **10**, 1115-1123.
- Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K., Tignor, M.M.B., Henry LeRoy Miller, J. y editors (2007) *Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Stevens, G.C. (1989) The Latitudinal Gradient in Geographical Range: How so Many Species Coexist in the Tropics. *The American Naturalist*, **133**, 240-256.
- Sullivan, B.K., Bowker, R.W., Malmos, K.B. & Gergus, E.W.A. (1996) Arizona distribution of three Sonoran Desert anurans: *Bufo retiformis*, *Gastrophryne olivacea*, and *Pternohyla fodiens*. *Great Basin Naturalist*, **56**, 38-47.

- Weatherhead, P.J., Sperry, J.H., Carfagno, G.L.F. y Blouin-Demers, G. (2012) Latitudinal variation in thermal ecology of North American ratsnakes and its implications for the effect of climate warming on snakes. *Journal of Thermal Biology*, **37**, 273-281.
- Wells, K.D. (2007) *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press, Chicago, United States of America.
- Whitton, F.J.S., Purvis, A., Orme, C.D.L. y Olalla-Tárraga, M.Á. (2012) Understanding global patterns in amphibian geographic range size: does Rapoport rule? *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 179-190.
- Wiens, J.J., Graham, C.H., Moen, D.S., Smith, S.A. y Reeder, T.W. (2006) Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist*, **168**, 579-96.



## CAPÍTULO DOS

### EL HÁBITO FOSORIAL EN AMBIENTES TEMPLADOS COMO RESPUESTA ADAPTATIVA A LA CONSERVACIÓN FILOGENÉTICA DE NICHOS ECOLÓGICOS: EL CASO DEL GRUPO *Smilisca*

#### INTRODUCCIÓN

En el espacio geográfico, el nicho ecológico de una especie se define como los requerimientos climáticos y de hábitat expresados geográficamente (Grinnell, 1917). Dado que la envoltura del espacio ambiental disponible dentro de la región históricamente habitada por una especie cambia a través del tiempo, las especies podrían seguir la extensión geográfica de su nicho por desplazamientos, o bien, cambiarlo a través de respuestas evolutivas en los rasgos fisiológicos (Holt, 1990). Si bien esto puede aplicarse como generalidad, en algunos organismos como son los anfibios, se ha observado que cambios conductuales permiten conservar requerimientos climáticos y favorecer la estabilidad en intervalos fisiológicos óptimos propios de las especies (Angilletta Jr *et al.*, 2002; Wells, 2007; Navas *et al.*, 2008; Weatherhead *et al.*, 2012).

Si bien los nichos no son estáticos y pueden evolucionar (Wiens, 2004; Holt, 2009), para algunas especies la conservación de requerimientos ecológicos a través del tiempo parece ser una opción evolutivamente viable ante ambientes fisiológicamente duros (Peterson *et al.*, 2011). Algunos trabajos sobre conservadurismo de nicho coinciden con la idea de que el nicho actúa como una restricción estable a largo plazo sobre las necesidades y tolerancias fisiológicas de las especies, así como sobre sus rangos de distribución (Peterson *et al.*, 1999; Martínez-Meyer *et al.*, 2004b; Nogués-Bravo *et al.*, 2008). Bajo un enfoque filogenético, existe evidencia de un patrón general de conservadurismo de nicho a lo largo del tiempo evolutivo (Ricklefs y Latham, 1992; Peterson *et al.*, 1999; Wiens *et al.*, 2006) donde parientes muy cercanos se diferencian sólo ligeramente con respecto a las características de nichos ecológicos (Janzen, 1967).

La familia Hylidae es un grupo de ranas ampliamente representado en el Nuevo Mundo, son conocidas como ranas arborícolas ya que la mayor parte de sus integrantes cuenta con discos adhesivos en los dedos de sus patas que les permiten trepar (Duellman, 2001; Faivovich *et al.*, 2005). Distribuidos desde zonas tropicales en Sudamérica, los hílidos encuentran una barrera climática en México que impide a la mayor parte de las especies adentrarse hacia regiones templadas (Wiens *et al.*, 2006). Al parecer esto es una generalidad en especies tropicales y las causas fisiológicas que se atañen a ello son los estrechos regímenes climáticos y la limitada aclimatación térmica que se ha mantenido a lo largo de tiempos evolutivos (Janzen, 1967; Ghalambor *et al.*, 2006; Hua y Wiens, 2009).

Dentro del grupo de los hílidos del Nuevo Mundo, el clado *Smilisca* posee algunas especies cuya distribución se extienden hacia el norte en zonas templadas, más allá de los límites de la distribución general del grupo, estas especies son *S. fodiens* y *S. dentata*. Es por ello que estas especies son un sistema ideal para el análisis del papel del comportamiento en la teoría de conservadurismo de nicho. La primera llega a zonas templadas por la vertiente del Pacífico hasta llegar al sur-centro de Arizona (Sullivan *et al.*, 1996; Duellman, 2001) y *S. dentata* habita las zonas templadas de la altiplanicie mexicana hacia el norte de Jalisco y sureste de Aguascalientes (Duellman, 2001). El rango de distribución del grupo hacia el sur se continúa hacia zonas tropicales en México, Centro y Sudamérica. Por las costas del Pacífico al sur de Sinaloa y del Golfo de México en la frontera de Texas y de Tamaulipas, donde comienza la distribución de *S. baudinii*. Sigue hacia el sur de Veracruz, donde encuentra su límite norteño *S. cyanosticta* y continúa hacia Costa Rica donde ocurren *S. puma*, *S. sordida* y *S. sila*. La distribución de esta última llega hasta los valles del Río Cauca y Río Magdalena en Colombia. Finalmente el grupo alcanza el límite sureño con *S. phaeota* en las vertientes del Pacífico en Colombia y en el noroeste de Ecuador (Duellman, 2001; Fig. 2.1).

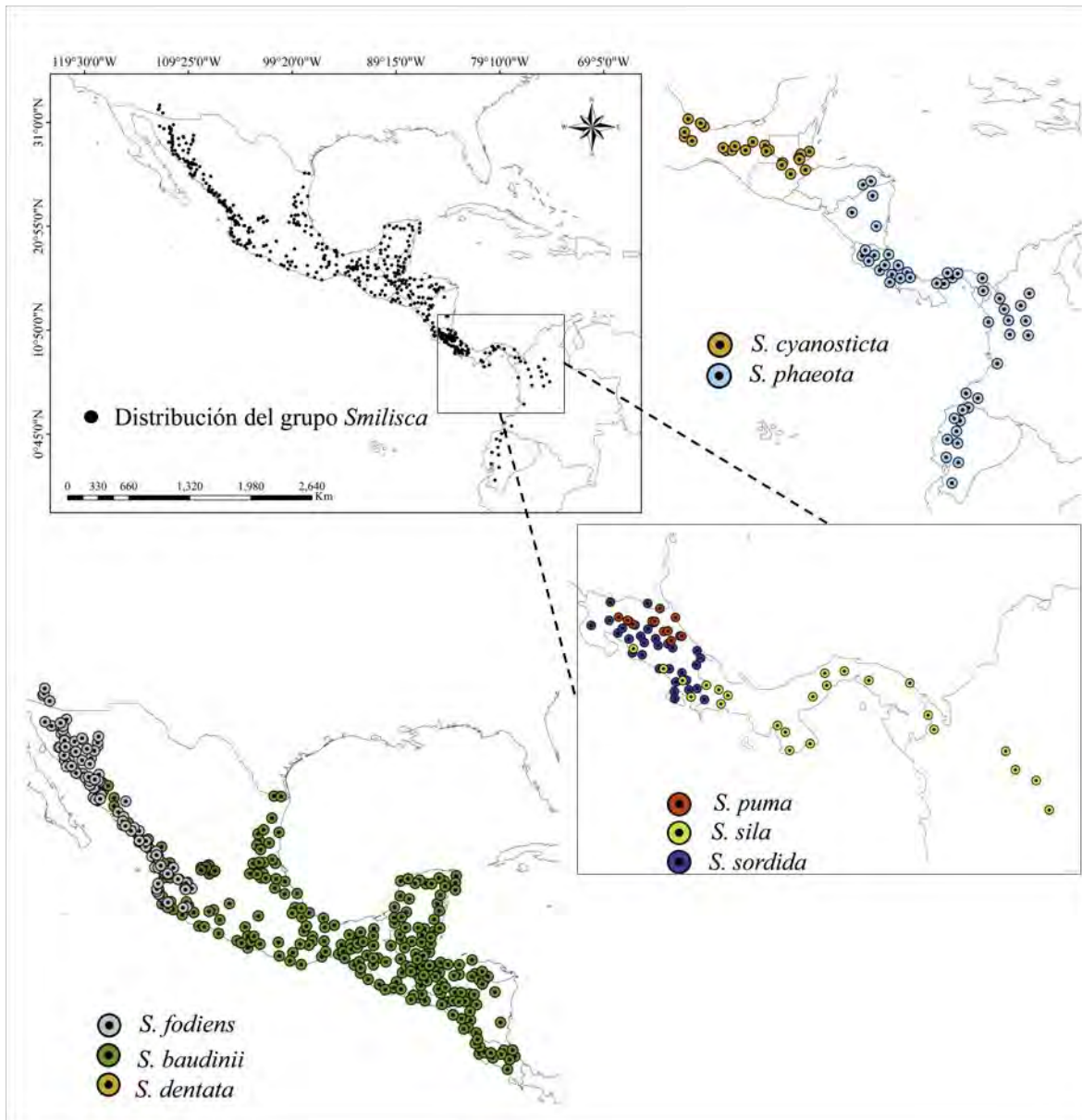


Figura 2.1. Distribución puntual del grupo *Smilisca*. La distribución del grupo abarca desde Norteamérica hasta el norte de Sudamérica. *S. fodiens* (círculos grises), *S. dentata* (círculos cafés), *S. baudinii* (círculos verdes), *S. cyanosticta* (círculos anaranjados), *S. puma* (círculos rojos), *S. sordida* (círculos azules), *S. sila* (círculos amarillos) y *S. phaeota* (círculos azul claro).

De las ocho especies del grupo, *S. fodiens* y *S. dentata* son las únicas especies que claramente habitan zonas templadas y que presentan una clara tendencia a la existencia fosorial (Duellman, 2001). Debido a características morfológicas propias de anuros de hábito cavador, ambas especies estaban anteriormente separadas de las especies arborícolas y agrupadas en el género *Pternohyla*, hasta la revisión filogenética molecular de la familia

TESIS TESIS TESIS TESIS TESIS

Hylidae realizada por Faivovich *et al.* (2005). El hábito cavador les permite refugiarse dentro de madrigueras en las que pasan por un periodo de estivación, evitando condiciones climáticas no favorables en la superficie durante cierta parte del año (Ruibal y Hillman, 1981; Sullivan *et al.*, 1996; Stebbins, 2003). En *S. fodiens* es más claro, por ejemplo, que el tiempo de actividad fuera de madrigueras durante el año, está correlacionado con el tiempo de permanencia de las condiciones climáticas óptimas a lo largo de su área de distribución (Encarnación-Luévano *et al.*, 2013). El hábito fosorial es un rasgo que evoluciona independientemente entre las familias de los anuros, lo cual se relaciona fuertemente a presiones climáticas (Wells, 2007; Nomura *et al.*, 2009); por lo tanto, podría esperarse que las especies fosoriales del grupo *Smilisca* hayan conservado las mismas preferencias climáticas, que las de las especies claramente tropicales de hábitos arborícolas, pero que gracias a la plasticidad en su comportamiento, hayan logrado adaptarse a regiones templadas. Si bien no existe evidencia de cómo fue el proceso de adaptación a dichas regiones, Duellman y Trueb (1966) sugieren que el aumento de la aridez durante el Pleistoceno, probablemente fue el ímpetu ambiental que dio lugar a la diferenciación del linaje fosorial del grupo, a partir de un ancestro común con *S. baudinii*, cuya distribución se establecía ya a lo largo de las tierras bajas del Pacífico en México.

Algunos estudios describen el papel de las variables ambientales en la conformación del nicho ecológico y en el proceso de especiación asociado a ello (Peterson *et al.*, 1999; Graham *et al.*, 2004; Martínez-Meyer *et al.*, 2004b; Warren *et al.*, 2008; Peterson, 2011), aunque sólo unos pocos trabajos han explorado la relación entre respuestas conductuales y la conservación de preferencias climáticas a través del enfoque de nicho ecológico, y todos ellos se han enfocado en grupos de gran vagilidad, como son aves y mamíferos (Martínez-Meyer *et al.*, 2004b; Martínez-Meyer *et al.*, 2004a; Nakazawa *et al.*, 2004). Hasta ahora, en especies consideradas de poca vagilidad, no se había estudiado dicha relación y la importancia que pueden tener ciertos rasgos funcionales, como lo es la conducta, en la conservación del nicho entre especies cercanamente relacionadas. Se ha sugerido que los nichos ecológicos tienden a permanecer relativamente constantes a lo largo de escalas de tiempo evolutivo y del espacio; por lo tanto, los cambios observados en las distribuciones geográficas del pasado a la actualidad, son respuestas de las especies a cambios climáticos



TESIS TESIS TESIS TESIS TESIS

globales y pueden proveer una prueba directa de las hipótesis de conservación de nicho (Martínez-Meyer *et al.*, 2004b).

La **hipótesis** que guía este capítulo es que las especies fosoriales del grupo *Smilisca* conservan las mismas preferencias climáticas de las especies arborícolas del grupo, gracias al desarrollo del hábito cavador y consecuente adaptación a regiones templadas. Para probar la hipótesis de conservación de nicho el **objetivo** de este capítulo fue la comparación de los nichos de las especies arborícolas y fosoriales del grupo a través de pruebas de similitud así como la comparación de las distribuciones geográficas en dos periodos de cambio climático en el pasado considerando la temporalidad en la actividad de las especies fosoriales.

## MÉTODOS

Dentro de un esquema geográfico para el análisis de los nichos ecológicos (BAM; Barve *et al.*, 2011; Peterson *et al.*, 2011), los límites del nicho observado se definen con base al conjunto de ambientes asociados al área que ha sido históricamente accesible para las especies (M); de tal forma que cualquier cambio en M generará cambios en el nicho observable (Peterson *et al.*, 2011); por tanto, con respecto a la evaluación de similitud de nichos, la pregunta es si dos nichos son más similares dado el conjunto de ambientes disponibles o accesibles para ambas especies (Escobar *et al.*, en prep.).

El análisis de similitud climática de los nichos ecológicos de las especies del grupo, se realizó bajo dos escenarios, el primero en el que las especies fosoriales (*Smilisca fodiens* y *S. dentata*) presentan un nicho anual, asumiendo artificialmente que la actividad es durante todo el año; y un segundo escenario en el que se considera al nicho estacional realmente observado y donde la actividad se limita a cinco meses del año: junio, julio, agosto, septiembre, y octubre. El objetivo es demostrar que al comparar el nicho estacional de las especies fosoriales con el nicho anual de especies arborícolas, la similitud será mayor que lo esperado por el azar. En ambos escenarios el nicho ecológico obtenido se contrastó con el nicho anual de las especies arborícolas del grupo (*S. baudinii*, *S. cyanosticta*, *S. phaeota*, *S. sila*, *S. puma* y *S. sordida*). Se utilizaron dos métodos para el análisis de similitud: la prueba de similitud de fondo o “background” (Warren *et al.*, 2008) y la prueba

de áreas de traslape ambiental o “*Similarity test subject to M-overlapping environments*” (Escobar *et al.*, *en prep.*). El primero estima la cantidad de traslape entre los nichos de un par de especies, considerando las condiciones ambientales dentro de las áreas accesibles y disponibles para cada una de ellas y representada por modelos nulos generados al azar (Warren *et al.*, 2008). El segundo permite evaluar el grado de similitud entre los nichos descritos únicamente por las localidades de ocurrencia que caen en las regiones de las M’s con ambientes compartidos por las especies en comparación (Escobar *et al.*, *en prep.*).

Finalmente, se analizó la correspondencia geográfica de la distribución potencial de las especies fosoriales en reconstrucciones paleoclimáticas. Tomando como referencia la distribución potencial de la única especie arborícola del grupo con el rango latitudinal más norteño, *S. baudinii*, se comparó el área predicha para las especies fosoriales (*S. fodiens* y *S. dentata*) asumiendo un nicho anual y cuando se asume el nicho estacional para ambas especies. Las reconstrucciones paleoclimáticas son transferencias de los nichos ecológicos construidos bajo condiciones climáticas actuales (1950-2000), hacia el Último Máximo Glacial (LGM, por sus singlas en inglés) ocurrido hace ~22,000 años, y hacia el Último Inter Glacial (LIG, por sus siglas en inglés) cuya información climática incluye un periodo de ~130,000 años. Se analizaron las transferencias geográficas del nicho ecológico bajo estos escenarios climáticos, para determinar la potencial correspondencia latitudinal de las áreas potenciales observadas en el pasado.

#### *Datos biológicos y ambientales*

Los datos de ocurrencia fueron obtenidos de colecciones biológicas en línea (i.e. Global Biodiversity Information, GBIF; Herpetological Collection Networks, HerpNet; Unidad Informática para la Biodiversidad, UNIBIO, UNAM) y literatura publicada (Duellman, 1970; Sullivan *et al.*, 1996; Duellman, 2001). Todos los registros fueron verificados en ArcGIS 10.1 (ESRI 2011) y para el caso de aquellos sin coordenadas pero con información sobre su localidad se les asignó referencia geográfica a través de gaceteros digitales (BioGeomancer, <http://www.biogeomancer.org>; Georeferencing Calculator, <http://manisnet.org/gci2.html>). El total de datos de ocurrencia utilizados en los análisis para cada una de las especies, es el siguiente: *S. fodiens*, 121; *S. dentata*, 8; *S. baudinii*, 311; *S. cyanosticta*, 30; *S. sila*, 30; *S. puma*, 11; *S. sordida*, 43; y *S. phaeota*, 58. Los conjuntos de

datos con más de 25 datos de presencia fueron divididos en subconjuntos seleccionados aleatoriamente, el 80% se utilizó para la construcción del modelo y el 20% restante se utilizó en la evaluación de su desempeño. Los modelos de *S. fodiens* y *S. puma* se construyeron con la totalidad de los datos de ocurrencia disponibles.

Toda la información ambiental se recopiló de la base datos climática WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005; <http://www.worldclim.org/>), a una resolución espacial de 2.5 min (~4.73 km<sup>2</sup>). La construcción de modelos se realizó considerando 11 variables climáticas (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Variables climáticas utilizadas en la construcción de los modelos.

<b>Variables incluidas</b>	
BIO1	Temperatura Media Anual
BIO2	Rango Diurno Medio
BIO3	Isotermalidad
BIO4	Estacionalidad en la Temperatura
BIO5	Temperatura Máxima del Mes más Caliente
BIO6	Temperatura del Mes más Frío
BIO7	Rango Anual de Temperatura
BIO12	Precipitación Anual
BIO13	Precipitación del Mes más Húmedo
BIO14	Precipitación del Mes más Seco
BIO15	Estacionalidad de la Precipitación

Para los modelos de nicho estacional se utilizó la información climática mensual de temperatura mínima, temperatura máxima, temperatura media y precipitación total correspondientes a junio, julio, agosto, septiembre y octubre; y con esta información se construyeron las 11 variables climáticas (Tabla 2.1.) con base a lo descrito en O'Donnell e Ignizio (2012). Las variables ambientales correspondientes al periodo del LGM utilizadas en este trabajo son simulaciones generadas por el modelo climático acoplado Community Climate System Model Version 4.0 (CCSM4) disponible en WorldClim, cuya escala fue

reducida y calibrada tomando como base el clima actual. La información ambiental para el periodo del LIG es una simulación generada por el modelo climático descrito en Otto-Bliesner *et al.* (2006) y disponible en WorldClim a una resolución de 30 arco-segundos, pero re-escalada a 2.5 min en ArcView 10.1 (ESRI, 2011).

#### *Modelado de nicho ecológico*

Para la construcción de los modelos de nicho ecológico se utilizó el enfoque de máxima entropía a través del programa Maxent (Versión 3.3.3.e: Phillips *et al.*, 2006) el cual ajusta una distribución de probabilidad de los datos de ocurrencia de las especies a un conjunto de píxeles a lo largo del área de estudio sujeta a ciertas restricciones. En el modelado de nicho ecológico dichas restricciones son los valores esperados para cada característica, que coinciden con el promedio empírico. En la construcción del modelo se utilizó el 80% de los datos asignados para entrenamiento, ningún porcentaje de datos de presencia se asignó para evaluación dentro de Maxent. Los parámetros utilizados fueron los predeterminados en el programa Maxent (valor de regularización= 1, número máximo de puntos para el “background”= 10000, valor máximo de iteraciones= 500 y umbral de convergencia= 0.00001) y deshabilitando las opciones de “sujeción (Clamplng)” y “extrapolación” para asemejar el modo de “interrupción” durante las proyecciones a otros ambientes (Owens *et al.*, 2013). Para convertir el mapa probabilístico de salida de Maxent en un mapa binario, se utilizó un umbral de corte de  $E=10\%$  de los datos ocurrencia utilizados durante la calibración (Peterson *et al.*, 2011).

Los modelos fueron calibrados en regiones geográficas históricamente accesibles para las especies. Dicha regiones de calibración o de accesibilidad (M's sensu Soberon y Peterson, 2005; Barve *et al.*, 2011) se delimitaron considerando rasgos en la historia de vida de cada una de las especie así como límites geográficos de ecorregiones propuestas por Olson *et al.*, (2001). Tanto en el análisis de similitud como en las reconstrucciones paleoclimáticas, una vez calibrados los modelos, éstos fueron proyectados a una región geográfica de mayor extensión que la región de calibración, dicha extensión circunscribe la totalidad de las áreas de calibración de las especies del grupo (Apéndice 1).

Para especies con más de 25 datos de ocurrencia, la evaluación de la significancia de los modelos se realizó con base al radio del área bajo la curva (AUC) (Peterson *et al.*, 2008) ROC o “Receiver Operating Characteristic” (Barve, 2008), la cual relaciona las medidas de sensibilidad y especificidad evaluando errores de omisión y comisión. Para las especies *Smilisca dentata* y *S. puma* la evaluación de significancia se realizó utilizando el enfoque  $n-1$  jackknife (o “dejar uno fuera”) sugerido para tamaños de muestra pequeños (Pearson *et al.*, 2007). En este proceso, la significancia de los modelos se evalúa considerando la habilidad predictiva de “ $n$ ” modelos, donde “ $n$ ” es equivalente a la cantidad de datos de ocurrencia disponibles para la especie. Los modelos se construyen al excluir una localidad a la vez y se evalúa el éxito de cada modelo de incluir o no en el área predicha a la localidad excluida durante su construcción. Dada la cantidad de “ $n$ ” modelos construidos, los posibles casos de éxito o fracaso (donde éxito=1 y fracaso=0) son clasificados de acuerdo a la evidencia que proporcionan contra el supuesto de asignación aleatoria. El cálculo del valor  $P$  se realizó con base en pruebas de criterio y distribución de probabilidades utilizando el script de Pearson *et al.* (2007). El script evaluó los casos de éxito ó fracaso (1/0) con base en los valores de la fracción del área total de estudio predicha presente de acuerdo al umbral de corte que considera e incluye todos los datos de presencia utilizadas durante la construcción del modelo, umbral conocido como “Mínimum Training Presence” (MTP).

#### *Prueba de similitud de “background”*

El primer método aplicado fue el propuesto por Warren *et al.* (2008), en el cual se utilizan los índices de Schoener ( $D$ ) y Hellinger ( $I$ ) así como una prueba de similitud de fondo o “background” para estimar la similitud entre los nichos de dos especies. Con esta prueba se incorpora la heterogeneidad ambiental descrita por las localidades de ocurrencia, del espacio geográfico que las rodea (Warren *et al.*, 2008) y del área que se considera ha sido históricamente accesible para la especie (región M descrita anteriormente). La evaluación de similitud se da con base a una distribución de probabilidad definida en un espacio geográfico, en la cual  $p_{X,i}$  (o  $p_{Y,i}$ ) es la probabilidad asignada por un modelo de nicho ambiental (ENM, por sus siglas en inglés) para la especie X (o Y) en una celda  $i$ . Considerando que  $N_X$  y  $N_Y$  indican el número de celdas en el área de estudio para la especie

TESIS TESIS TESIS TESIS TESIS

X y Y, y que  $n_X$  y  $n_Y$  indican el número de celdas en las que se sabe habita la especie, la prueba de similitud de “background” compara la similitud observada de los ENMs de X y Y (valores  $I$  y  $D$ ) con la distribución de similitudes obtenida al comparar el ENM de X con el ENM generado al elegir celdas  $n_Y$  al azar de entre las celdas  $N_Y$  del área de estudio para Y. Después se repite la prueba en dirección opuesta, comparando los valores de  $I$  y  $D$  entre X y Y con la distribución de similitudes de un ENM derivado de la elección de puntos al azar del área de estudio de X. El análisis se repitió 100 veces en cada dirección para construir una distribución de valores de  $I$  y  $D$  esperada entre un ENM generado al usar datos de ocurrencia reales y otro generado de datos aleatorios. El traslape de nicho fue calculado con base a los índices  $I$  y  $D$  a través de la función “niche.overlap” del paquete PHYLOCLIM (Heibl y Calenge, 2013).

Debido a que era de interés identificar las situaciones en las que los nichos son significativamente diferentes; es decir, cuando el traslape entre un par de especies es menos similar que lo esperado al azar (partiendo de la hipótesis nula que las dos especies tienen nichos similares a lo esperado por el azar). Por lo tanto, la hipótesis nula se rechazó cuando los valores observados de  $I$  y  $D$  cayeron fuera o dentro del 5% de los valores más bajos de la distribución de similitud de ambas especies. Para ambos índices de similitud los resultados fueron similares, por lo que sólo se muestra el resultado correspondiente al índice de Schoener ( $D$ ). El resultado final son dos matrices de datos, donde la primera muestra las comparaciones de nicho cuando las especies fosoriales son consideradas de actividad anual y la segunda matriz cuando las especies fosoriales restringen su actividad a sólo cinco meses en el año, considerado como un nicho estacional. Cada matriz consta de 56 casillas cuya tonalidad, se asignó de acuerdo a la decisión tomada con base a la comparación entre los valores de similitud observados y las distribuciones de similitud para ambas especies. Una casilla gris significa que la hipótesis nula fue aceptada para la comparación entre ese par de especies; y por el contrario, una casilla en negro si la decisión fue que el nicho de ambas especies es menos similar que lo esperado por el azar.

*Prueba de similitud en áreas de traslape ambiental o “Similarity test subject to M-overlapping environments”*

Esta prueba permite evaluar el grado de similitud entre los nichos descritos únicamente por las localidades de ocurrencia, que caen en las regiones de las M's con ambientes compartidos por las especies en comparación (Escobar *et al.*, en prep.) (Fig. 2.2). Para generar y visualizar los ambientes compartidos se utilizó el programa NicheA (Qiao *et al.*, 2013; Escobar y Qiao, 2014). En este programa se construyeron elipsoides de volumen mínimo para cada uno de los tres componentes principales derivados de las 11 variables ambientales seleccionadas para el estudio y que explicaron más del 95% de la varianza de los datos (Escobar *et al.*, 2014; Escobar y Qiao, 2014). La región de traslape ambiental entre estos componentes fue proyectada al espacio geográfico, para determinar el área de estudio y las localidades de ocurrencia utilizadas para determinar el grado de similitud de los nichos entre las especies (Fig. 2.2) (Escobar *et al.*, en prep.). Se utilizó únicamente la información ambiental de los datos de ocurrencia que cayeron geográficamente dentro del área de ambientes compartidos. Para determinar la correspondencia geográfica entre dicha área de ambientes compartidos y los datos de ocurrencia se utilizó ArcGis 10.1 (ESRI, 2011). Los resultados se presentan como gráficas de distribución del rango ambiental dentro de cada M y la tendencia ambiental de los datos de ocurrencia que caen en las áreas de ambientes compartidos. El objetivo fue determinar si la tendencia ambiental de una especie arborícola, traslapa con la observada para una especie fosorial considerando un nicho estacional (actividad limitada a cinco meses), por el contrario, la tendencia ambiental será disímil cuando se pone a prueba un nicho anual para la especie fosorial.

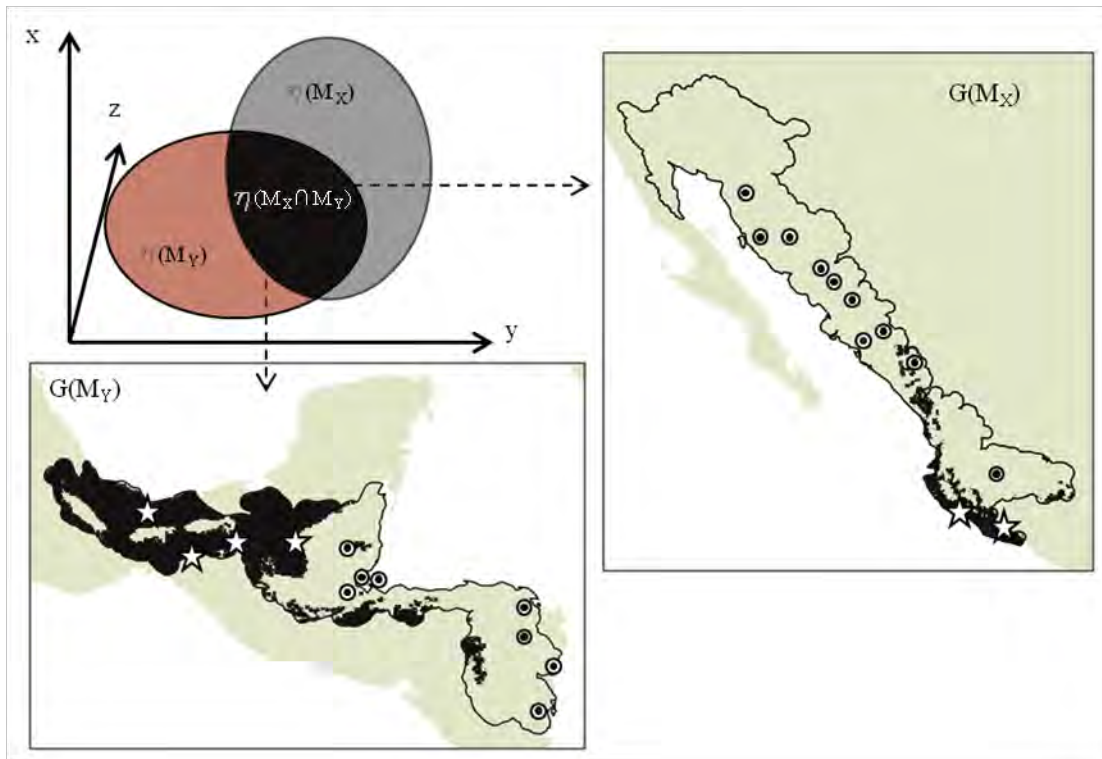


Figura 2.2. Esquema del procedimiento para la prueba de similitud en “áreas de traslape ambiental”. Los elipsoides de volumen mínimo en tres dimensiones se construyen con base a los ambientes asociados al área de calibración o M de cada especie ( $\eta M_X$ , elipsoide en gris;  $\eta M_Y$ , elipsoide en rojo). El área ambiental de traslape entre ambas elipsoides ( $\eta M_X \cap M_Y$ ) es proyectada en la geografía para identificar las áreas de traslape ambiental (en negro) en la M de cada par de especies en comparación. Del total de los datos de ocurrencia para cada especie (estrellas y círculos) esta prueba únicamente considera las ocurrencias que son coincidentes con el área de traslape ambiental (estrellas).

## RESULTADOS

Geográficamente los datos de ocurrencia registrados y utilizados en este trabajo para el grupo *Smilisca*, indican una amplia distribución en tierras bajas del continente Americano, cuyos hábitats se caracterizan por ambientes séricos en Norteamérica (donde comienza la distribución de *S. fodiens*), y por ambientes tropicales presentes desde la costa del Pacífico al norte de Sudamérica (donde finaliza la distribución de *S. phaeota*) (Fig. 2.1). Si no fuera por la amplia distribución de *S. baudinii*, la continuidad geográfica del grupo se vería truncada por tres grandes regiones biogeográficas; el Eje Volcánico, la Depresión del Balsas y la Sierra Madre del Sur. Entonces, a excepción de *S. baudinii*, dicho espacio de transición separa a las especies fosoriales de ambientes séricos, *S. fodiens* y *S. dentata*, del



resto de las especies arborícolas que habitan ambientes tropicales. De las seis especies arborícolas únicamente *S. baudinii* se adentra en ambientes séricos, traslapando su distribución con la parte sureña de los registros de presencia de *S. fodiens*. A pesar de la cercanía geográfica de los registros de ocurrencia encontrados para las especies fosoriales, existe una barrera geográfica, específicamente altitudinal, dada por las elevaciones del Eje Volcánico y la Sierra Madre Occidental, que define ambientes asociados a la costa del Pacífico Mexicano habitados por *S. fodiens* y los correspondientes al Altiplano Potosino, donde se distribuye *S. dentata*.

#### *Similitud climática de los nichos ecológicos*

Los modelos de nicho generados para *S. fodiens*, *S. baudinii*, *S. cyanosticta*, *S. phaeota*, *S. sila* y *S. sordida* mostraron un mejor desempeño que lo esperado por el azar ( $p < 0.001$ ). Los valores del radio del Área Bajo la Curva (AUC) van de 1.21 (*S. phaeota*) a 1.88 (*S. sordida*) (Apéndice 2). De igual manera, los modelos de nicho generados para las especies con menos de 25 localidades, *S. dentata* y *S. puma*, se desempeñaron mejor que lo esperado por el azar ( $p < 0.001$ ) (Apéndice 2).

Con la prueba de similitud de “background” se obtuvieron 56 pruebas cruzadas del grado de similitud entre los nichos. De estas pruebas 30 corresponden a pruebas cruzadas entre especies de hábitos arborícolas y las 26 pruebas restantes corresponden a la comparación de los nichos de especies fosoriales con especies arborícolas. Son estas últimas pruebas las que atraen la atención en el análisis de los resultados, dado que el objetivo de este trabajo fue demostrar que la similitud del nicho entre especies fosoriales y especies arborícolas se incrementa cuando el nicho de las fosoriales se restringe a ciertos meses en el año (i.e. nicho estacional). Cuando se asumió artificialmente un nicho anual para las especies fosoriales y se comparó con el nicho anual de especies arborícolas, en la mayoría de las comparaciones relacionadas a estas 26 pruebas, los valores observados de similitud para *I* y *D* cayeron en el 5% de los valores más bajos de la distribución de similitud (ejemplos, Fig. 2.3a, c y e) (Apéndice 3 y 4), es decir, los nichos comparados son más diferentes de lo esperado por el azar. Por el contrario, cuando se asumió un nicho estacional para las especies fosoriales, la cantidad de comparaciones que resultan más diferentes de lo esperado por el azar, disminuye, ya que los valores observados de similitud

caen por arriba del 5% de los valores más bajos de la distribución de similitud (Fig. 2.3d y f) (Apéndice 3 y 4), indicando nichos más similares de lo esperado por el azar.

Al asumir que las especies fosoriales presentan un nicho anual para su actividad fuera de madrigueras, la prueba de similitud de “background” arrojó resultados en los valores de *I* y *D* que indican que los nichos son más diferentes de lo esperado por el azar con respecto a todas las especies consideradas de hábitos arborícolas. El nicho de *S. dentata*, cuya distribución recae en el altiplano zacatecano-potosino y que habita matorral xerófilo (Fig. 2.1), es más diferente que lo esperado por el azar para todas las especies de hábitos arborícolas (casillas negras en Fig. 2.4A). Cabe resaltar la similitud encontrada en el nicho de *S. dentata* con el nicho de *S. fodiens*, ambas especie de hábitos fosoriales (casilla gris en Fig. 2.4A). Por su lado, el nicho anual de *S. fodiens* fue más similar de lo esperado por el azar con respecto al nicho de dos de las especies de hábitos arborícolas, *S. baudinii* y *S. cyanosticta* (casillas grises en Fig. 2.4A), especies cuya área de distribución recae en su mayor parte dentro de México (Fig. 2.1).

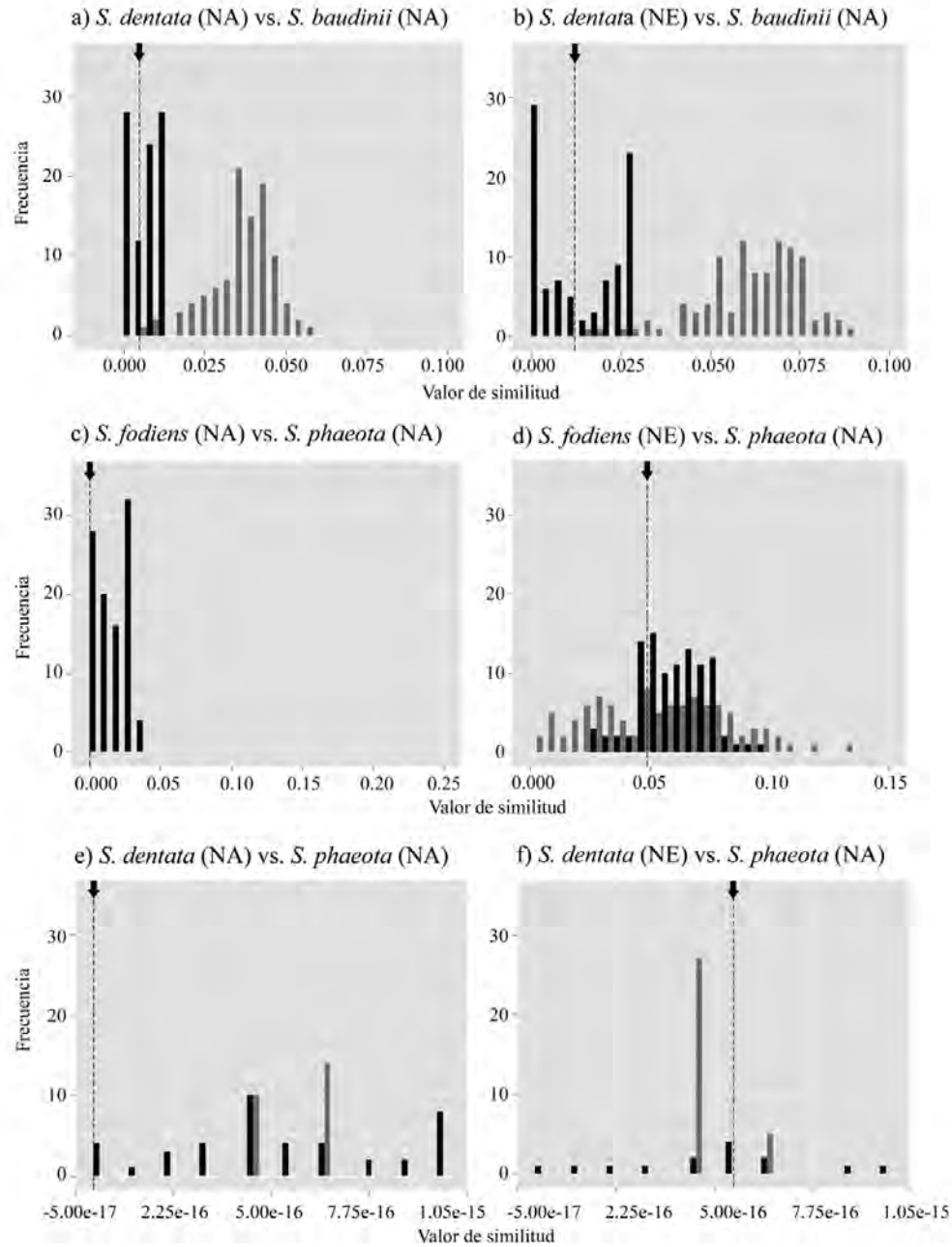


Figura 2.3. Tres ejemplos de la prueba de similitud de “background” en los que se muestra el traslape en los nichos comparados. El primero ejemplo corresponde a la comparación entre el nicho anual (NA) de *S. baudinii*, especie arbórea de amplia distribución, contra el NA de *S. dentata* (a) y el nicho estacional (NE) de esta misma especie (b). El segundo ejemplo corresponde a la comparación del NA de *S. phaeota*, especie arbórea con distribución al centro y sudamérica, contra el NA (c) y el NE de *S. fodiens* (d). Finalmente, se muestra la comparación entre el NA de *S. phaeota* y el NA y NE de la otra especie fosorial *S. dentata*. Los histogramas muestran la frecuencia en los valores de similitud de Schoener *D*. Las barras grises indican la similitud encontrada al comparar el nicho de la especie A con la distribución de similitudes de la especie B y las barras negras la similitud cuando se compara el nicho de la especie B con la distribución de similitudes de la especie A. Las flechas señalan el valor observado entre ambas especies.

Cuando se asume un nicho estacional para las especies de hábitos fosoriales, el número de comparaciones entre especies fosoriales y arborícolas que indican nichos más similares que lo esperado por el azar, incrementa. Para las comparaciones relacionadas con la especie fosorial *S. dentata*, la mitad de las pruebas positivas para nichos diferentes, cambian a una decisión de mayor similitud, tal es el caso de las comparaciones realizadas con *S. cyanosticta*, *S. phaeota* y *S. sordida* (casillas grises en Fig. 2.4). Y en el caso de *S. fodiens*, de las cuatro pruebas positivas para nichos diferentes, tres reflejan un cambio de decisión, esto es que los nichos son más similares que lo esperado al azar; esto se encontró en las pruebas con las especies arborícolas, *S. phaeota*, *S. puma* y *S. sordida* (casillas grises en Fig. 2.4B).

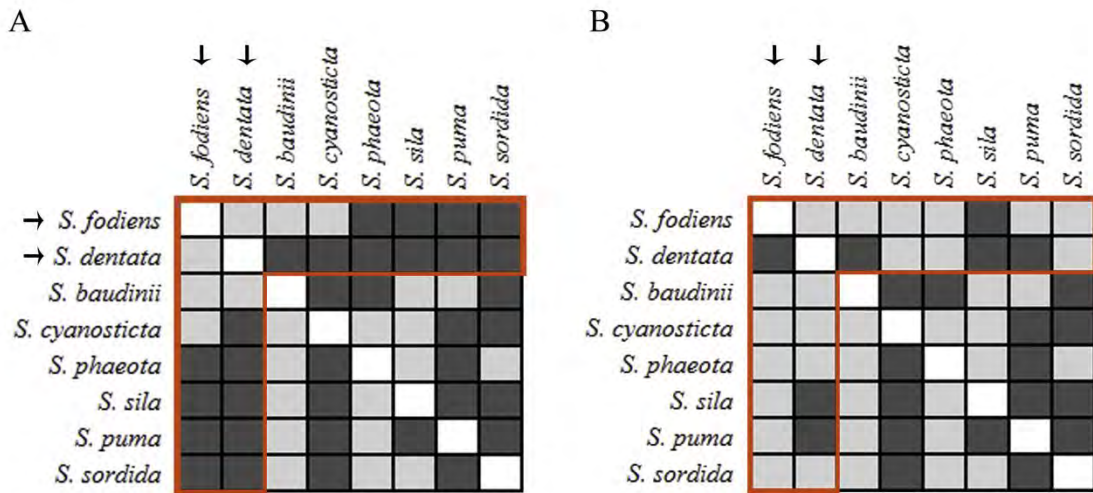


Figura 2.4. Matrices de resultados de la prueba de similitud de “background”. Se muestran las comparaciones de nicho bajo dos escenarios: A) cuando las especies fosoriales son consideradas artificialmente de actividad anual y B) cuando son consideradas como de actividad estacional. Para ambos índices de similitud los resultados fueron similares, por lo que se muestran los correspondientes al índice de Schoener (*D*). Las celdas en gris indican que los nichos son más similares de lo esperado por el azar y las celdas en negro indican que las especies en comparación tienen nichos menos similares que lo esperado por el azar. El triángulo superior de las matrices, indica la decisión tomada al comparar la similitud entre el nicho de *Sp. 1* con la distribución de similitudes de *Sp. 2*, y el triángulo inferior presenta los resultados de comparar la similitud de *Sp. 2* con respecto a la distribución de similitudes de *Sp. 1*. Las filas y columnas delimitadas con rojo, indican las comparaciones de mayor interés, ya que son comparaciones entre especies fosoriales y especies arborícolas.

En la prueba de “similitud en áreas de traslape ambiental” el análisis se tornó inconcluso. Dado que la prueba se restringe a regiones con ambientes similares, el análisis es dependiente de un número estadísticamente significativo de ocurrencias que caigan dentro de dichas regiones. Es por esto que en el caso de la especie fosorial *S. dentata* la hipótesis no pudo ser probada. Por otro lado, de las seis comparaciones potenciales de *S. fodiens* con especies arborícolas, únicamente en dos de ellas, *S. baudinii* y *S. cyanosticta*, fue posible poner a prueba la hipótesis, ya que se logró contrastar el resultado obtenido cuando se asume nicho anual (Fig. 2.5A) con el resultado cuando se supone nicho estacional (Fig. 2.5B). En la comparación con *S. baudinii* mostró que el traslape en las tendencias climáticas es evidente para ambos supuestos, lo que evidencia similitud de nicho (Apéndice 5). Si bien este resultado concuerda con el obtenido en la prueba de similitud de “background” (Fig. 2.4), el resultado obtenido en la comparación con *S. cyanosticta* es diferente (Fig. 2.6). Cuando en la prueba “background” se encontró similitud de nicho en ambos supuestos (Fig. 2.4), en la prueba de “similitud en áreas de traslape ambiental” los nichos fueron menos similares que lo esperado por el azar cuando se asume anualidad en el nicho (Fig. 2.6A).

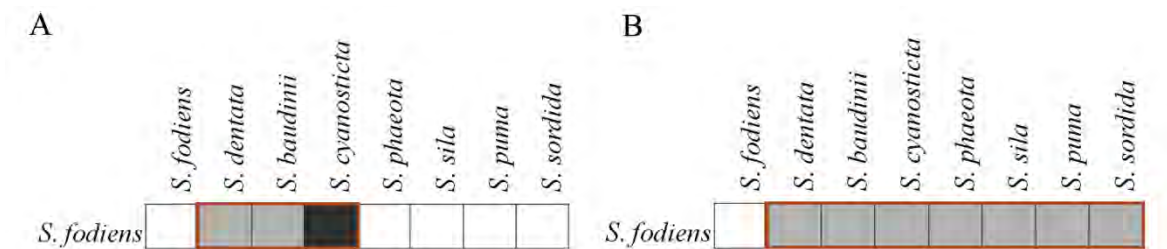


Figura 2.5. Matrices de resultados de la prueba de similitud en “áreas de traslape ambiental”. Se muestran las comparaciones de nicho bajo dos escenarios: A) cuando las especies fosoriales son consideradas de actividad anual y B) cuando son consideradas como de actividad estacional. Las únicas comparaciones logradas con esta prueba se delimitan en color rojo. Las casillas en gris representan comparaciones donde la tendencia ambiental para un par de especies es similar, por el contrario, las casillas en negro representan comparaciones donde la tendencia ambiental es disímil.

Para *S. fodiens* se logró generar el resultado de la prueba de similitud asumiendo estacionalidad en su nicho en cuatro comparaciones más, esto fue con las especies arborícolas *S. phaeota*, *S. sila*, *S. puma* y *S. sordida*. En todos estos casos se observó

traslape en las tendencias ambientales, lo cual sugiere similitud de nicho (Fig. 2.5) (Apéndice 6). Esto difiere en la prueba de similitud de “background” únicamente con el resultado obtenido en la comparación con *S. sila*, en la cual se encontraron nichos menos similares que lo esperado por el azar (Fig. 2.4).

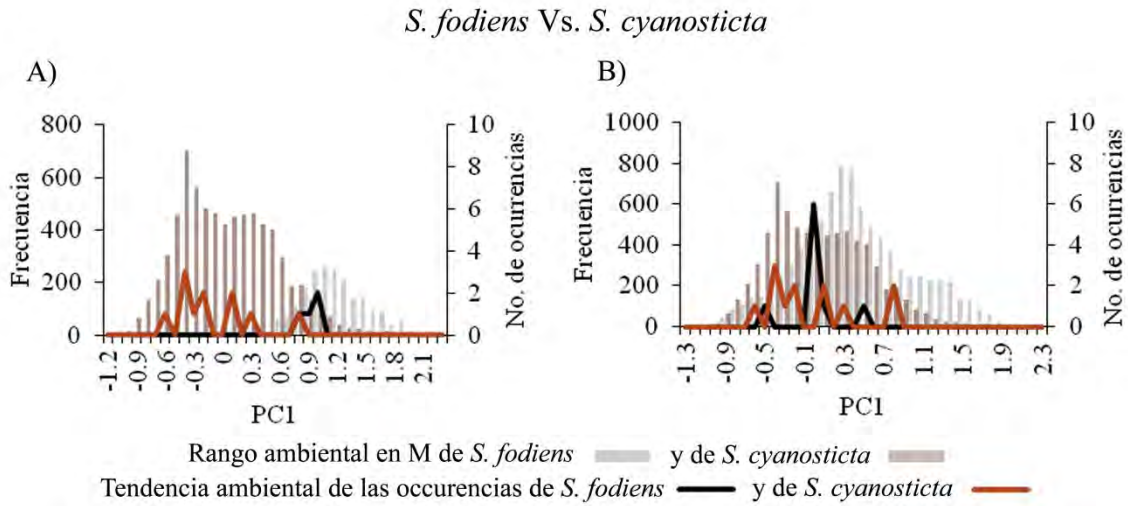


Figura 2.6. Representación gráfica del grado de similitud entre la tendencia ambiental de *S. fodiens* y *S. cyanosticta*. La comparación del grado de similitud se presenta bajo dos escenarios: A) cuando *S. fodiens* es considerada de actividad anual y B) cuando es considerada como de actividad estacional. En cada gráfica se observa la distribución del rango ambiental dentro de cada M (barras grises para *S. fodiens* y barras rojas para *S. cyanosticta*) así como la tendencia ambiental descrita únicamente por los datos de ocurrencia que caen en las áreas de ambientes compartidos (Línea negra para *S. fodiens* y línea roja para *S. cyanosticta*). Nótese que las tendencias ambientales son diferentes cuando se considera a *S. fodiens* como de actividad anual (A) y el grado de similitud incrementa cuando se considera su actividad estacional (B).

### Correspondencia geográfica de los nichos ecológicos en reconstrucciones paleoclimáticas.

Al analizar la correspondencia geográfica de los nichos ecológicos considerando la estacionalidad en la actividad de las especies fosoriales, se encontró un notable contraste entre el rango latitudinal alcanzado por dichas especies, cuando se asume un nicho anual que cuando se supone un nicho estacional. La distribución geográfica de *Smilisca fodiens*, cuando se asume nicho anual, se ubica por encima de la latitud alcanzada por la especie arborícola *S. baudinii* y se mantiene así a través del tiempo (Fig. 2.7a, b). La diferencia estadística entre las medias de los datos de latitud para ambas especies es significativa tanto

para la proyección de las condiciones actuales como para las condiciones climáticas de ~22,000 años (LGM) y las de ~130,000 años (LIG) (Fig. 2.8).

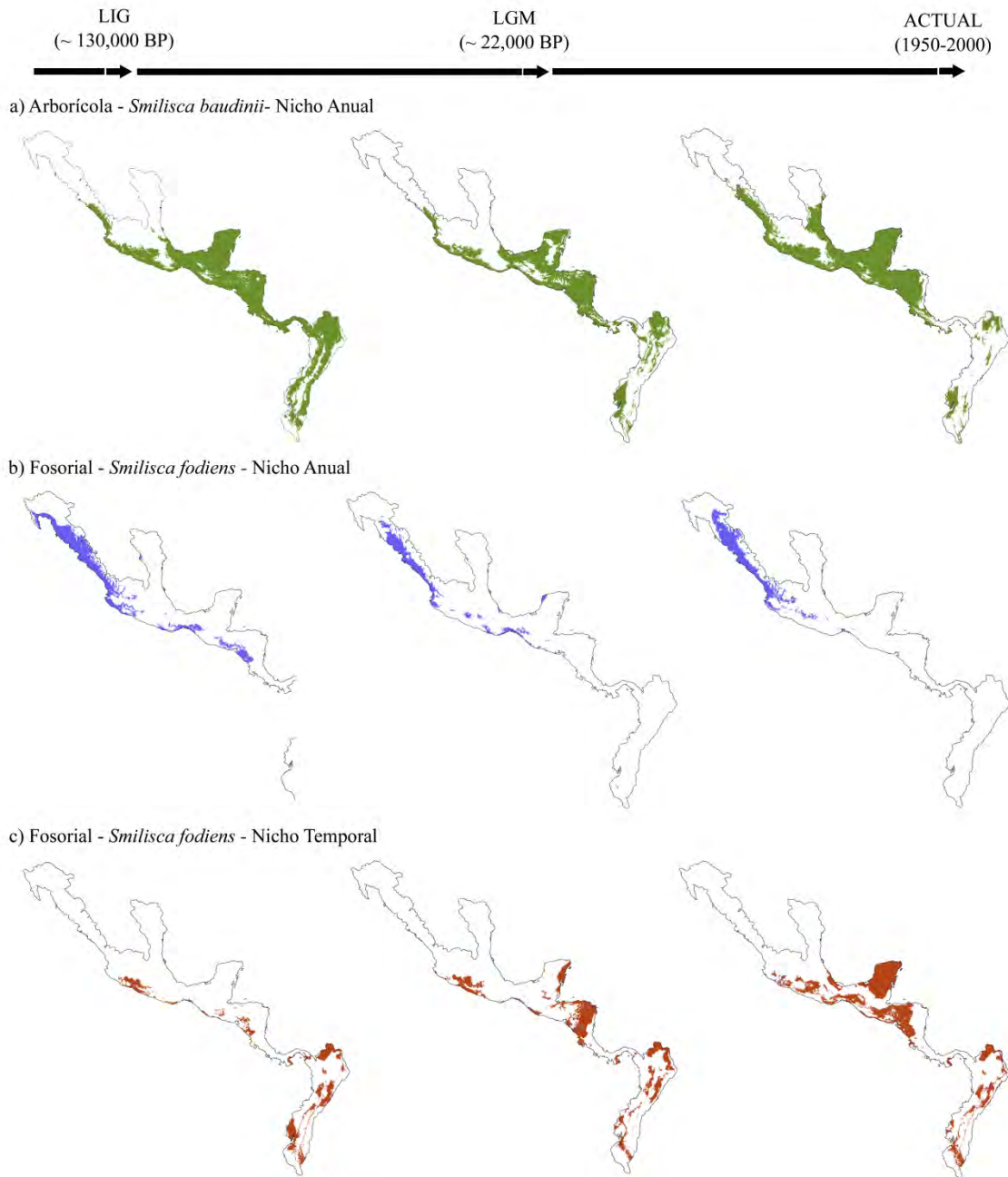


Figura 2.7. Correspondencia geográfica de los nichos ecológicos de *S. fodiens* y *S. baudinii* en reconstrucciones paleoclimáticas. Se muestra la distribución geográfica predicha para *S. baudinii* (a) y para *S. fodiens* considerando su nicho como anual (b) y como estacional (c) en tres escenarios climáticos, uno actual (1950-2000) y dos paleoclimáticos: la del Último Máximo Glacial (~22,000 años) y la del Último Inter Glacial (~130,000 años).

Asimismo al asumir un nicho anual para *S. fodiens* se encontró que hace 130,000 años, el área de distribución que potencialmente pudo ocupar la especie es mayor que el área proyectada en condiciones actuales, de tal forma que el área predicha se extiende más allá del área de distribución actual hacia el sur de México por la costa del Pacífico (Fig. 2.7b). Por el contrario, cuando se asume un nicho estacional para *S. fodiens*, el límite norteño del área de distribución predicha, se localiza por debajo del límite norteño de la distribución de la especie arborícola *S. baudinii*, tanto en condiciones actuales como en las condiciones de hace 22,000 y 130,000 años (Fig.2.7a y c). La diferencia estadística entre las medias de los conjuntos de datos es significativa en todos los casos (Fig. 2.8). A diferencia de cuando se asume un nicho anual, cuando se proyecta el nicho estacional de *S. fodiens* a la geografía el área de distribución en condiciones actuales es mayor que hace 22,000 años y mayor aún que hace 130,000 años (Fig. 2.7c).

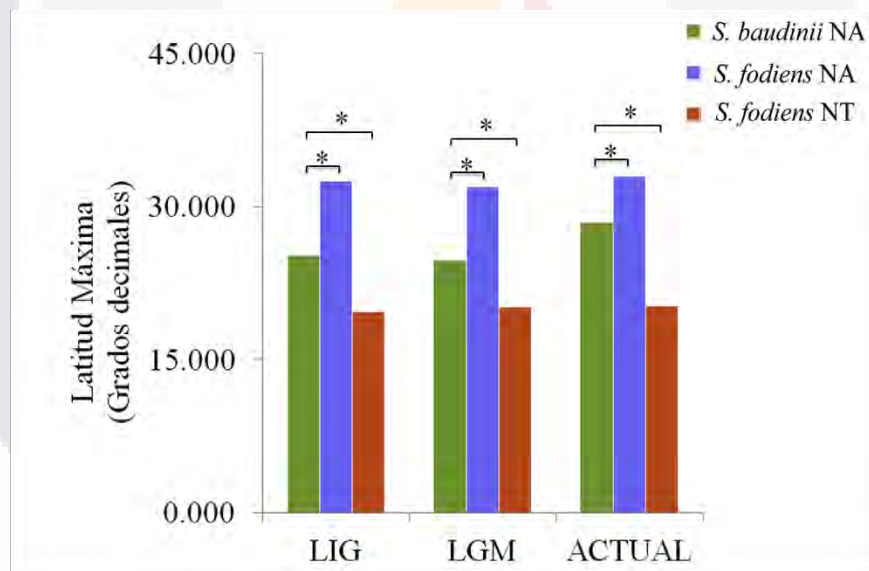
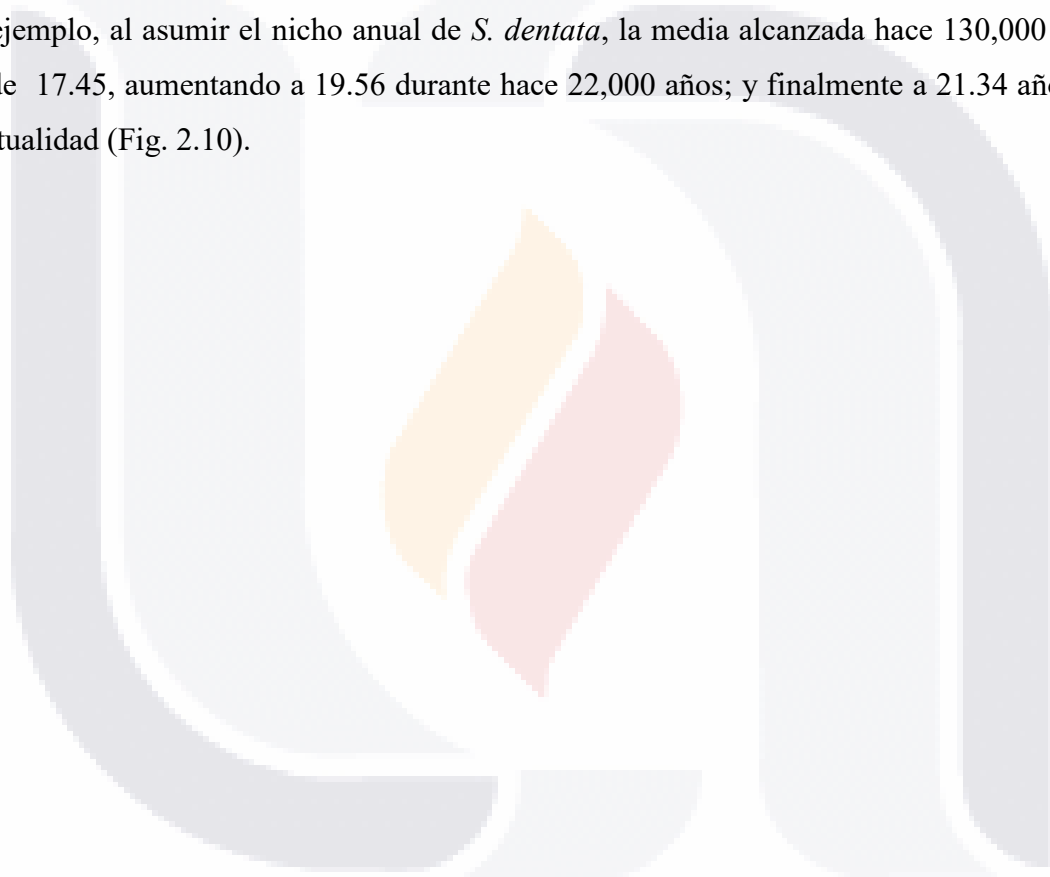


Figura 2.8. Variación del rango latitudinal de las áreas de distribución de *Smilisca baudinii* y *S. fodiens* en condiciones climáticas actuales y pasadas. Se muestra el rango latitudinal alcanzado por la distribución de la especie arborícola *S. baudinii* (barras verdes) en comparación con los alcanzados por *S. fodiens* cuando se asume su nicho como anual (barras azules) y cuando se asume como estacional (barras rojas). Las comparaciones se realizaron en tres condiciones climáticas, una actual (1950-2000) y dos paleoclimáticas: la del Último Máximo Glacial (~22,000 años) y la del Último Inter Glacial (~130,000 años). En todos estos casos la media del rango latitudinal de *S. baudinii* (Actual, 16.49; LGM, 13.37; LIG, 12.71) difiere significativamente (\*  $p < 0.05$ ) del conjunto de datos obtenido para *S. fodiens* cuando se considera su nicho anual (Actual, 26.17; LGM, 23.07; LIG, 23.37) y cuando se asume nicho estacional (Actual, 13.47; LGM, 10.96; LIG, 7.44).



Por otro lado, para la especie fosorial *Smilisca dentata* en ambos escenarios (nicho anual y nicho estacional) la distribución geográfica encontrada se mantiene por debajo del rango latitudinal de la especie arborícola *S. baudinii* (Fig. 2.9) lo cual se refleja en una diferencia estadísticamente significativa entre las medias de los datos latitudinales probados (Fig. 2.10). Sin embargo, para este último escenario el rango latitudinal alcanzado por la especie se encuentra muy por debajo de la distribución, cuando se asume un nicho anual y cuando se compara con la distribución de la especie arborícola *S. baudinii* (Fig. 2.9). En ambos escenarios se puede observar un aumento en el rango latitudinal a través del tiempo, por ejemplo, al asumir el nicho anual de *S. dentata*, la media alcanzada hace 130,000 años fue de 17.45, aumentando a 19.56 durante hace 22,000 años; y finalmente a 21.34 años en la actualidad (Fig. 2.10).



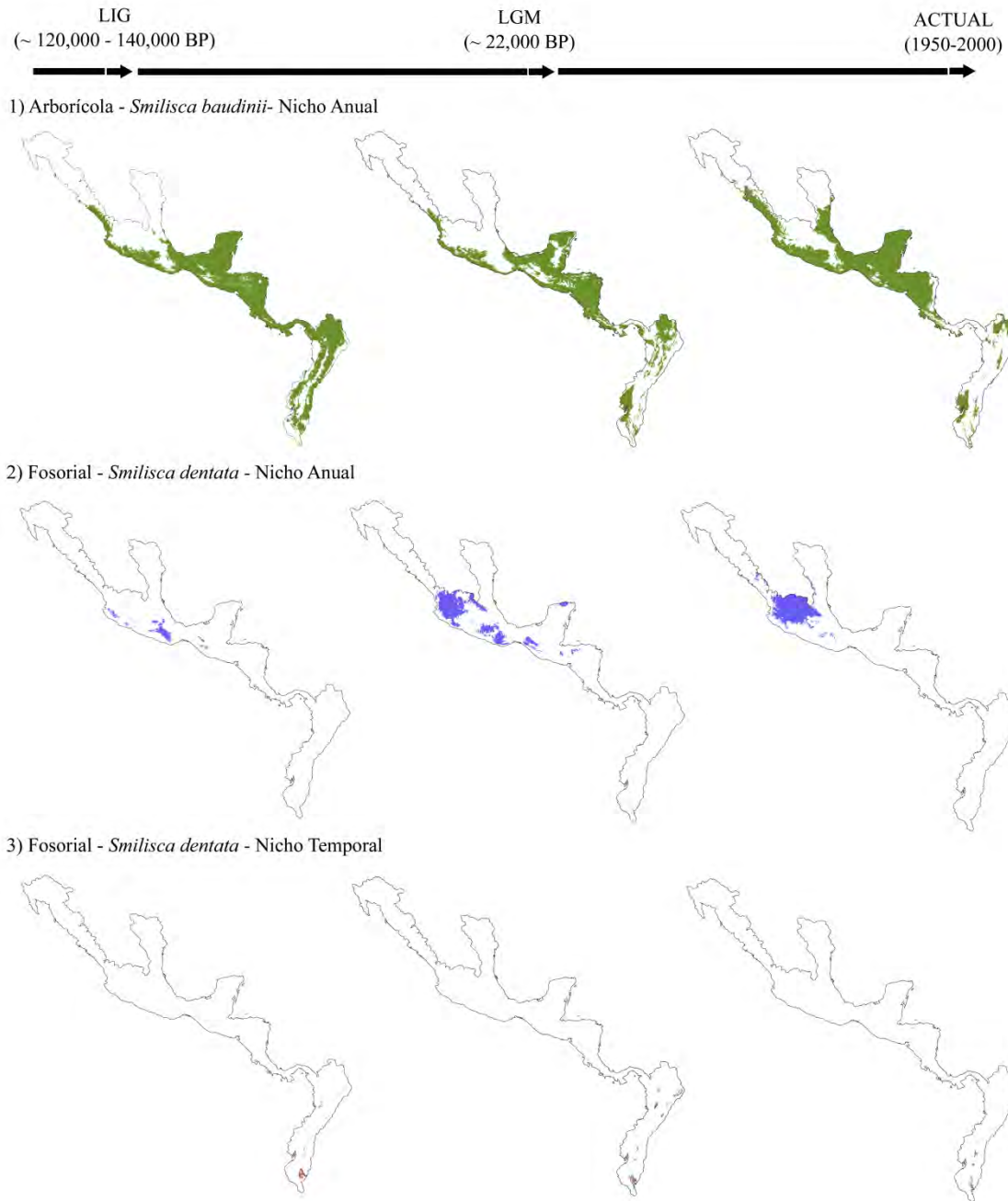


Figura 2.9. Correspondencia geográfica de los nichos ecológicos de *S. dentata* y *S. baudinii* en reconstrucciones paleoclimáticas. Se muestra la distribución geográfica predicha para *S. baudinii* (a) y para *S. dentata* considerando su nicho como anual (b) y como estacional (c) en tres condiciones climáticas, una actual (1950-2000) y dos paleoclimáticas: la del Último Máximo Glacial (~22,000 años) y la del Último Inter Glacial (~130,000 años).

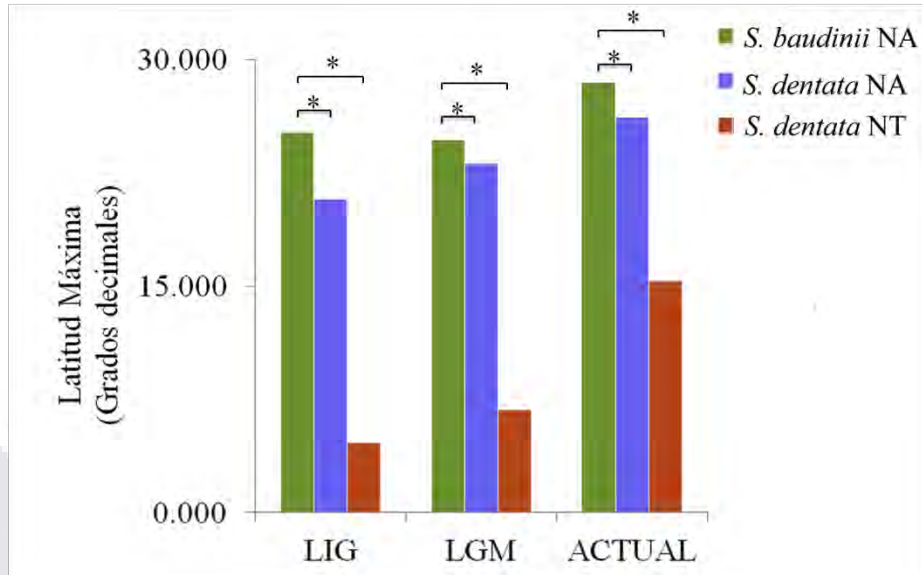


Figura 2.10. Variación del rango latitudinal de las áreas de distribución de *Smilisca baudinii* y *S. dentata* en condiciones climáticas actuales y pasadas. Se muestra el rango latitudinal alcanzado por la distribución de la especie arborícola *S. baudinii* (barras verdes) en comparación con los alcanzados por *Smilisca dentata* cuando se asume su nicho como anual (barras azules) y cuando se asume como estacional (barras rojas). Las comparaciones se realizaron en tres condiciones climáticas, una actual (1950-2000) y dos paleoclimáticas: la del Último Máximo Glacial (~22,000 años) y la del Último Inter Glacial (~130,000 años). En todos estos casos la media del rango latitudinal de *S. baudinii* (Actual, 16.49; LGM, 13.37; LIG, 12.71) difiere significativamente (\*  $p < 0.05$ ) del conjunto de datos obtenido para *S. dentata* cuando se considera su nicho anual (Actual, 21.34; LGM, 19.56; LIG, 17.45) y cuando se asume nicho estacional (Actual, -2.13; LGM, -0.41; LIG, -2.93).

## DISCUSIÓN

A la fecha, los trabajos que han analizado la evolución del nicho entre especies cercanamente relacionadas, han establecido hipótesis que obedecen a la cercanía filogenética de los grupos. En general, se ha demostrado que entre más cercanas sean las especies entonces mayor similitud habrá en sus nichos ecológicos y, por el contrario, entre más lejanas menor similitud en sus nichos (Janzen, 1967; Petitpierre *et al.*, 2012). Sin embargo, en ninguno de estos estudios se ha hecho referencia a la historia de vida de las especies bajo estudio. Los resultados obtenidos en este trabajo demuestran que para algunos grupos, no tomar en cuenta aspectos de la historia de vida, como la conducta, puede dar lugar a resultados incorrectos y contravenir con la generalidad de conservadurismo de nicho entre especies cercanamente relacionadas. Los resultados de este estudio demuestran que la

TESIS TESIS TESIS TESIS TESIS

diferencia encontrada entre los nichos de las especies fosoriales y de las especies arborícolas del grupo *Smilisca*, se elimina cuando la prueba de similitud se realiza considerando únicamente los ambientes asociados al periodo de actividad de las especies fosoriales. El resultado de similitud entre los nichos de las especies del grupo *Smilisca* apoya la hipótesis planteada al inicio de este trabajo y se suma al gran número de conclusiones acerca de la generalidad de la conservación de las características del nicho ecológico entre especies cercanamente relacionadas (Janzen, 1967; Martínez-Meyer *et al.*, 2004b; Ghalambor *et al.*, 2006).

La hipótesis del “conservadurismo tropical” predice que la dispersión de los linajes entre ambientes tropicales y templados es poco común (Hua y Wiens, 2009). De hecho la mayoría de los hílidos de origen tropical convergen hacia un mismo límite norteño fuera de las regiones templadas de América (Wiens *et al.*, 2006). Por lo tanto el alcance latitudinal del grupo *Smilisca*, representa un éxito evolutivo para el grupo de los hílidos. Los resultados obtenidos en este trabajo de las transferencias al pasado demuestran que el alcance latitudinal de las áreas de distribución predichas con base al nicho estacional de las especies fosoriales es diferente a que si ésta es predicha con base a un nicho anual, en el cual se asume artificialmente que la actividad de las especies es durante todo el año. Si tomamos en cuenta los nichos estacionales, el alcance latitudinal de las áreas de distribución está por debajo del límite norteño de la distribución de la especie arborícola *S. baudinii*; por lo tanto, en este caso la hipótesis del “conservadurismo tropical” tiene mucho sentido para el grupo de los hílidos pero no refleja la realidad para el grupo *Smilisca* y particularmente para las especies en estudio, las cuales si lograron dispersarse claramente hacia zonas templadas.

Recientemente se ha señalado que la falta de estandarización en los métodos utilizados para la comparación de modelos de nicho ha generado variación en los resultados de los estudios de evolución de nicho (Guisan *et al.*, 2014). Es importante hacer algunas precisiones con respecto a las pruebas de similitud utilizadas. La prueba de similitud de “background” compara modelos de nicho en dimensiones geográficas con base en la totalidad de los ambientes asociados al área accesible para las especies (Warren *et al.*, 2008). De tal forma que para las especies en las que dichos ambientes difieren marcadamente, es posible generar conclusiones incorrectas (Peterson *et al.*, 2011; Guisan *et*

al., 2014). Esto no representa un problema para las conclusiones del presente estudio debido a que el grupo *Smilisca* tienen “backgrounds” similares. Prueba de ello fue la similitud encontrada en los nichos anuales de *S. cyanosticta* y *S. fodiens*, a pesar de la notable separación biogeográfica de los ambientes asociados a las áreas accesibles de ambas especies. Por su parte la prueba de “similitud en áreas de traslape ambiental” elimina el riesgo de interpretar las diferencias entre los ambientes representados dentro de las áreas accesibles como si fueran diferencias entre los nichos de las especies en comparación (Peterson, 2011). Sin embargo, el resultado obtenido en este trabajo pone en evidencia que en ciertas especies o grupos, la prueba puede no ser concluyente ya que el análisis se restringe a los ambientes descritos por las localidades de ocurrencia que caen dentro de las regiones de convergencia ambiental. La mayoría de las especies del grupo *Smilisca* tienen no más de 50 localidades de ocurrencia, cantidad que se reduce o elimina al analizar la correspondencia geográfica con las regiones de traslape ambiental. A pesar de esto cabe resaltar los resultados de similitud encontrados entre el nicho estacional de la especie fosorial *S. fodiens* con el nicho anual de todas las especies arborícolas del grupo.

Por otro lado los cambios predichos en las áreas de distribución a través del tiempo son claros tanto para *Smilisca fodiens* como para *S. dentata*. Por ejemplo, en *S. fodiens*, hace aproximadamente 130, 000 años durante el Último Inter Glacial, el nicho de la especie se predice en una mayor área geográfica que hace 22,000 años durante la última glaciación, periodo en el que por el contrario se observa una reducción en el área predicha. Este mismo patrón sucede considerando tanto el nicho estacional como el nicho anual en las dos especies fosoriales y no modifica los resultados que demuestran el notable repliegue del área de distribución hacia el sur cuando se considera el nicho estacional. Estudios que analizan los cambios en las áreas de distribución o hábitat a través del tiempo, sobre todo del Último Máximo Glacial a la actualidad, han encontrado que sorpresivamente las áreas de distribución de un gran número de especies se mantienen en cantidad a lo largo del tiempo (Peterson *et al.* 2004) pero que en los casos en los que se observan cambios la constante es la reducción de área hacia a zonas de estabilidad climática a largo plazo, conocidas comúnmente como “refugios” (Bonaccorso *et al.* 2006; Graham *et al.* 2010). Entonces, los cambios observados en la cantidad y localización de área predicha a través del tiempo para *S. dentata* y *S. fodiens* plantean nuevas preguntas sobre la forma en que las

especies pudieron responder a tales cambios climáticos en el pasado. Sin embargo, la relativa coincidencia latitudinal hacia el norte de las áreas de distribución en condiciones actuales así como en las de hace 22, 000 y 130, 000 años, cuando los nichos estacionales son proyectados geográficamente, es una prueba directa de la conservación de nicho entre las especies del género *Smilisca*.

Se ha dicho que la incapacidad de un grupo de invadir nuevos regímenes climáticos, debido a la falta de adaptaciones ecológicas y fisiológicas, es la prueba de que existe conservación de nicho (Hua y Wiens, 2009). Los resultados obtenidos en este capítulo demuestran que a pesar de que la distribución del grupo *Smilisca* alcanzó regiones templadas, existe conservación de nicho entre sus especies; y más aún, el trabajo aporta evidencia sobre cómo la evolución de caracteres conductuales permite la adaptación en regiones con ambientes históricamente no favorables para las especies o grupos y cómo ayudan en la constante reconfiguración de los límites geográficos de los mismos.

## **BIBLIOGRAFÍA**

- Angilletta Jr, M.J., Niewiarowski, P.H. y Navas, C.A. (2002) The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, **27**, 249-268.
- Barve, N. (2008) *Tool for Partial-ROC*. Ver. 1.0. Biodiversity Institute, Lawrence, KS.
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S.P., Peterson, A.T., Soberón, J. y Villalobos, F. (2011) The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, **222**, 1810-1819.
- Bonaccorso, E., Koch, I. y Peterson, A. T. (2006) Pleistocene fragmentation of Amazon species' ranges. *Diversity and Distributions*, **12**, 157-164.
- Duellman, W.E. (1970) *Hylid Frogs of Middle America*. University of Kansas, United States of America.

- Duellman, W.E. (2001) *The Hylid Frogs of Middle America*. University of Kansas, United States of America.
- Duellman, W.E. y Trueb, L. (1966) *Neotropical Hylid Frogs, Genus Smilisca*. University of Kansas, Kansas, United States of America.
- Encarnación-Luévano, A., Rojas-Soto, O.R. y Sigala-Rodríguez, J.J. (2013) Activity response to climate seasonality in species with fossorial habits: a niche modeling approach using the Lowland Burrowing Treefrog (*Smilisca fodiens*). *PLoS ONE*, **8**, 1-7.
- Escobar, L., et al. (en prep.) The impact of the accessible area in ecological niche modeling design: A key feature for modeling biological invasions and niche shift.
- Escobar, L.E. y Qiao, H. (2014) NicheA: Using virtual reality to model ecological niches. New Hope for Conservation. . *Beijing Forum* (ed by, pp. 1-12. Beijing, China.
- Escobar, L.E., Lira-Noriega, A., Medina-Vogel, G. y Townsend Peterson, A. (2014) Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: use of Maxent and NicheA to assure strict model transference. *Geospat Health*, **9**, 221-9.
- ESRI (2011) *ArcGIS Desktop: Release 10*. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Faivovich, J., Hadda, C.F.B., García, P.C.A., Frost, D.R., Campbell, J.A. y Wheeler, W.C. (2005) Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **294**, 1-240.
- Ghalambor, C.K., Huey, R.B., Martin, P.R., Tewksbury, J.J. y Wang, G. (2006) Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, **46**, 5-17.

- Graham, C.H., Ron, S.R., Santos, J.C., Schneider, C.J., Moritz, C. y Cunningham, C. (2004) Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, **58**, 1781-1793.
- Graham, C.H., VanDerWal, J., Phillips, S.J., Moritz, C. y Williams, S.E. Dynamic refugia and species persistence: tracking spatial shifts in habitat through time. *Ecography*, **33**, 1062-1069.
- Grinnell, J. (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, **34**, 427-433.
- Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Daehler, C. y Kueffer, C. (2014) Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, **29**, 260-269.
- Heibl, C. y Calenge, C. (2013) *phyloclim: integrating phylogenetics and climatic niche modeling*.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. y Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965-1978.
- Holt, R.D. (1990) The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, **5**, 311-5.
- Holt, R.D. (2009) Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 19659-19665.
- Hua, X. y Wiens, J.J. (2009) Latitudinal variation in speciation mechanisms in frogs. *Evolution*, **64**, 429-443.
- Janzen, D.H. (1967) Why mountain passes are higher in the tropics? *The American Naturalist*, **101**, 233-249.



- Martínez-Meyer, E., Peterson, A.T. y Navarro-Sigüenza, A. (2004a) Evolution of seasonal ecological niches in the Passerina buntings (Aves: Cardinalidae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**, 1151–1157.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A.T. y Hargrove, W.W. (2004b) Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 305-314.
- Nakazawa, Y., Peterson, A.T., Martínez-Meyer, E. y Navarro-Sigüenza, A. (2004) Seasonal Niches of Nearctic-Neotropical Migratory Birds: Implications for the Evolution of Migration. *The Auk*, **121**, 610-618.
- Navas, C.A., Gomes, F.R. y Carvalho, J.E. (2008) Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: Integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **151**, 344-362.
- Nogués-Bravo, D., Rodríguez, J., Hortal, J., Batra, P. y Araújo, M.B. (2008) Climate Change, Humans, and the Extinction of the Woolly Mammoth. *PLoS Biol*, **6**, e79.
- Nomura, F., Rossa-Feres, D. y Langeani, F. (2009) Burrowing behavior of *Dermatonotus muelleri* (Anura, Microhylidae) with reference to the origin of the burrowing behavior of Anura. *Journal of Ethology*, **27**, 195-201.
- O'Donnell, M.S. y Ignizio, D.A. (2012) Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States: U.S. Geological Survey Data Series 691. In, p. 10
- 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. y Kassem, K.R. (2001) Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, **51**, 933-938.

- Otto-Bliesner, B.L., Marshall, S.J., Overpeck, J.T., Miller, G.H., Hu, A. y members, C.L.I.P. (2006) Simulating Arctic Climate Warmth and Icefield Retreat in the Last Interglaciation. *Science*, **311**, 1751-1753.
- Owens, H.L., Campbell, L.P., Dornak, L.L., Saupe, E.E., Barve, N., Soberón, J., Ingenloff, K., Lira-Noriega, A., Hensz, C.M., Myers, C.E. y Peterson, A.T. (2013) Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*, **263**, 10-18.
- Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M. y Townsend Peterson, A. (2007) Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, **34**, 102-117.
- Peterson, A.T. (2011) Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, **38**, 817-827.
- Peterson, A.T., Soberón, J. y Sánchez-Cordero, V. (1999) Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. *Science*, **285**, 1265-1267.
- Peterson, A.T., Martínez-Meyer, E. y González-Salazar, C. (2004) Reconstructing the Pleistocene geography of the *Aphelocoma* jays (Corvidae). *Diversity and Distributions*, **10**, 237-246.
- Peterson, A.T., Papeş, M. y Soberón, J. (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological modelling*, **213**, 63–72.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. y Araújo, M.B. (2011) *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, New Jersey, United States of America.
- Petitpierre, B., Kueffer, C., Broennimann, O., Randin, C., Daehler, C. y Guisan, A. (2012) Climatic Niche Shifts Are Rare Among Terrestrial Plant Invaders. *Science*, **335**, 1344-1348.

- Phillips, S.J., Anderson, R.P. y Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231-259.
- Qiao, H., Soberón, J., Campbell, L. y Peterson, A.T. (2013) *NicheA*. <http://biodiversity-informatics-training.org/software-data-sources/nichea/>.
- Ricklefs, R.E. y Latham, R.E. (1992) Intercontinental correlation of geographical ranges suggests stasis in ecological traits of relict genera of temperate perennial herbs. *American Naturalist*, **139**, 1305-1321.
- Ruibal, R. y Hillman, S. (1981) Cocoon Structure and Function in the Burrowing Hyloid Frog, *Pterohyla fodiens*. *Journal of Herpetology*, **15**, 403-407.
- Soberon, J. y Peterson, A.T. (2005) *Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas*.
- Stebbins, R.C. (2003) *Western Reptiles and Amphibians*. Houghton Mifflin, USA.
- Sullivan, B.K., Bowker, R.W., Malmos, K.B. y Gergus, E.W.A. (1996) Arizona distribution of three Sonoran Desert anurans: *Bufo retiformis*, *Gastrophryne olivacea*, and *Pterohyla fodiens*. *Great Basin Naturalist*, **56**, 38-47.
- Warren, D.L., Glor, R.E. y Turelli, M. (2008) Environmental Niche Equivalency versus Conservatism: Quantitative Approaches to Niche Evolution. *Evolution*, **62**, 2868-2883.
- Weatherhead, P.J., Sperry, J.H., Carfagno, G.L.F. y Blouin-Demers, G. (2012) Latitudinal variation in thermal ecology of North American ratsnakes and its implications for the effect of climate warming on snakes. *Journal of Thermal Biology*, **37**, 273-281.
- Wells, K.D. (2007) *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press, Chicago, United States of America.
- Wiens, J.J. (2004) Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, **58**, 193-7.

Wiens, J.J., Graham, C.H., Moen, D.S., Smith, S.A. y Reeder, T.W. (2006) Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist*, **168**, 579-96.



## CAPÍTULO TRES

### EFFECTO POTENCIAL DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LOS PERÍODOS DE ACTIVIDAD EN ANUROS FOSORIALES DEL GRUPO *Smilisca*

#### INTRODUCCIÓN

En tan solo décadas el clima del planeta se ha visto afectado por el incremento en la emisión y concentración de gases de efecto invernadero, lo cual representa uno de los problemas ambientales más importantes de este siglo (Hughes, 2000; van-Vuuren *et al.*, 2007). Desde finales del siglo XIX, la temperatura promedio se ha incrementado; los datos de la superficie terrestre y océanos muestran que en gran parte del planeta se ha observado un calentamiento de 0.89°C durante el periodo 1901-2012 y de 0.72°C tan sólo de 1951-2012 (Hartmann *et al.*, 2013). A partir de la segunda mitad del siglo 21 el incremento en la temperatura media global esta predicha entre 2°C y 4°C (IPCC, 2014). A pesar de que la precipitación presenta menos cambio en su variación a nivel global desde comienzos del siglo XX, a escala regional comienza a emerger un notable patrón de cambio, donde zonas húmedas se vuelven aún más húmedas y las zonas secas y áridas se vuelven aún más secas y áridas (Dore, 2005; Hartmann *et al.*, 2013).

La respuesta de las especies al cambio climático se puede observar con mayor facilidad a nivel regional (Walther *et al.*, 2002); por ejemplo, los recientes cambios del clima han provocado la extinción de poblaciones en los límites de las áreas de distribución de las especies, lo que deriva en la reducción de las mismas (Parmesan, 1996; Hughes, 2000; Thomas *et al.*, 2004). A escala global, la estrecha relación entre los límites del área de distribución, el nicho ecológico y ciertas combinaciones de variables climáticas (Grinnell, 1917; Gaston, 2003; Soberón, 2007; Peterson *et al.*, 2011) facilita el estudio del efecto potencial del cambio climático sobre la distribución de las especies. En las últimas dos décadas el modelado de nicho ecológico (MNE) ha permitido caracterizar los requerimientos ambientales de las especies, lo que a su vez permite transferir estas condiciones a otros periodos para buscar requerimientos ambientales similares, lo cual

TESIS TESIS TESIS TESIS TESIS

facilita la predicción, bajo ciertos criterios, de áreas de distribución potencial bajo escenarios de cambio climático futuro (Pearson y Dawson, 2003; Araújo *et al.*, 2005; Peterson *et al.*, 2011).

Una gran parte de los trabajos sobre los cambios del clima y su efecto sobre áreas de distribución se han enfocado en especies con una gran habilidad de dispersión (e.g. Peterson *et al.*, 2002b; Walther *et al.*, 2002; Martínez-Meyer *et al.*, 2004a; Anciães y Peterson, 2006; Peterson *et al.*, 2011; Hill *et al.*, 2012). En general, se ha encontrado que a medida en que la capacidad de dispersión y la disponibilidad de los recursos lo permiten, las especies pueden moverse para seguir requerimientos climáticos óptimos propios para cada una de ellas (Martínez-Meyer *et al.*, 2004b; Nakazawa *et al.*, 2004). Sin embargo, no todas las especies tienen la misma capacidad de dispersión y para muchas de ellas dicha capacidad es baja, por lo que los cambios en sus áreas de distribución son posibles y anticipados por los cambios en las tasas de extensión y colonización en los límites de la distribución (Parmesan *et al.*, 1999; Walther *et al.*, 2002). En comparación con otros grupos de vertebrados, los anfibios tienen una baja capacidad de dispersión (Duellman y Trueb, 1986; Blaustein *et al.*, 1994; Wells, 2007). Esto puede asociarse a la fuerte dependencia de los anfibios a condiciones climáticas que les permiten mantener sus altos requerimientos de humedad, necesarios para su supervivencia en las diferentes etapas del desarrollo de vida (Angilletta Jr *et al.*, 2002; Navas *et al.*, 2008; Lawler *et al.*, 2010).

Algunas especies de anfibios se han adaptado para habitar regiones templadas o séricas gracias a modificaciones morfológicas, fisiológicas y/o conductuales (Wells, 2007). El grupo de hílidos conocidos comúnmente como ranas arborícolas es de origen tropical y está bien representado en América (Duellman, 1999, 2001). De las 668 especies presentes en este continente, sólo cinco invadieron y se adaptaron a regiones templadas (Wiens *et al.*, 2006). Dos de estas especies son la rana de madriguera de tierras bajas (*Smilisca fodiens*) y la rana de madriguera de tierras altas (*S. dentata*); las cuales son las únicas del grupo *Smilisca* que desarrollaron el hábito fosorial. Gran parte del año los individuos de estas especies entran en madrigueras donde pasan un periodo de dormancia, del que salen sólo hasta que las condiciones de temperatura y precipitación les garanticen alimento y viabilidad reproductiva. Para estas especies las condiciones climáticas presentes en el área de distribución no son el reflejo de su nicho ecológico, dado que los individuos no

experimentan la totalidad del rango climático presente en dicha región. *S. fodiens* habita a lo largo de un amplio gradiente climático, desde los ambientes séricos del centro-sur de Arizona (Sullivan *et al.*, 1996) a través de ambientes tropicales por la costa del Pacífico, hasta el norte de Michoacán (Duellman, 2001); sin embargo, a lo largo del área de distribución la actividad de esta especie fuera de madrigueras corresponde con la variación latitudinal de las condiciones climáticas óptimas a lo largo del año (estacionalidad climática) (Encarnación-Luévano *et al.*, 2013). Por otro lado, *S. dentata*, tiene una distribución restringida al centro de México, adaptándose al ambiente sérico del matorral crasicaule (Duellman, 2001), limitando su actividad fuera de madrigueras a las condiciones climáticas de verano (Quintero-Díaz y Vázquez-Díaz, 2014).

El efecto del cambio gradual del clima sobre la distribución y el comportamiento de las especies (Crick y Sparks, 1999), ha sido bien documentado (Easterling *et al.*, 2000; Walther *et al.*, 2002). Sin embargo, el efecto del cambio climático sobre la distribución cuando ésta es predicha a partir de un nicho acotado a condiciones climáticas estacionales que desencadenan respuestas de actividad, no ha sido abordado. El objetivo de este trabajo fue estimar el impacto del cambio climático sobre la distribución geográfica de las especies fosoriales del género *Smilisca*, con base en el nicho estacional de las especies descrito por el periodo de actividad a lo largo del año.

## MÉTODOS

### *Modelo de estudio*

*Smilisca fodiens* y *S. dentata* son ranas que forman parte del grupo de los hílidos, conocidas como ranas arborícolas (Duellman y Trueb, 1966; Duellman, 1999, 2001). La mayoría de las especies de los hílidos de América, se encuentran en zonas tropicales; sin embargo, *S. fodiens* y *S. dentata* son dos de las pocas especies de la familia cuya distribución alcanza zonas templadas, *S. dentata* hacia las planicies del centro de México y *S. fodiens* extendiéndose por la zona costera del Pacífico Mexicano es la única del grupo de los hílidos del continente americano con la distribución más norteña (Duellman, 2001; Wiens *et al.*, 2006). La distribución actual de *S. fodiens* abarca un marcado gradiente climático: habita en el matorral desértico al centro-sur de Arizona, hacia el sur a lo largo de la costa del Pacífico, desde Sonora hasta Sinaloa, Nayarit y Colima así como hacia el centro de

Jalisco y norte de Michoacán, ocupando vegetación como bosques espinosos y tropicales caducifolios y sub-caducifolios (Santos-Barrera *et al.*, 2010a) (Fig. 3.1). Es una especie de hábitos fosoriales y su actividad fuera de madrigueras está determinada por la estacionalidad climática que caracteriza el área que habita (Sullivan *et al.*, 1996; Encarnación-Luévano *et al.*, 2013). La distribución geográfica de las condiciones climáticas idóneas para su actividad está predicha por la variación estacional del clima, ya que durante el periodo anual de actividad, su distribución presenta una variación latitudinal que conforme se aleja de julio (mes con mayor registro de actividad) hay un decremento en la cantidad de área predicha (Encarnación-Luévano *et al.*, 2013). Por el contrario, *S. dentata* es conocida por su reducida área de distribución, la cual va desde la parte superior de la cuenca del Río Santiago en el sureste de Aguascalientes hasta el norte de Jalisco (Fig. 3.1). Habita matorrales xerófilos y pastizales inundables en elevaciones de entre 1800 y 1900 (Duellman, 2001).

Para estimar el efecto del cambio climático sobre la distribución geográfica de las especies fosoriales cuando esta es predicha a partir de un nicho acotado a condiciones climáticas estacionales, se realizó un análisis mensual en condiciones climáticas actuales y bajo dos escenarios de cambio climático futuro. Para realizar este análisis mensual se modeló el nicho ecológico del mes de julio, asumiendo que en este mes se presentan las condiciones climáticas óptimas para la actividad de ambas especies (Sullivan *et al.*, 1996; Quintero-Díaz y Vázquez-Díaz, 2009), y una vez construido fue proyectado hacia escenarios climáticos actuales y futuros mensuales.



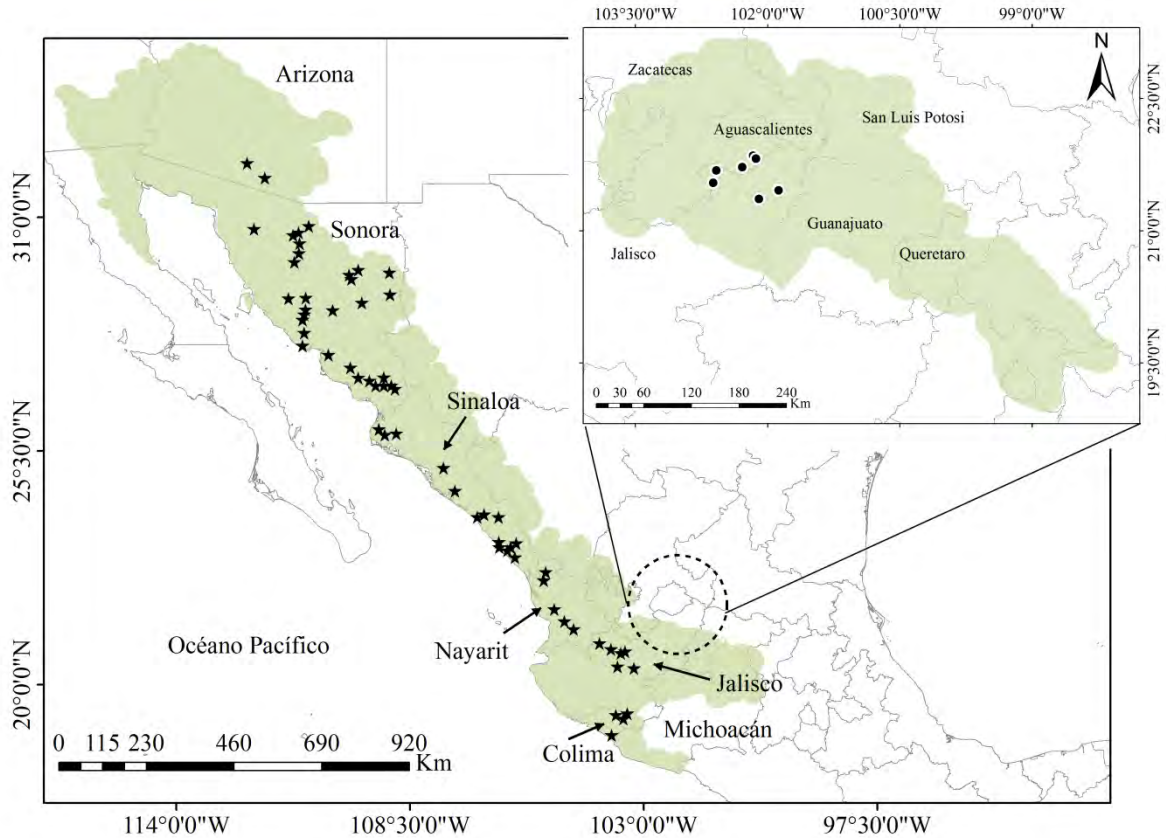


Figura 3.1. Área de estudio para *Smilisca fodiens* y *S. dentata*. Las localidades reportadas para *S. fodiens* se indican con estrellas negras y las reportadas para *S. dentata* con círculos negros. Las áreas de calibración utilizadas en la generación de los modelos de nicho se determinaron con base en los límites de las ecorregiones y se muestran de color verde en el mapa.

### Datos biológicos y escenarios climáticos

Los datos de ocurrencia fueron obtenidos de colecciones biológicas en línea (i.e. Global Biodiversity Information, GBIF; Herpetological Collection Networks, HerpNet; Unidad Informática para la Biodiversidad, UNIBIO, UNAM) y literatura especializada (Duellman, 1970; Sullivan *et al.*, 1996; Duellman, 2001). Todos los registros fueron verificados en ArcGIS 10.1 (ESRI, 2011) y para el caso de aquellos sin coordenadas pero con información sobre su localidad, se le asignó la georeferencia a través de gaceteros digitales (BioGeomancer, <http://www.biogeomancer.org>; Georeferencing Calculator, <http://manisnet.org/gci2.html>). En el caso de *S. fodiens* se recopilaron un total de 75 datos de presencia para el mes de julio. El 80% de los datos fueron seleccionados al azar y fueron utilizados como datos de entrenamiento en el proceso de modelación, el 20% restante se

TESIS TESIS TESIS TESIS TESIS

utilizó para la evaluación del desempeño del modelo. Para *S. dentata* se recopilaron siete datos de presencia, todos estos fueron utilizados en el entrenamiento de modelación.

Para la caracterización ambiental del nicho ecológico en el mes de julio y su proyección a los diferentes escenarios mensuales, se utilizaron coberturas climáticas de 30 arco-segundos ( $\sim 1 \text{ km}^2$ ) de resolución, los cuales son el resultado de la interpolación de los promedios mensuales del periodo 1950 a 2000 (Hijmans *et al.*, 2005) y disponibles en el proyecto WorldClim (<http://www.worldclim.org>). Debido al enfoque temporal (mensual) del análisis, las variables climáticas utilizadas fueron: temperatura máxima, temperatura mínima y precipitación mensual. Los escenarios de cambio climático futuro utilizados fueron resultado de los modelos climáticos del Proyecto de Intercomparación de Modelos Acoplados, CMIP5 (por sus siglas en inglés) promovido por el Panel Intergubernamental de Cambio Climático (2013) (IPCC por sus siglas en inglés). Estos escenarios representan simulaciones de climas con base a escenarios socio-económicos y de emisión y concentración de gases de efecto invernadero. El CMIP5 ofrece cuatro escenarios de cambio climático cuyas vías de concentración y emisión derivan en niveles radiactivos del 2.6, 4.5, 6 y 8.5  $\text{W/m}^2$  para el año 2100, también denominados vías de concentración representativas o RCP's (por su siglas en inglés; van-Vuuren *et al.*, 2007; IPCC, 2013).

En este análisis se evaluó el impacto del cambio climático para los años 2050 y 2070 con base en dos escenarios, uno de emisión media (RCP4.5  $\text{W/m}^2$ ), y otro de muy alta (RCP8.5  $\text{W/m}^2$ ). El RCP4.5 es comparable al escenario B1 del tercer y cuarto reporte de evaluación del IPCC, caracterizándose por políticas de mitigación de emisiones de medias a bajas y programas de reforestación que mitigarán el uso de tierras de cultivo y pastoreo (Thomson *et al.*, 2011). El RCP8.5 es un escenario de alta emisión caracterizado por el alto consumo energético y el incremento de áreas de cultivo, resultado de un alto crecimiento poblacional, bajas tasas de desarrollo tecnológico y la carencia de políticas de mitigación (Riahi *et al.*, 2011). Se exploraron dos modelos de acoplamiento climático (CCM, por sus siglas en inglés): Community Climate System Model Ver. 4.0 (CCSM4; Gent *et al.*, 2011) y Hadley Centre Global Environmental Model Ver. 2 Earth System model (HadGEM2-ES; Collins *et al.*, 2011). Las coberturas de temperatura máxima, temperatura mínima y

precipitación mensual de cada escenario climático fueron obtenidas del proyecto WorldClim (<http://worldclim.org/>).

### *Modelado de nicho ecológico*

Una gran diversidad de algoritmos han sido diseñados y aplicados en la tarea de modelar nichos ecológicos y delinear áreas de distribución geográfica óptimas (Elith *et al.*, 2006; Pearson *et al.*, 2006; Peterson *et al.*, 2011). En este estudio se utilizaron tres algoritmos ampliamente aplicados en trabajos de nicho ecológico (Peterson *et al.*, 2011). Todos estos algoritmos tienen la característica de trabajar sin la necesidad de datos de ausencia de las especies: 1) el clásico de envoltura climática o BIOCLIM (Nix, 1986) trabaja únicamente con datos de presencia (Peterson *et al.*, 2011), 2) el Algoritmo Genético para la Producción de Conjuntos de Reglas (o GARP por sus siglas en inglés, Scachetti-Pereira, 2002) trabaja con pseudo ausencias, y 3) el algoritmo de máxima entropía (Maxent; Phillips *et al.*, 2006) trabaja con la información climática de fondo (Peterson *et al.*, 2011).

BIOCLIM describe envolturas climáticas de tipo rectangular que encierran un rango de valores mínimos y máximos utilizados por una especie, a lo que se le denomina perfil climático. El algoritmo evalúa la similitud de los valores de variables climáticas en cualquier localidad con la distribución porcentual descrita por los valores de las localidades conocidas para la especie (Lindenmayer *et al.*, 1996). Se utilizó la función “bioclim” contenida en el paquete “Dismo” (Hijmans *et al.*, 2013) en R (R-Core-Team, 2013). La predicción resultante se visualiza como un mapa con un rango de valores de probabilidad que va de 0 a 1. Dicha predicción se convirtió en binaria (0 = ausencia y 1 = presencia) usando el umbral de “sensibilidad fija”, en el cual, el 95% de los datos de presencia son incluidos en la predicción (Pearson *et al.*, 2007).

GARP funciona bajo un proceso estocástico donde los clasificadores (i.e. reglas de truncamiento, cambios puntuales, entrecruzamiento, entre otras) compiten para seleccionar soluciones que identifican entre presencias y pseudo ausencias (Scachetti-Pereira, 2002). El algoritmo superpone  $n$  simulaciones pero no genera soluciones deterministas (Stockwell y Peters, 1999), por lo tanto, se asignaron 100 repeticiones para el desarrollo del proceso de modelado, utilizando el 100% de los 61 datos de presencia asignados para el entrenamiento.

De las soluciones generadas por el algoritmo, se seleccionaron las diez mejores con base en la minimización de los errores de omisión y la mediación de los errores de comisión (Anderson *et al.*, 2003), la suma de éstas generó una predicción ordinal consenso de cuán favorables son las condiciones climáticas de acuerdo los requerimientos de la especie. La predicción se convirtió en binaria considerando un umbral de corte donde 8 de los diez mejores modelos coinciden en predecir condiciones idóneas.

Maxent es un algoritmo que encuentra la probabilidad de distribución de mayor entropía para la información de los datos de presencia de la especie, con base a las condiciones ambientales del área de estudio (Phillips *et al.*, 2006). Para la construcción del modelo, se utilizó el 100% de los datos de presencia asignados para entrenamiento. Se deshabilitaron las opciones de “sujeción” y “extrapolación” en la consola de Maxent, para asemejar el modo de “interrupción” durante las transferencias (Owens *et al.*, 2013). El resto de los parámetros utilizados fueron los predeterminados por el programa (valor de regularización= 1, número máximo de puntos para el “background”= 10000, valor máximo de iteraciones= 500 y umbral de convergencia= 0.00001). Para convertir el mapa probabilístico de salida de Maxent en un mapa binario, se utilizó el mismo criterio utilizado para BIOCLIM, donde el 95% de los datos de presencia fueron incluidos en la predicción, por lo que el umbral de corte se estableció en 0.21 de probabilidad.

La elección de la región de análisis o “área de calibración” (M) es clave en transferencias climáticas (Peterson *et al.*, 2011; Owens *et al.*, 2013). Dicha región se establece bajo supuestos biológicos considerando áreas del mundo que han sido accesibles para las especie (esto es M en el enfoque de BAM sensu Soberon y Peterson, 2005). Debido a la limitada habilidad de dispersión de los anfibios (Duellman y Trueb, 1986; Blaustein *et al.*, 1994; Wells, 2007) la región de análisis se acotó a los límites de las regiones ecológicas (McDiarmid y Foster, 1987) donde al menos un dato de presencia estuviera representado, considerando un área buffer de 20 km establecido con base en las distancias máximas de movimiento registradas para el grupo (Smith y Green, 2005).

Para cada mes se obtuvieron cinco predicciones, la primera es la proyección de las condiciones climáticas de julio, hacia las condiciones actuales de un siguiente mes; la segunda y tercera son las proyecciones del nicho de julio hacia los escenarios RCP4.5 y

RCP8.5 de un segundo mes al año 2050; y finalmente, la cuarta y quinta predicción son las proyecciones del nicho de julio a los escenarios RCP4.5 y RCP8.5 al año 2070. La evaluación del impacto del cambio climático se realizó comparando el resultado de la primera predicción con el resultado de las otras cuatro predicciones. Desktop GARP está limitado a cuatro proyecciones en una sola sesión, por lo que para obtener todas las proyecciones, se realizaron diversos ejercicios de modelado correspondiente al número de meses analizados para cada año de predicción (2050 y 2070). Sin embargo, debido al carácter heurístico de GARP, el nicho ecológico predicho para julio difirió en cada sesión y por consiguiente las predicciones lo hicieron igualmente; de tal manera que, las proyecciones de los escenarios al año 2050 no fueron estrictamente las mismas al ser comparadas con las correspondientes al año 2070, aunque sí muy parecidas.

La evaluación de la significancia estadística de los modelos de *S. fodiens* se realizó calculando el radio del Área Bajo la Curva (AUC) (Peterson *et al.*, 2008), con la herramienta de Partial ROC (Barve, 2008), la cual relaciona las medidas de sensibilidad y especificidad evaluando errores de omisión y comisión. En este análisis se utilizó el 20% de los datos de ocurrencia seleccionados al azar y un 5% como el umbral de error de emisión aceptable. Para *Smilisca dentata* la evaluación de significancia se realizó utilizando el enfoque  $n-1$  jackknife (o “dejar uno fuera”) sugerido para tamaños de muestra pequeños (Pearson *et al.*, 2007). En este proceso, la significancia de los modelos se evalúa considerando la habilidad predictiva de “n” modelos, donde “n” es equivalente a la cantidad de datos de ocurrencia disponibles para la especie. Los modelos se construyen al excluir una localidad a la vez y se evalúa el éxito de cada modelo de incluir o no en el área predicha a la localidad excluida durante su construcción. Dada la cantidad de “n” modelos construidos, los posibles casos de éxito o fracaso (donde éxito=1 y fracaso=0) son clasificados de acuerdo a la evidencia que proporcionan contra el supuesto de asignación aleatoria. El cálculo del valor  $P$  se calculó utilizando el script de Pearson *et al.* (2007). El script evaluó los casos de éxito ó fracaso (1/0) con base en los valores de la fracción del área total de estudio predicha presente de acuerdo al umbral de corte que considera e incluye todos los datos de presencia utilizadas durante la construcción del modelo, umbral conocido como “Minimum Training Presence” (MTP).

La variación del área predicha en cada mes a lo largo del año, se muestra en total de píxeles y con base en la proporción respecto al “área control” para cada mes. Finalmente, la variación geográfica de presencia potencial del nicho bajo los diferentes escenarios, se muestra a través de los rangos de altitud estimados para cada predicción y visualmente a través de mapas de distribución.

## RESULTADOS

En la evaluación del desempeño de los modelos de *Smilisca fodiens*, el valor del radio del AUC fue mayor para Maxent (1.42) seguido por el obtenido para GARP (1.37) y finalmente el valor obtenido para BIOCLIM (1.31). En todos los casos los valores de la AUC fueron significativamente mayores que lo esperado al azar ( $p < 0.001$ ). Para *S. dentata* los modelos construidos tanto en Maxent como en GARP predicen más del 50% de los puntos bajo el umbral de MTP (Maxent = 75%, GARP = 71.4%) con una alta significancia estadística ( $p < 0.05$ ) desempeñándose mejor que lo esperado por el azar. Por el contrario, BIOCLIM no tiene un buen desempeño ya que el modelo evaluado predice un 42.8% y la significancia estadística es mayor a 0.05.

Considerando la tendencia de cambio (incremento o decremento) en la cantidad de área predicha para el escenario actual y futuro, los resultados fueron contrastantes entre los algoritmos (Tabla 3.1) tanto para el 2050 como para el 2070. En *S. fodiens* tanto BIOCLIM como GARP presentaron mayor coincidencia en la tendencia de cambio. Por el contrario, Maxent no predice condiciones climáticas óptimas en los meses marginales al periodo de actividad (mayo y diciembre) y en los meses de junio, julio y agosto en los que BIOCLIM y GARP predicen decremento, Maxent predice incremento (Tabla 3.1) (Apéndice 7). Este mismo fenómeno se observa para las predicciones al 2050 de *S. dentata*; sin embargo, para el 2070 tanto BIOCLIM como Maxent tienen mayor coincidencia en las tendencias (Tabla 3.1) (Apéndice 8).

En *S. fodiens* la tendencia de cambio también mostró contrastes respecto a los modelos de acoplamiento climático utilizados, particularmente en los meses de noviembre y diciembre (Tabla 3.1); por ejemplo, en la predicción de GARP para diciembre al año

2050, el ejercicio con CCSM4 muestra un decremento, al contrario de HadGEM2-ES que predice un notable incremento (Apéndice 7). Dadas las discrepancias en las predicciones obtenidas entre algoritmos y modelos de acoplamiento climático CCMs y el bajo desempeño de BIOCLIM, la evaluación del impacto del cambio climático se hizo con los resultados de GARP y los escenarios climáticos del CCSM4.

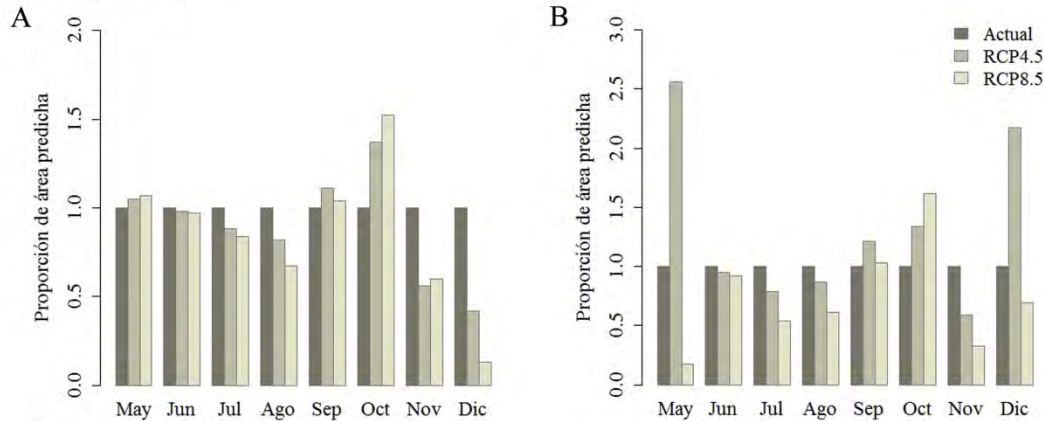
Tabla 3.1. Tendencias de cambio en la cantidad de área predicha para cada algoritmo. Cada flecha define el incremento (↑) ó decremento (↓) de área entre los escenarios climáticos RCP4.5 y RCP8.5 con base al “área control” (Ver “Modelado de Nicho Ecológico” en “Métodos”) de cada mes. Donde las flechas se oponen (↑↓) indica una contradicción entre los modelos de acoplamiento climático utilizados (CCSM4 y HadGEM2-ES). El guión (-) indica ausencia de área predicha.

<i>Smilisca fodiens</i>		Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
2050	BIOCLIM	-	-	-	-	↑↓	↑	↓	↓	↑	↑	↑↓	↑↓
	GARP	-	-	-	-	↑	↓	↓	↓	↑	↑	↑↓	↑↓
	MAXENT	-	-	-	-	-	↑	↑	↑	↑	↑	↑↓	-
2070	BIOCLIM	-	-	-	-	↑	↑	↓	↓	↑	↑	↑↓	↑↓
	GARP	-	-	-	-	↑	↓	↓	↓	↑	↑	↑↓	↑
	MAXENT	-	-	-	-	-	↑	↑	↑	↑	↑	↑↓	-
<i>Smilisca dentata</i>		Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
2050	BIOCLIM	-	-	-	-	-	↓	↓	↓	↓	-	-	-
	GARP	-	-	-	-	-	↓	↓	↓	↑	↑	-	-
	MAXENT	-	-	-	-	↑	↑	↑	↑	↓	↑	-	-
2070	BIOCLIM	-	-	-	-	-	↑	↑	↑	↑	-	-	-
	GARP	-	-	-	-	-	↓	↓	↓	↑	↑	-	-
	MAXENT	-	-	-	-	↑	↑	↑	↑	↓	↑	-	-

En *S. fodiens* el periodo en el que se predijo área con condiciones óptimas para la actividad dentro del área que ha sido históricamente accesible para la especie (M) fue de mayo a diciembre (Tabla 3.1). La tendencia de cambio mensual en general, es similar entre las predicciones del 2050 y las del 2070 (Fig. 3.2). Únicamente las predicciones al 2070 de los meses de mayo y diciembre (Fig. 3.2B) difieren con la tendencia encontrada para los mismos meses del año 2050 (Fig. 3.2A). Tanto el escenario de emisión media, RCP4.5, como el de emisión alta, RCP8.5, coinciden en las tendencias de cambio para los meses de junio, julio, agosto, septiembre y octubre. En los tres primeros se observa una disminución con respecto al área predicha en condiciones actuales y, por el contrario, para los meses de

septiembre y octubre la tendencia fue de incremento (Tabla 3.2). Tanto en las predicciones al 2050 como en las del 2070, en los meses de julio y agosto, el escenario de emisión media predice una mayor cantidad de área que la predicha por el de emisión alta. Contrariamente, en los meses de junio, septiembre y octubre, el escenario de emisión alta predice una mayor cantidad de área (Fig. 3.2).

*Smilisca fodiens*



*Smilisca dentata*

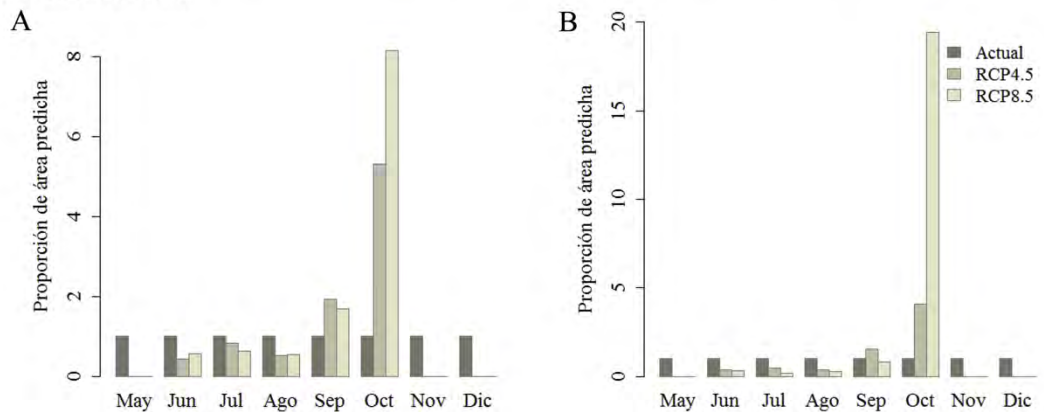


Figura 3.2. Proporción de cambio en el área predicha por mes usando GARP en *S. fodiens* y en *S. dentata*. Las barras indican la proporción de área predicha para los escenarios futuros (RCP4.5 y RCP8.5) con respecto al área predicha para las condiciones actuales de cada mes al año 2050 (A) y al 2070 (B).

A diferencia de *Smilisca fodiens*, en *S. dentata* los meses en los que se predice área son únicamente junio, julio, agosto, septiembre y octubre (Tabla 3.2). La tendencia de cambio observada en estos cinco meses para el año 2050 fue igual que la observada en *S. fodiens*. Se observaron diferencias en la cantidad de área predicha por los escenarios de



emisión estudiados. En los meses de junio y agosto la cantidad de área predicha por el escenario de emisión media fue menor que la calculada para el de alta emisión. En los resultados obtenidos para el 2070 la tendencia se mantiene igual que para el 2050 y sólo es diferente en la cantidad de área predicha en el mes de septiembre, ya que mientras el escenario de emisión media predice mayor cantidad el escenario de alta emisión predice menor cantidad con respecto a las condiciones climáticas actuales (Tabla 3.2, Fig. 3.2).

En *S. fodiens*, se puede observar que los mínimos y máximos en la altitud cambian respecto a los escenarios climáticos (Tabla 3.2). En algunos casos dicha variación responde a una pérdida en la cantidad de área predicha, generalmente hacia altitudes más bajas, y la predicción de nuevas zonas, lo que representa un incremento de área hacia mayores altitudes a lo largo de M. Este fenómeno es más notorio en las predicciones de mayo, octubre y diciembre para los dos escenarios climáticos analizados al 2050 (Tabla 3.2, Fig. 3.3), al 2070 también es posible observar esto en los meses de junio, octubre y noviembre (Fig. 3.4). Si bien en el resto de los meses no se observa un cambio en el rango de altitud, la pérdida o ganancia de área se presenta en la periferia de las predicciones. En general, la pérdida de área se observa en las regiones más cercanas a las costas y el incremento en área se presenta en la parte sur del área de calibración, este fenómeno se observa mejor en las predicciones para junio, julio, agosto y septiembre tanto en el escenario al 2050 como al 2070 (Figs. 3.3., 3.4).

Para *S. dentata* el rango altitudinal del área predicha para los dos escenarios climáticos analizados al 2050 y al 2070 es diferente al del área predicha en condiciones actuales. Tanto en los meses en los que se observó una disminución (junio, julio y agosto) como en los que se observó un incremento (agosto y septiembre) el área predicha se localizó en altitudes mayores (Tabla 3.2). En general, la pérdida de área se dio hacia el centro del área de calibración coincidiendo con la región donde actualmente se localizan registros de colecta para *S. dentata* (Fig. 3.5 y 3.6). A pesar del importante incremento de área observado en los meses de septiembre y octubre, sobre todo en los escenarios al 2050 (Fig. 3.5), la región central queda desprovista de área con condiciones climáticas óptimas.

Tabla 3.2. Variación anual en la distribución actual, al 2050 y al 2070 del nicho temporal de actividad de *S. fodiens* y *S. dentata*. Se presentan los resultados de GARP para un escenario actual y dos de cambio climático (RCP4.5 y RCP8.5) con base al modelo de acoplamiento climático CCSM4. La variación anual se muestra como el cambio en la extensión de área predicha como idónea para la actividad de las especies. Se muestra también la proporción de cambio respecto al “área control” (\*) para cada mes (ver “Métodos”) y la variación del rango altitudinal en las predicciones.

<i>Smilisca fodiens</i>		2050			2070		
Mes	Escenarios climáticos	Extensión de área predicha (no. de píxeles)	Proporción de área predicha	Rango altitudinal (min - max)	Extensión de área predicha (no. de píxeles)	Proporción de área predicha	Rango altitudinal (min - max)
mayo	Actual	3,360	1	361 - 2126	3,245	1	361 - 2051
	4.5-70	3,536	1.05	780 - 2279	8,306	2.56	794 - 2287
	8.5-70	3,589	1.07	794 - 2404	543	0.17	1156 - 2410
junio	Actual	205,498	1	0 - 2745	219,203	1	0 - 2601
	4.5-70	200,460	0.98	0 - 2800	208,665	0.95	0 - 2666
	8.5-70	198,602	0.97	0 - 2800	202,603	0.92	0 - 2800
julio	Actual	307,829	1	0 - 2592	366,475	1	0 - 2592
	4.5-70	269,581	0.88	0 - 2511	291,112	0.79	0 - 2592
	8.5-70	259,561	0.84	0 - 2592	198,573	0.54	0 - 2511
agosto	Actual	370,514	1	0 - 2506	419,675	1	0 - 2592
	4.5-70	302,051	0.82	0 - 2515	366,896	0.87	0 - 2592
	8.5-70	246,510	0.67	0 - 2405	256,468	0.61	0 - 2592
septiembre	Actual	305,562	1	0 - 2592	267,042	1	0 - 2592
	4.5-70	338,842	1.11	0 - 2592	323,255	1.21	0 - 2592
	8.5-70	316,680	1.04	0 - 2592	275,561	1.03	0 - 2592
octubre	Actual	121,359	1	0 - 2323	118,972	1	0 - 2323
	4.5-70	166,319	1.37	0 - 2592	158,842	1.34	0 - 2592
	8.5-70	184,458	1.52	0 - 2592	192,992	1.62	0 - 2592
noviembre	Actual	9,799	1	0 - 1716	12,137	1	0 - 1790
	4.5-70	5,489	0.56	0 - 1790	7,157	0.59	0 - 1916
	8.5-70	5,888	0.6	0 - 1851	3,964	0.33	3 - 2279
diciembre	Actual	3,539	1	0 - 776	700	1	0 - 445
	4.5-70	1,469	0.42	22 - 1217	1,517	2.17	169 - 1217
	8.5-70	455	0.13	296 - 1307	486	0.69	319 - 1536
<i>Smilisca dentata</i>							
mayo	Actual	0	1	-	0	1	-
	4.5	0	0.00	-	0	0.00	-
	8.5	0	0.00	-	0	0.00	-
junio	Actual	11,160	1	1256 - 2442	13,456	1	1256 - 2442
	4.5	4,883	0.44	1438 - 2800	5,058	0.38	1400 - 2923
	8.5	6,302	0.56	1400 - 2923	4,000	0.30	1600 - 2925
julio	Actual	17,416	1	1356 - 2613	22,723	1	1179 - 2613
	4.5	14477	0.83	1300 - 2771	10,455	0.46	1300 - 2771
	8.5	10827	0.62	1400 - 2800	3,969	0.17	1377 - 2916
agosto	Actual	20787	1	1181 - 2467	24,047	1	1179 - 2467
	4.5	10529	0.51	1300 - 2771	8,865	0.37	1438 - 2800
	8.5	11024	0.53	1400 - 2800	5,966	0.25	1438 - 2925
septiembre	Actual	13004	1	1051 - 2350	9,310	1	1051 - 2318
	4.5	25094	1.93	1179 - 2613	14,481	1.56	1179 - 2599
	8.5	21852	1.68	1179 - 2771	7,321	0.79	1256 - 2778
octubre	Actual	287	1	1115 - 2400	300	1	1115 - 2400
	4.5	1523	5.31	1201 - 2217	1,222	4.07	1273 - 2217
	8.5	2339	8.15	1179 - 2350	5,829	19.43	1443 - 2545
noviembre	Actual	0	1	-	0	1	-
	4.5	0	0.00	-	0	0.00	-
	8.5	0	0.00	-	0	0.00	-
diciembre	Actual	0	1	-	0	1	-
	4.5	0	0.00	-	0	0.00	-
	8.5	0	0.00	-	0	0.00	-

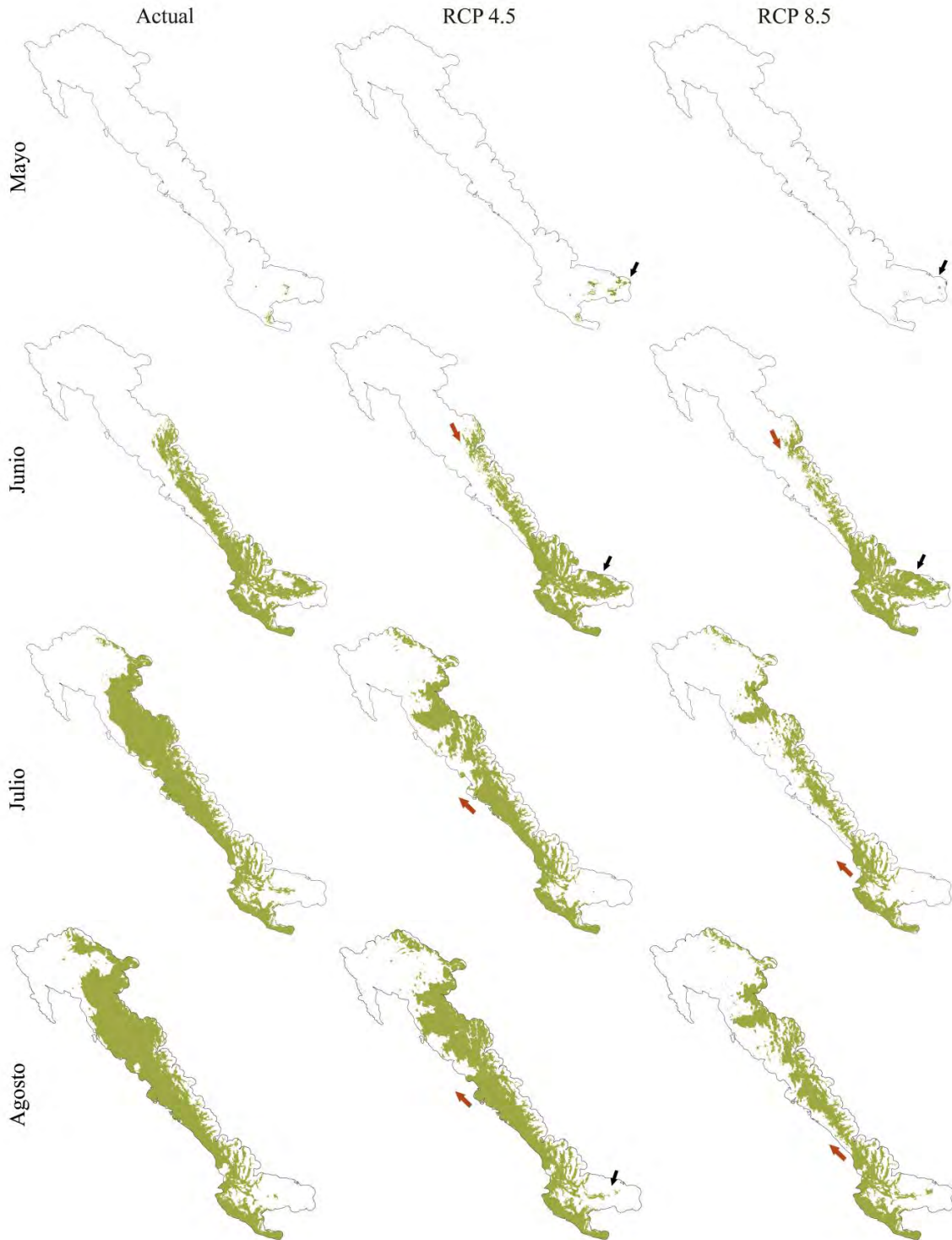
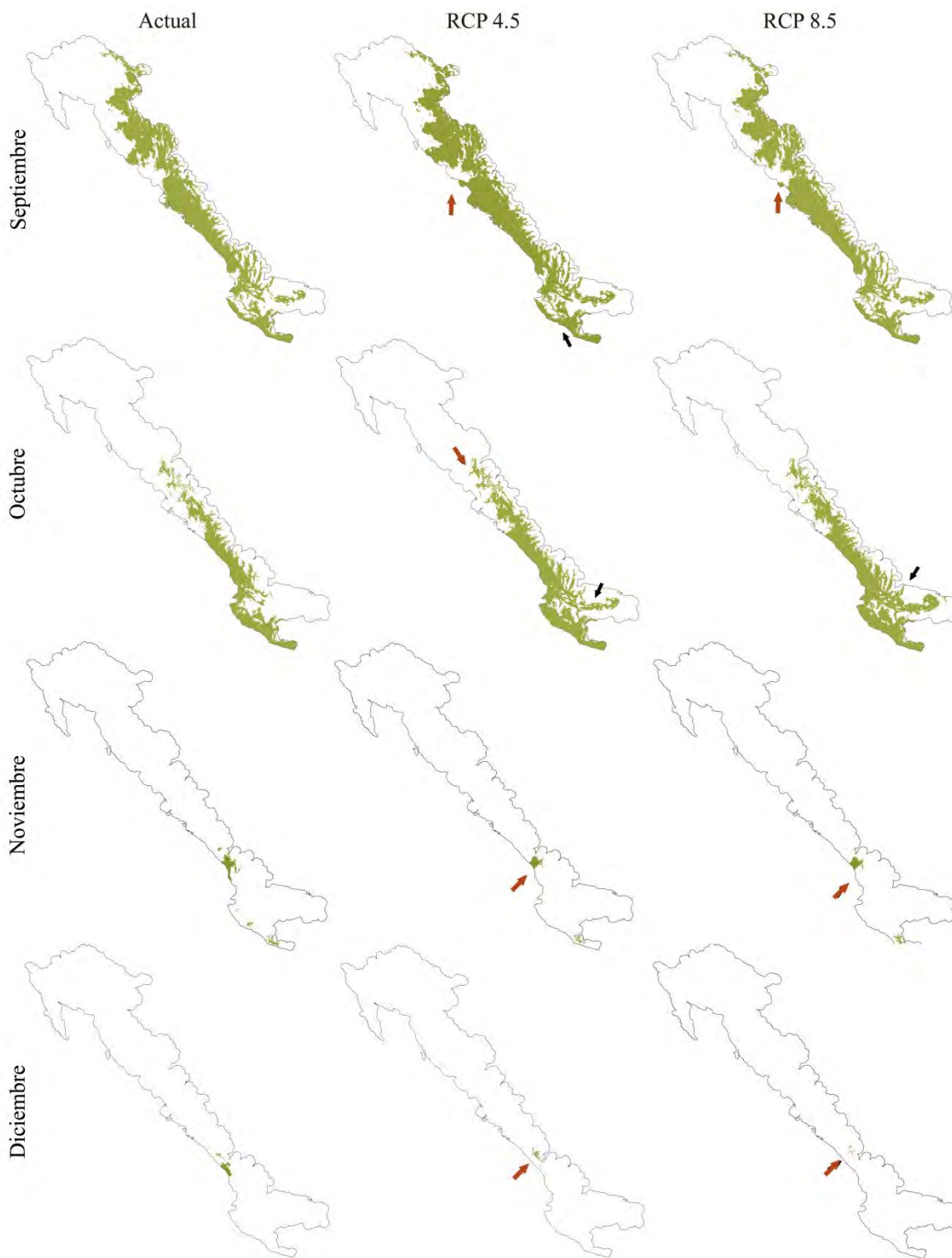


Figura 3.3. Predicción mensual al 2050 por GARP en el área históricamente accesible para *S. fodiens*. La primera columna muestra el área predicha (color verde) como la proyección del nicho ecológico de julio hacia condiciones actuales; y la segunda y la tercera, como la proyección hacia el 2050 con respecto a dos rutas de cambio climático, nivel medio y alto en la fuerza de radiación solar (4.5 y 8.5 W/m<sup>2</sup>). Las flechas en negro indican zonas de incremento y las flechas rojas zonas de decremento con respecto al área predicha en condiciones actuales de cada mes.

Figura 3.3. *Continuación*



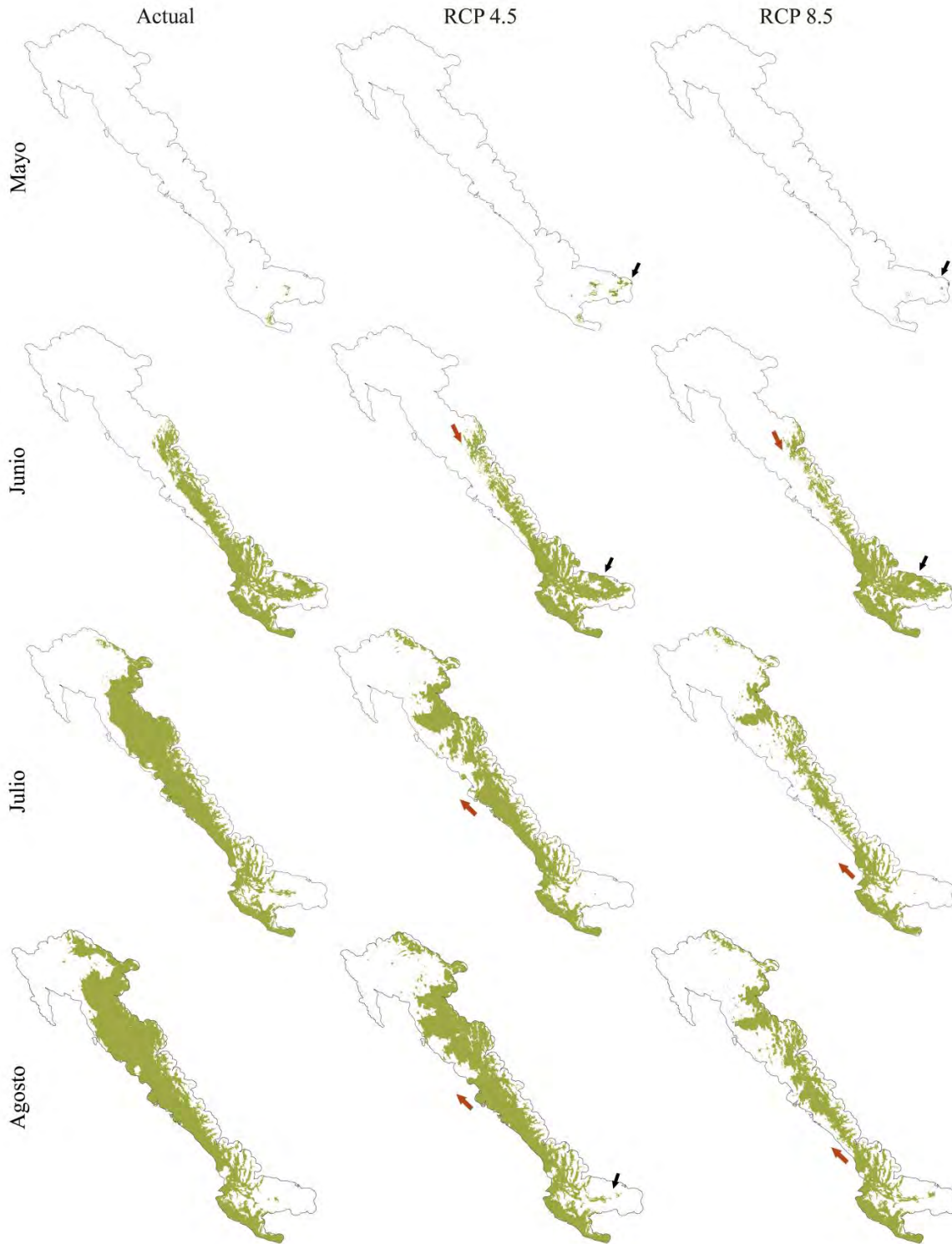
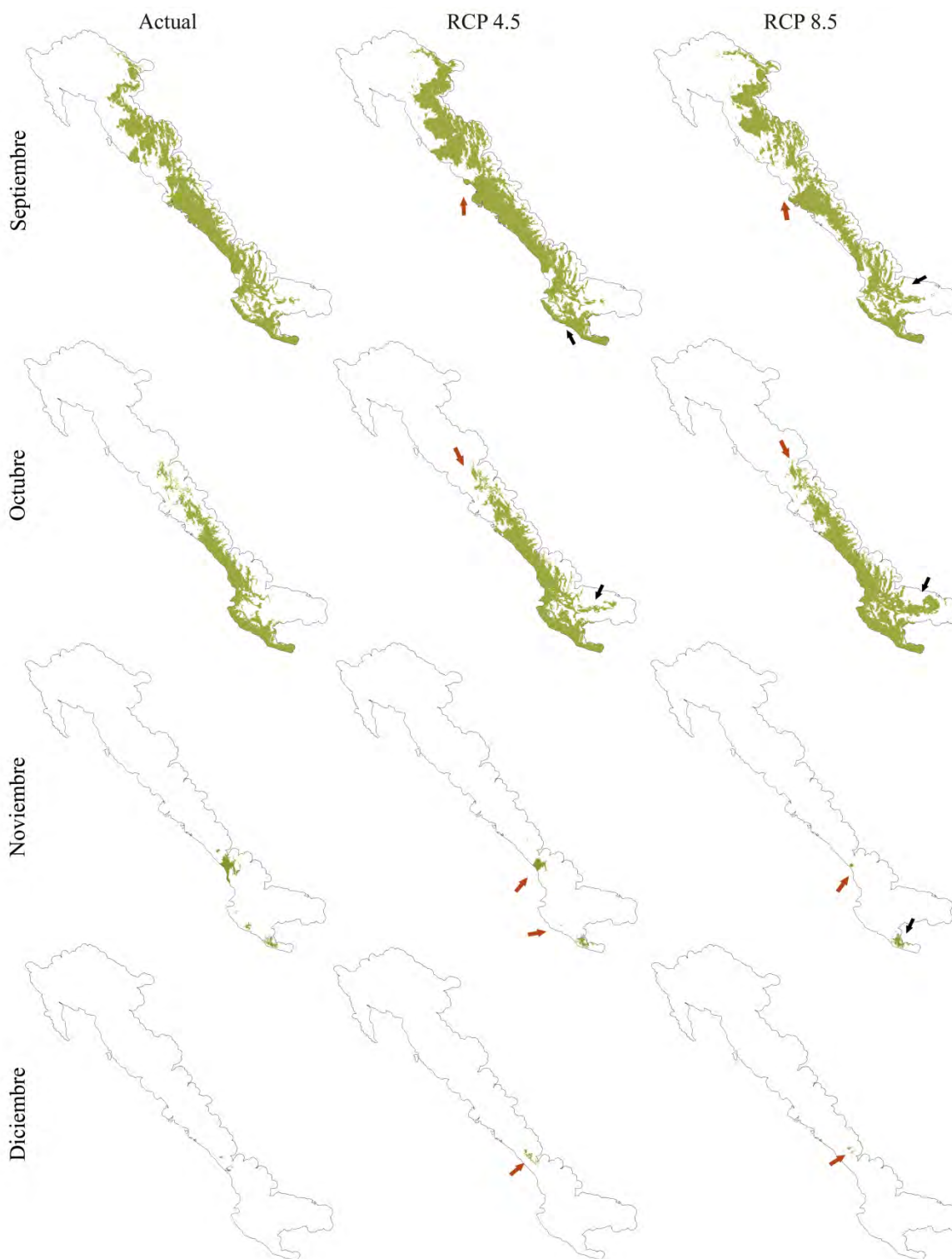


Figura 3.4. Predicción mensual al 2070 por GARP en el área históricamente accesible para *S. fodiens*. La primera columna muestra el área predicha (color verde) como la proyección del nicho ecológico de julio hacia condiciones actuales; y la segunda y la tercera, como la proyección hacia el 2070 con respecto a dos rutas de cambio climático, nivel medio y alto en la fuerza de radiación solar (4.5 y 8.5 W/m<sup>2</sup>). Las flechas en negro indican zonas de incremento y las flechas rojas zonas de decremento con respecto al área predicha en condiciones actuales de cada mes.

Figura 3.4. *Continuación*



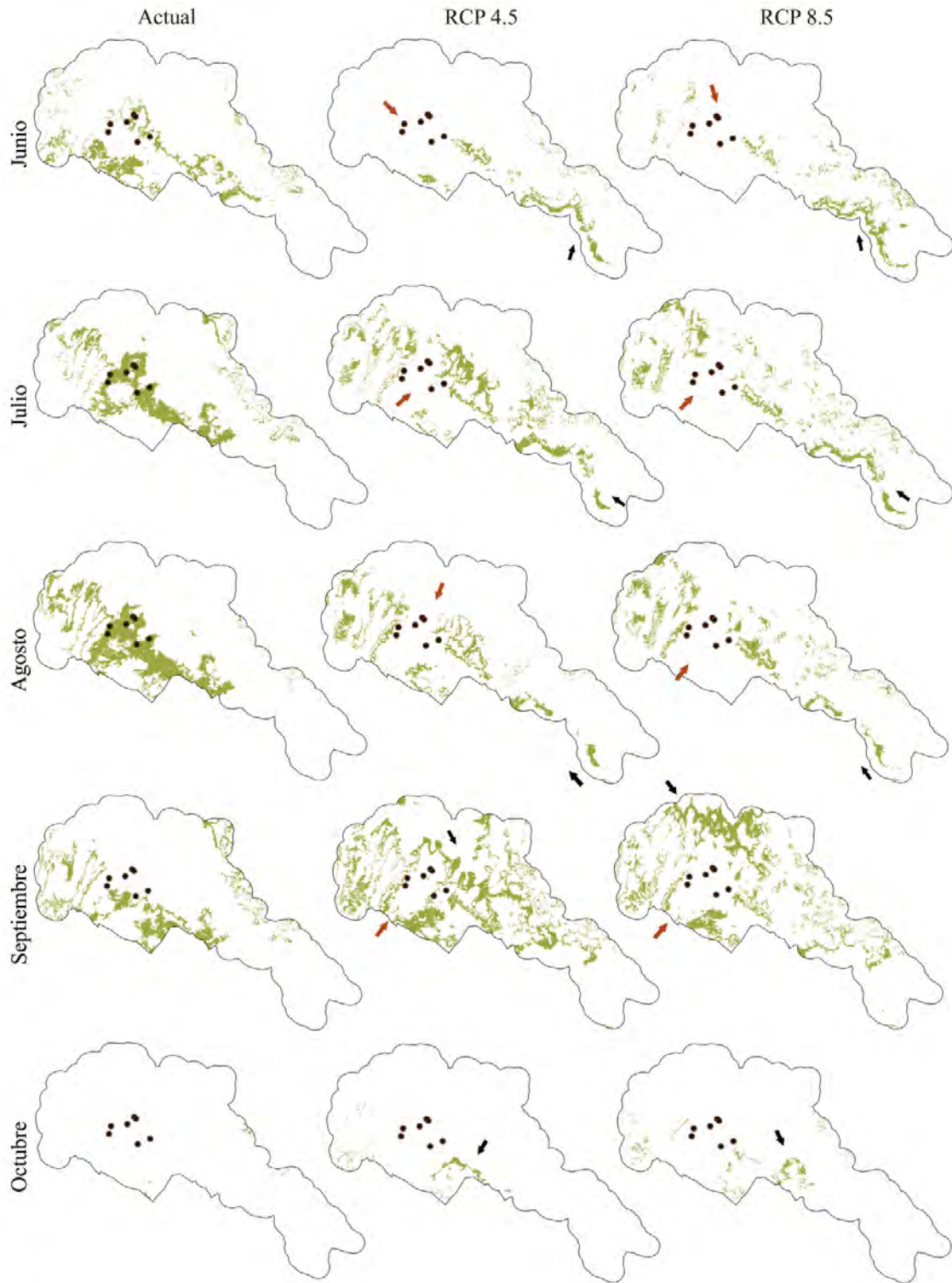


Figura 3.5. Predicción mensual al 2050 por GARP en el área históricamente accesible para *S. dentata*. La primera columna muestra el área predicha (color verde) como la proyección del nicho ecológico de julio hacia condiciones actuales; y la segunda y la tercera, como la proyección hacia el 2050 con respecto a dos rutas de cambio climático, nivel medio y alto en la fuerza de radiación solar (4.5 y 8.5 W/m<sup>2</sup>). Las flechas en negro indican zonas de incremento y las flechas rojas zonas de decremento con respecto al área predicha en condiciones actuales de cada mes.

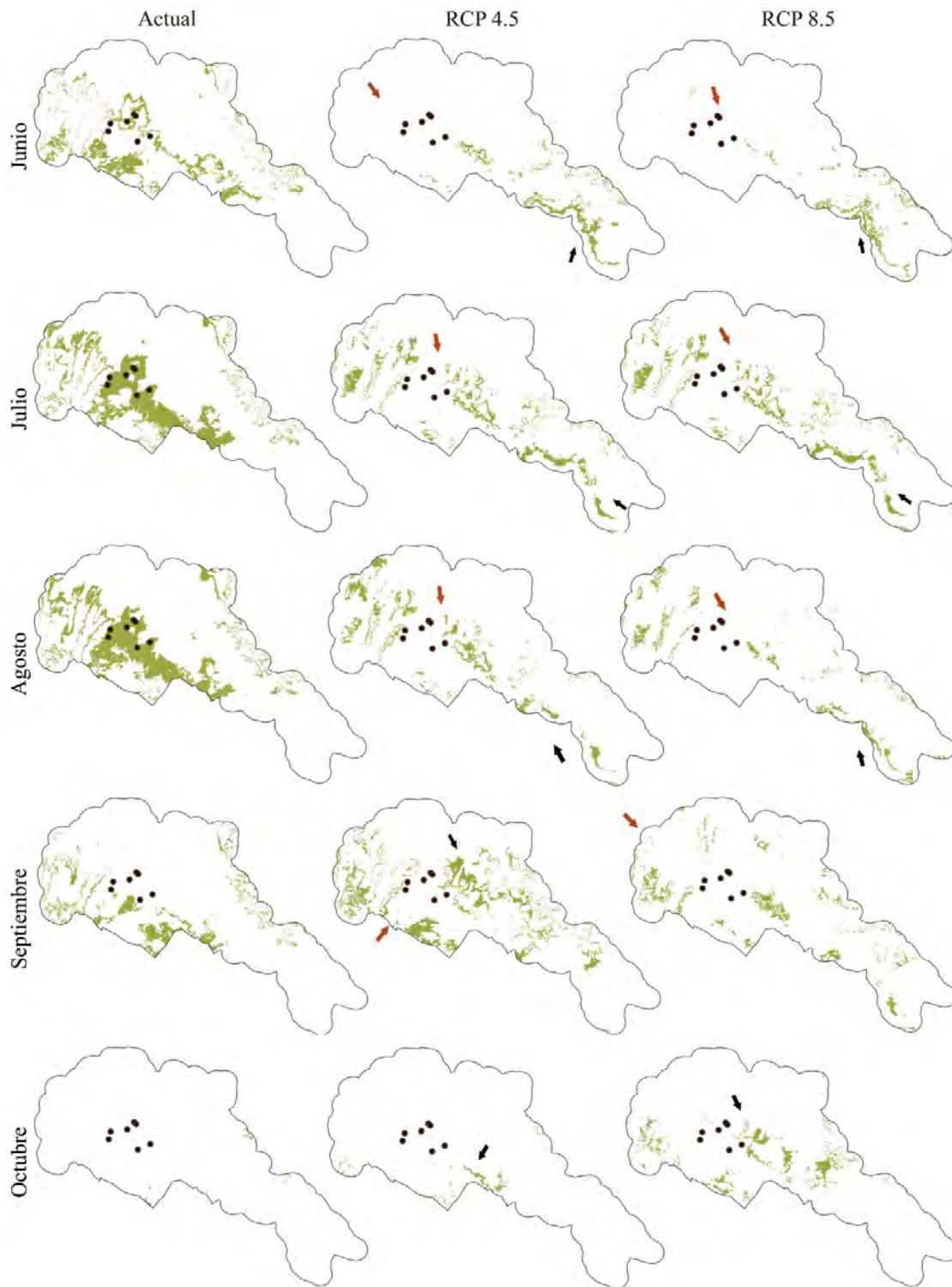


Figura 3.5. Predicción mensual al 2070 por GARP en el área históricamente accesible para *S. dentata*. La primera columna muestra el área predicha (color verde) como la proyección del nicho ecológico de julio hacia condiciones actuales; y la segunda y la tercera, como la proyección hacia el 2070 con respecto a dos rutas de cambio climático, nivel medio y alto en la fuerza de radiación solar (4.5 y 8.5 W/m<sup>2</sup>). Las flechas en negro indican zonas de incremento y las flechas rojas zonas de decremento con respecto al área predicha en condiciones actuales de cada mes.



## DISCUSIÓN

En este trabajo se observó un interesante fenómeno con respecto a la tendencia de cambio en la cantidad de área predicha con condiciones climáticas idóneas para la actividad de las especies de hábito fosorial. Este fenómeno sugiere tanto un cambio temporal como espacial de las condiciones climáticas óptimas para la actividad de la especie. Con respecto al cambio temporal es claramente evidente que las condiciones óptimas se mueven más adelante en el año. Es decir, mientras que en las predicciones actuales los meses con mayor cantidad de área con condiciones climáticas óptimas son junio, julio y agosto, las predicciones al futuro sugieren menor cantidad de área para estos meses pero mayor cantidad en los meses siguientes, septiembre y octubre. Entonces es probable que los valores de precipitación y temperatura óptimos para la actividad se muevan en el tiempo acercándose al final del año. Para los anfibios la disponibilidad del agua es de suma importancia para la vida en regiones semiáridas por lo que su reducción puede llegar a causar declinación y extinciones locales (Pounds y Crump, 1994; Pounds *et al.*, 1999; Carey y Alexander, 2003). Por su parte el enfriamiento climático puede resultar más perjudicial para la persistencia de los anfibios que el calentamiento (Araújo *et al.*, 2006). Para estas especies de hábitos fosoriales tanto la precipitación como la temperatura mínima son los principales factores ambientales de la actividad (Quintero-Díaz y Vázquez-Díaz, 2009; Encarnación-Luévano *et al.*, 2013). Tanto *Smilisca fodiens* como *S. dentata* pasan por un periodo de tiempo en el año en el que su metabolismo baja considerablemente y se refugian dentro de madrigueras subterráneas (Ruibal y Hillman, 1981; Quintero-Díaz y Vázquez-Díaz, 2009). El periodo en el que son activas está asociado a los meses del año en los que en la actualidad se concentran las condiciones de verano típicas de las regiones semiáridas en las que habitan (Sullivan *et al.*, 1996; Stebbins, 2003; Quintero-Díaz y Vázquez-Díaz, 2009; Encarnación-Luévano *et al.*, 2013).

El hecho de que este estudio demuestre posibles cambios temporales en las condiciones climáticas óptimas en el futuro sugiere que sus poblaciones deberán adaptarse a periodos más largos en el año con condiciones climáticas menos óptimas para la alimentación y reproducción. ¿Cuál es la capacidad fisiológica para que estas especies puedan permanecer en dormancia durante periodos de tiempo más largos? ¿Cuál es la

viabilidad reproductiva o la probabilidad de éxito ante la competencia por el alimento y el espacio con otras especies, si los periodos de actividad se reducen a lo largo del año? Estas son preguntas que deberán abordarse en futuros trabajos para determinar el riesgo que enfrentan estas especies ante abruptos cambios climáticos.

El cambio espacial de las condiciones climáticas óptimas sigue lo previsto en estudios previos sobre la forma en la que el cambio climático probablemente afectará a las especies. En los resultados se encontró una pérdida en la cantidad de área predicha hacia altitudes más bajas, y la predicción de nuevas zonas, lo que representa un incremento de área hacia mayores altitudes a lo largo de M, lo cual coincide con lo sugerido por Parmesan (2006) quien sugiere que para regiones con climas cálidos, ciertos regímenes climáticos se modificarán hacia arriba en la elevación. También coinciden con otros estudios de modelado de nicho ecológico los cuales sugieren que en los sistemas de tierras bajas los efectos espaciales serán más drásticos en comparación con los sistemas montañosos (Peterson, 2003), esto debido a lo encontrado en las predicciones a futuro para *S. fodiens* donde es clara la pérdida de área en las regiones más cercanas a las costas, es decir las zonas de menor altitud. Si bien la pérdida de área para *S. fodiens* y *S. dentata* es considerable, los resultados obtenidos para esta última llaman aún más la atención. Estos resultados siguen la misma tendencia de pérdida a menor altitud la cual coincide con la única región dentro de M en la que se tiene registro de colecta.

En los estudios de cambio climático existe una serie de consideraciones para realizar una adecuada interpretación biológica (Peterson *et al.*, 2011; Owens *et al.*, 2013). Una de ellas tiene que ver con la forma en que los algoritmos se desempeñan ante ambientes diferentes a los que se utilizaron durante la calibración de los modelos (Peterson *et al.*, 2011). La contradicción observada en este trabajo entre los modelos de Maxent y los generados por GARP y BIOCLIM, tanto para *S. fodiens* como para *S. dentata*, puede asociarse a la forma de respuesta del algoritmo en transferencias climáticas. Si bien se obligó al algoritmo a “truncar” ante condiciones climáticas diferentes a las del área de calibración (M), la curva de respuesta de Maxent dentro de M, al contrario de BIOCLIM y GARP, se mantuvo alta e incrementándose al momento de “truncar” (Apéndice 9) algo que no representa una realidad biológica (Owens *et al.*, 2013). En Maxent este comportamiento

es frecuente cuando la distribución de una especie es periférica a los ambientes disponibles en el área de calibración (M) (Anderson y Raza, 2010; Peterson *et al.*, 2011; Owens *et al.*, 2013) como fue el caso de *S. fodiens* (Apéndice 10). Sin embargo, aun cuando se incrementó el área de calibración, los ambientes asociados a ella continuaron mostrando la marginalidad de los datos (Apéndice 10). Es por esto que utilizar los resultados generados por GARP da mayor seguridad al momento de emitir las interpretaciones biológicas con respecto al efecto de cambio climático sobre las áreas de distribución de las especies fosoriales del grupo *Smilisca*.

Para ambas especies, la pérdida de área en la que se encontraban condiciones idóneas para la actividad representa un serio problema para su supervivencia. Sin embargo, *S. dentata* podría ser más vulnerable debido a sus estrechos requerimientos de hábitat, a la intensa modificación de su hábitat y a su restringida área de distribución (Santos-Barrera *et al.*, 2010b). Una gran cantidad de estudios han demostrado que ciertas especies son capaces de seguir espacialmente las condiciones climáticas óptimas, sin embargo, dichas especies son aquellas con una alta capacidad de dispersión, como aves y mamíferos (Martínez-Meyer *et al.*, 2004a; Nakazawa *et al.*, 2004). Por el contrario, los anfibios son bien conocidos por su alta fidelidad a los sitios de ocurrencia y su poca habilidad de dispersión (Duellman y Trueb, 1986; Blaustein *et al.*, 1994; Alex Smith y M. Green, 2005; Wells, 2007). Esto representa una incapacidad por conquistar nuevas áreas y por tanto de modificar sus áreas de distribución (Araújo y Pearson, 2005). Considerando los resultados obtenidos en este trabajo las especies de hábitos fosoriales del grupo *Smilisca*, particularmente *S. dentata*, son altamente vulnerables a los rápidos cambios climáticos que han sido proyectados tan sólo para unas cuantas décadas más.

## BIBLIOGRAFÍA

- Anciães, M. y Peterson, A.T. (2006) Climate change effects on neotropical manakin diversity based on ecological niche modeling. *The Condor*, **108**, 778-791.
- Anderson, R.P. y Martínez-Meyer, E. (2005) Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: and implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation*, **116**, 167-179.
- Anderson, R.P. y Raza, A. (2010) The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, **37**, 1378-1393.
- Anderson, R.P., Lew, D. y Peterson, A.T. (2003) Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological modelling*, 211-232.
- Angilletta Jr, M.J., Niewiarowski, P.H. y Navas, C.A. (2002) The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, **27**, 249-268.
- Araújo, M.B. y Pearson, R.G. (2005) Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, **28**, 693-695.
- Araújo, M.B., Thuiller, W. y Pearson, R.G. (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, **33**, 1712-1728.
- Barve, N. (2008) *Tool for Partial-ROC*. Ver. 1.0. Biodiversity Institute, Lawrence, KS.
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S.P., Peterson, A.T., Soberón, J. y Villalobos, F. (2011) The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, **222**, 1810-1819.

- Blaustein, A.R., Wake, D.B. y Sousa, W.P. (1994) Amphibian Declines: Judging Stability, Persistence, and Susceptibility of Populations to Local and Global Extinctions. *Conservation Biology*, **8**, 60-71.
- Carey, C. y Alexander, M.A. (2003) Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity and Distributions*, **9**, 111-121.
- Collins, W.J., Bellouin, N., Doutriaux-Boucher, M., Gedney, N., Halloran, P., Hinton, T., Hughes, J., Jones, C.D., Joshi, M., Liddicoat, S., Martin, G., O'Connor, F., Rae, J., Senior, C., Sitch, S., Totterdell, I., Wiltshire, A. y Woodward, S. (2011) Development and evaluation of an Earth-system model – HadGEM2. *Geosci. Model Dev. Discuss.*, **4**, 997-1062.
- Dore, M.H.I. (2005) Climate change and changes in global precipitation patterns: What do we know? *Environment International*, **31**, 1167-1181.
- Duellman, W.E. (1970) *Hylid Frogs of Middle America*. University of Kansas, United States of America.
- Duellman, W.E. (1999) *Patterns of Distribution of Amphibians. A Global Perspective*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, United States of America.
- Duellman, W.E. (2001) *The Hylid Frogs of Middle America*. University of Kansas, United States of America.
- Duellman, W.E. y Trueb, L. (1966) *Neotropical Hylid Frogs, Genus Smilisca*. University of Kansas, Kansas, United States of America.
- Duellman, W.E. y Trueb, L. (1986) *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, New York, United States of America.
- Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., J. Hijmans, R., Huettmann, F., R. Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., G. Lohmann, L., A. Loiselle,

B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. M. Overton, J., Townsend Peterson, A., J. Phillips, S., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., E. Schapire, R., Soberón, J., Williams, S., S. Wisz, M. y E. Zimmermann, N. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129-151.

Encarnación-Luévano, A., Rojas-Soto, O.R. y Sigala-Rodríguez, J.J. (2013) Activity response to climate seasonality in species with fossorial habits: a niche modeling approach using the Lowland Burrowing Treefrog (*Smilisca fodiens*). *PLoS ONE*, **8**, 1-7.

ESRI (2011) *ArcGIS Desktop: Release 10*. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.

Gaston, K.J. (2003) *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Gent, P.R., Danabasoglu, G., Donner, L.J., Holland, M.M., Hunke, E.C., Jayne, S.R., Lawrence, D.M., Neale, R.B., Rasch, P.J., Vertenstein, M., Worley, P.H., Yang, Z.-L. y Zhang, M. (2011) The Community Climate System Model Version 4. *Journal of Climate*, **24**, 4973-4991.

Grinnell, J. (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, **34**, 427-433.

Hartmann, D.L., Klein-Tank, A.M.G., Rusticucci, M., Alexander, L.V., Brönnimann, S., Charabi, Y.A.-R., Dentener, F.J., Dlugokencky, E.J., Easterling, D.R., Kaplan, A., Soden, B.J., Thorne, P.W., Wild, M. y Zhai, P. (2013) Observations: Atmosphere and Surface. 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* (ed. by T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (Eds.)). New York, NY, USA, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Hijmans, R.J., Phillips, S., Leathwick, J. y Elith, J. (2013) *dismo: Species distribution modeling. R package version 0.9-3*. <http://CRAN.R-project.org/package=dismo>.

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. y Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965-1978.

Hill, J.K., Thomas, C.D., Fox, R., Telfer, M.G., Willis, S.G., Asher, J. y Huntley, B. (2012) Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. *Proceedings of the royal society B: Biological Sciences*, **269**, 2163-2171.

Hughes, L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already. *TREE*, **15**, 56-61.

IPCC (2001) *Climate Change 2001: Synthesis Report. A Contribution of Working Groups I, II, and III to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. In: (ed. R.T.a.T.C.W.T. Watson), p. 398 pp. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, and New York, NY, USA

IPCC (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group 1 to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. In: (ed. T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley), p. 1535 pp, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

- Lawler, J.J., Shafer, S.L., Bancroft, B.A. y Blaustein, A.R. (2010) Projected Climate Impacts for the Amphibians of the Western Hemisphere. *Conservation Biology*, **24**, 38-50.
- Lindenmayer, D.B., Mackey, B.G. y Nix, H.A. (1996) Domains of four species of commercially important eucalypts from south-eastern Australia. *Australian Forestry*, **59**, 74-89.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A.T. y Hargrove, W.W. (2004a) Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 305-314.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A.T. y Navarro-Sigüenza, A. (2004b) Evolution of seasonal ecological niches in the Passerina buntings (Aves: Cardinalidae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**, 1151–1157.
- McDiarmid, R.W. y Foster, M.S. (1987) Cocoon Formation in Another Hylid Frog, *Smilisca baudinii*. *Journal of Herpetology*, **21**, 352-355.
- Nakazawa, Y., Peterson, A.T., Martínez-Meyer, E. y Navarro-Sigüenza, A. (2004) Seasonal Niches of Nearctic-Neotropical Migratory Birds: Implications for the Evolution of Migration. *The Auk*, **121**, 610-618.
- Navas, C.A., Gomes, F.R. y Carvalho, J.E. (2008) Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: Integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular y Integrative Physiology*, **151**, 344-362.
- Owens, H.L., Campbell, L.P., Dornak, L.L., Saupe, E.E., Barve, N., Soberón, J., Ingenloff, K., Lira-Noriega, A., Hensz, C.M., Myers, C.E. y Peterson, A.T. (2013) Constraints



on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*, **263**, 10-18.

Parnesan, C. (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**, 637-669.

Parnesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W.J., Thomas, J.A. y Warren, M. (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, **399**, 579-583.

Pearson, R.G. y Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography*, **12**, 361-371.

Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M. y Townsend Peterson, A. (2007) Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, **34**, 102-117.

Pearson, R.G., Thuiller, W., Araújo, M.B., Martínez-Meyer, E., Brotons, L., McClean, C., Miles, L., Segurado, P., Dawson, T.P. y Lees, D.C. (2006) Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography*,

Peterson, A.T. (2003) Projected climate change effects on Rocky Mountain and Great Plains birds: generalities of biodiversity consequences. *Global Change Biology*, **9**, 647-655.

Peterson, A.T., Papeş, M. y Soberón, J. (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological modelling*, **213**, 63–72.

- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. y Araújo, M.B. (2011) *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, New Jersey, United States of America.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. y Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231-259.
- Pounds, J.A. y Crump, M.L. (1994) Amphibian Declines and Climate Disturbance: The Case of the Golden Toad and the Harlequin Frog *Conservation Biology*, **8**, 72-85.
- Pounds, J.A., Fogden, M.P.L. y Campbell, J.H. (1999) Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, **398**, 611-615.
- Quintero-Díaz, G.E. y Vázquez-Díaz, J. (2009) *Historia Natural de una Rana muy Mexicana*. Municipio de Aguascalientes, SHM, Biodiversidad A. C., SEMARNAT, México.
- Riahi, K., Rao, S., Krey, V., Cho, C., Chirkov, V., Fischer, G., Kindermann, G., Nakicenovic, N. y Rafaj, P. (2011) RCP 8.5—A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Climatic Change*, **109**, 33–57.
- Ruibal, R. y Hillman, S. (1981) Cocoon Structure and Function in the Burrowing Hylid Frog, *Pternohyla fodiens*. *Journal of Herpetology*, **15**, 403-407.
- Santos-Barrera, G., Hammerson, G. y Ponce-Campos, P. (2010a) *Smilisca fodiens*. Available at: [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org) (accessed 07 June 2013 2013).
- Santos-Barrera, G., Canseco-Márquez, L. y Ponce-Campos, P. (2010b) *Smilisca dentata*. Available at: (accessed 17 March 2015 2015).
- Scachetti-Pereira, R. (2002) *Desktop GARP*. University of Kansas.

Smith, M. y Green, D. (2005) Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography*, **28**, 110-128.

Soberon, J. y Peterson, A.T. (2005) *Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas*.

Soberón, J. (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, **10**, 1115-1123.

Stebbins, R.C. (2003) *Western Reptiles and Amphibians*. Houghton Mifflin, USA.

Stockwell, D. y Peters, D. (1999) The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, **13**, 143-158.

Sullivan, B.K., Bowker, R.W., Malmos, K.B. y Gergus, E.W.A. (1996) Arizona distribution of three Sonoran Desert anurans: *Bufo retiformis*, *Gastrophryne olivacea*, and *Pternohyla fodiens*. *Great Basin Naturalist*, **56**, 38-47.

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., Siqueira, M.F.d., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., Jaarsveld, A.S.v., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. y Williams, S.E. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145-148.

Thomson, A.M., Calvin, K.V., Smith, S.J., Kyle, G.P., Volke, A., Patel, P., Delgado-Arias, S., Bond-Lamberty, B., Wise, M.A., Clarke, L.E. y Edmonds, J.A. (2011) RCP4.5: a pathway for stabilization of radiative forcing by 2100. *Climatic Change*, **109**, 77-94.

Thuiller, W. (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change.

*Global Change Biology*, **10**, 2020-2027.

van-Vuuren, D.P., den-Elzen, M.G.J., Lucas, P.L., Eickhout, B., Strengers, B.J., van-

Ruijven, B., Wonink, S. y van-Houdt, R. (2007) Stabilizing greenhouse gas concentrations at low levels: an assessment of reduction strategies and costs.

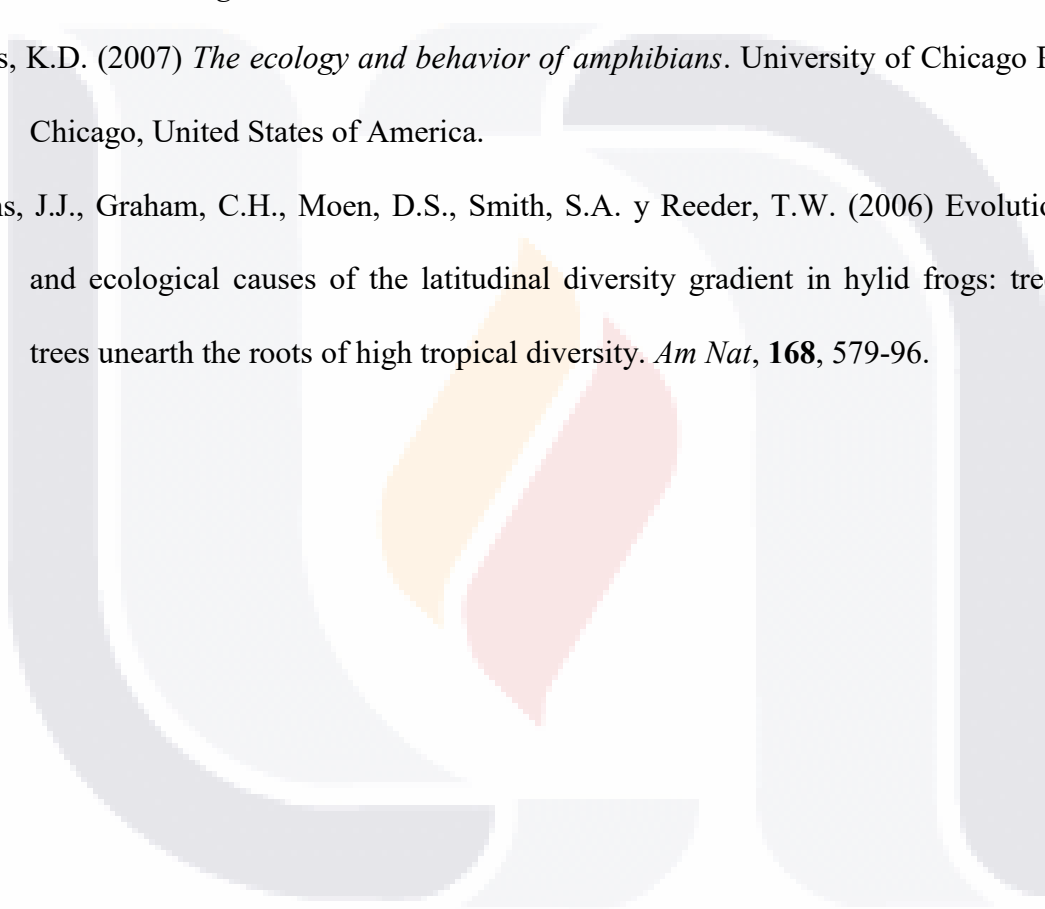
*Climatic Change*, **81**, 119-159.

Wells, K.D. (2007) *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press,

Chicago, United States of America.

Wiens, J.J., Graham, C.H., Moen, D.S., Smith, S.A. y Reeder, T.W. (2006) Evolutionary

and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *Am Nat*, **168**, 579-96.



## CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos sugieren que los caracteres conductuales pueden ser un factor clave en los anfibios para la conservación de requerimientos climáticos y la adaptación en regiones templadas. Este trabajo concluye que el alcance latitudinal del grupo *Smilisca* se explica en el hábito fosorial de dos de sus miembros: *S. fodiens* y *S. dentata*.

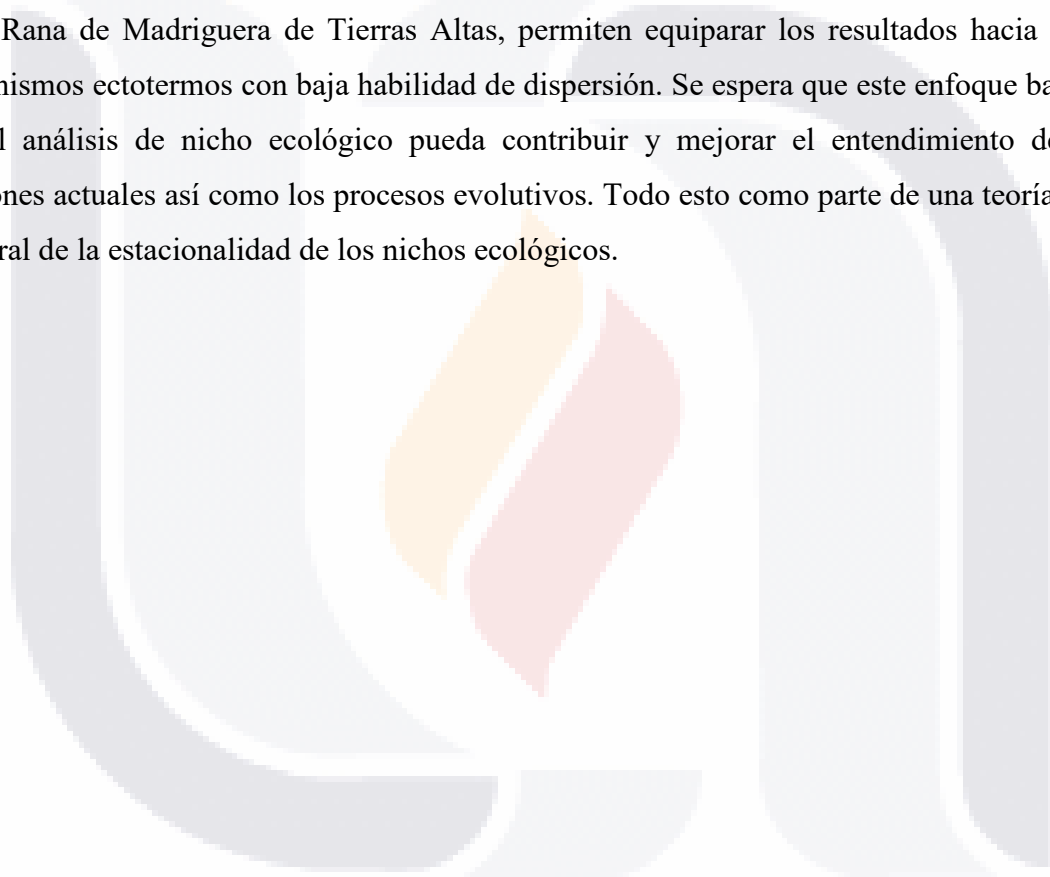
En el capítulo uno se demostró que la actividad de *Smilisca fodiens* se predice con base en la variación latitudinal de las condiciones climáticas óptimas. Al parecer la precipitación y la temperatura mínima tienen un papel primordial en la definición de los patrones espaciales y temporales de la actividad. El resultado de este capítulo pone de relieve la influencia del clima en la configuración de los patrones de actividad y el importante papel del hábito fosorial para cubrir con los requerimientos ambientales necesarios de supervivencia.

En el capítulo dos el análisis de similitud demuestra que las diferencias entre los nichos de las especies del grupo *Smilisca* se eliminan cuando se asume estacionalidad en el nicho de las especies fosoriales. Asimismo, al parecer la distribución potencial de las especies fosoriales no ha cambiado significativamente a través del tiempo. Pero si cuando se modela el nicho estacional de las especies fosoriales, ya que las áreas de distribución son predichas espacialmente hacia regiones tropicales de México, Centro y Sudamérica, donde habitan la mayoría del resto de las especies arborícolas. Este resultado se suma a la generalidad de conservación de nicho en especies cercanamente relacionadas. Además resalta la importancia, en este tipo de trabajos, de tomar en cuenta la historia de vida de las especies para evitar conclusiones erróneas.

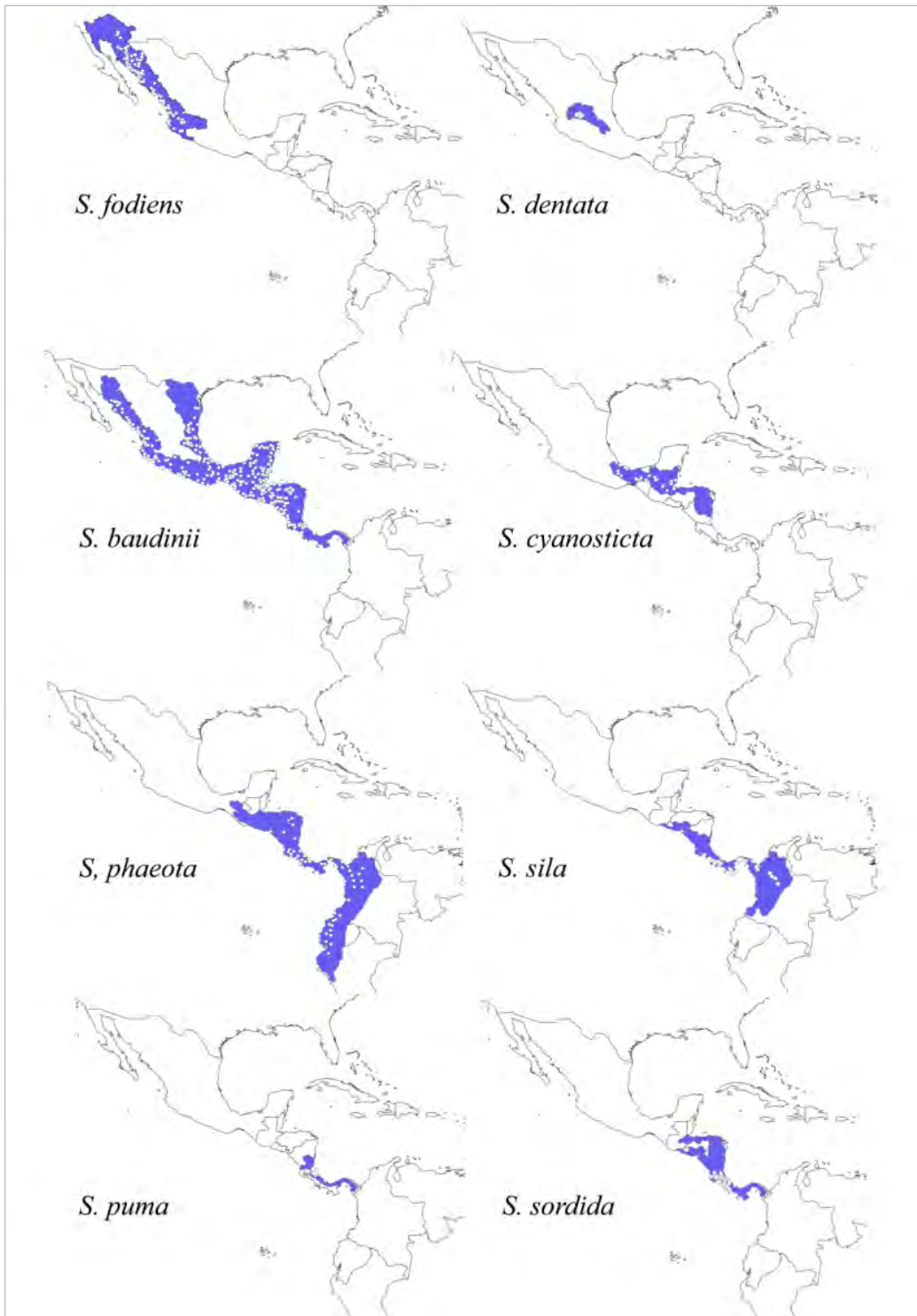
Finalmente, en el capítulo tres, en las proyecciones del cambio climático al 2050 y al 2070 se predicen cambios tanto espaciales como temporales de las condiciones climáticas óptimas para la actividad de la especie. Es claramente evidente que las condiciones óptimas se mueven más adelante en el año y espacialmente se mueven hacia altitudes mayores observándose una clara pérdida en altitudes bajas, para el caso de *S. fodiens*, y en la región donde existen los únicos registros de presencia de *S. dentata*. Las

especies de hábitos fosoriales del grupo *Smilisca*, particularmente *S. dentata*, son altamente vulnerables a los rápidos cambios climáticos que han sido proyectados tan solo para unas cuantas décadas más.

El importante papel que las condiciones climáticas tienen sobre los patrones de distribución de los anuros es bien conocido, pero la influencia de la variación espacial y temporal del clima sobre la actividad de anuros fosorial es pobremente entendida y discutida. A pesar de que el presente trabajo se enfocó en un pequeño grupo de hílidos, los rasgos de la historia de vida e historia evolutiva de la Rana de Madriguera de Tierras Bajas y la Rana de Madriguera de Tierras Altas, permiten equiparar los resultados hacia otros organismos ectotermos con baja habilidad de dispersión. Se espera que este enfoque basado en el análisis de nicho ecológico pueda contribuir y mejorar el entendimiento de los patrones actuales así como los procesos evolutivos. Todo esto como parte de una teoría más general de la estacionalidad de los nichos ecológicos.



**Apéndice 1.** Regiones geográficas donde se muestran los límites de accesibilidad para cada una de las especies del grupo *Smilisca*. En azul se muestra el área de calibración o M para cada especie y los puntos blancos son los datos de ocurrencia utilizados en los análisis de similitud de nicho.



**Apéndice 2.** Valores de desempeño de los modelos evaluados a través de la ROC Parcial (Barve, 2008) y n-1 “Jackknife” (Pearson et al. 2007).

<b>Especie</b>	<b>Radio de AUC*</b>	<b>Porcentaje de puntos predichos MTP</b>	<b>Valor – p MTP</b>
<i>S. fodiens</i> (NA)	1.32		0
<i>S. fodiens</i> (NE)	1.31		0
<i>S. dentata</i> (NA)		62.5	0.0265
<i>S. dentata</i> (NE)		75	0.0036
<i>S. baudinii</i>	1.30		0
<i>S. cyanosticta</i>	1.51		0
<i>S. phaeota</i>	1.21		0
<i>S. sila</i>	1.62		0
<i>S. puma</i>		81.8	0
<i>S. sordida</i>	1.88		0

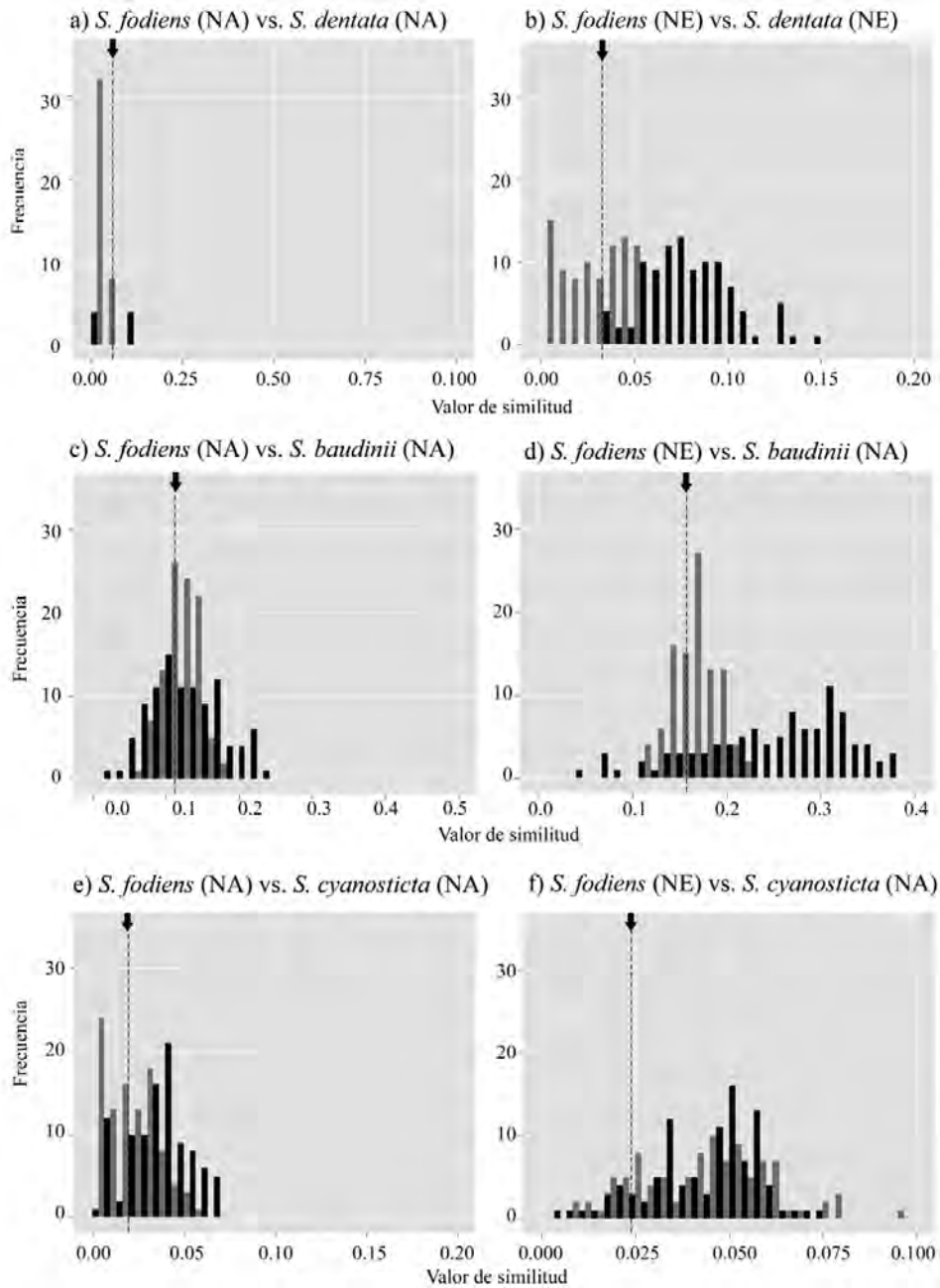
\* Valor de la prueba de ROC Parcial (Barve, 2008); \*\* Valor de la prueba “Jackknife” (Pearson et al. 2007) donde el porcentaje de puntos predichos se calculó considerando como umbral de corte el “Valor Acumulativo Fijo: 10”; NA= Modelos construidos considerando el nicho anual de la especie, NE= Modelos construidos considerando el nicho estacional de la especie.



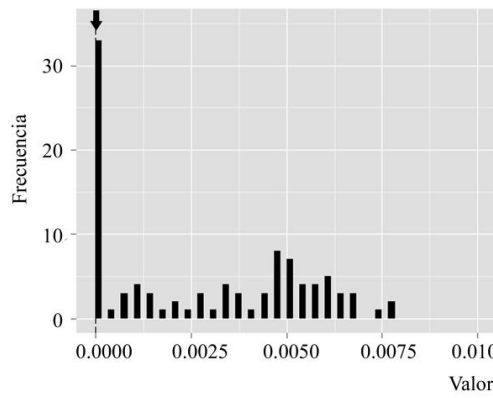


**Apéndice 3. Prueba de similitud de “background” considerando a la especie fosorial *Smilisca fodiens*.**

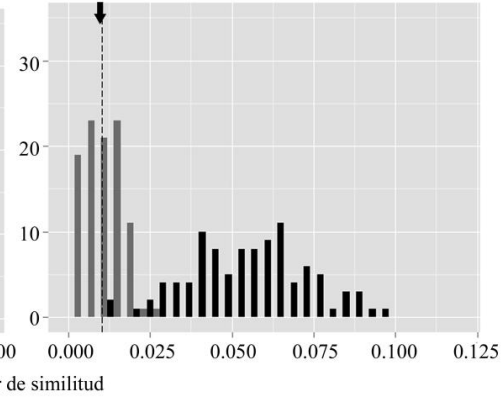
Se analiza el grado de similitud del nicho de *S. fodiens*, siendo considerado como anual, y el nicho de *S. dentata* (a), especie igualmente de hábitos fosoriales, así como de *S. baudinii* (c), *S. cyanosticta* (e), *S. sila* (g), *S. puma* (i) y *S. sordida* (k) especies de hábitos arborícolas. Se muestra igualmente y como contraste el grado de similitud de los nichos considerando la estacionalidad de *S. fodiens* y *S. dentata* (b) así como los nichos anuales de *S. baudinii* (d), *S. cyanosticta* (f), *S. sila* (h), *S. puma* (j) y *S. sordida* (l). Los histogramas muestran la frecuencia en los valores de similitud de Schoener *D*. Las barras grises indican la similitud encontrada al comparar el nicho de Sp1 con la distribución de similitudes de Sp2 y las barras negras la similitud cuando se compara el nicho de Sp2 con la distribución de similitudes de Sp1. Las flechas negras señalan el “valor observado” en la prueba.



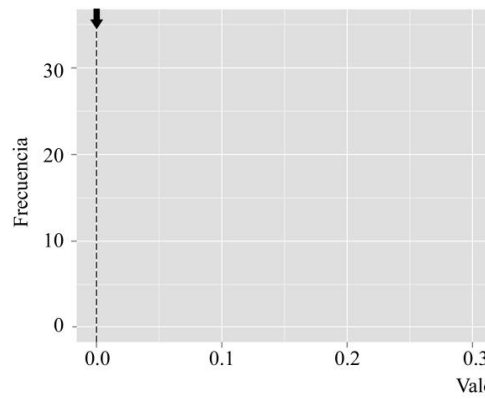
g) *S. fodiens* (NA) vs. *S. sila* (NA)



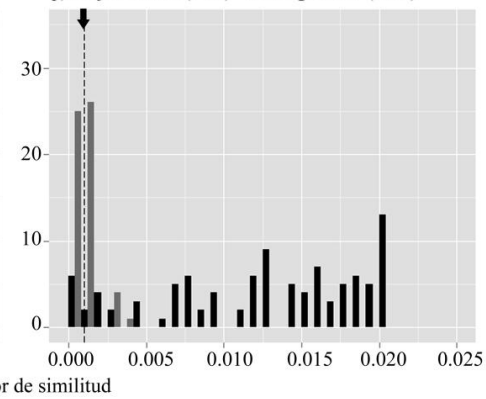
h) *S. fodiens* (NE) vs. *S. sila*(NA)



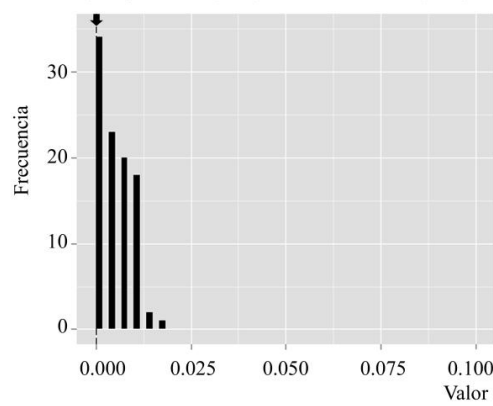
i) *S. fodiens* (NA) vs. *S. puma* (NA)



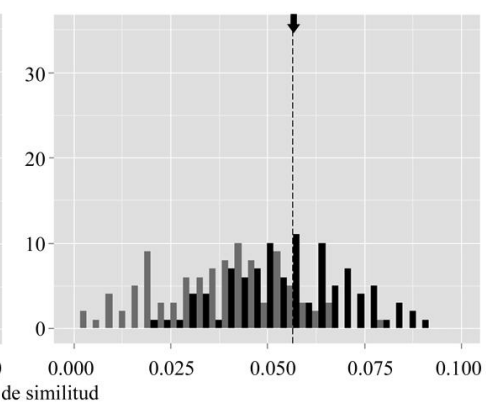
j) *S. fodiens* (NE) vs. *S. puma* (NA)



k) *S. fodiens* (NA) vs. *S. sordida* (NA)

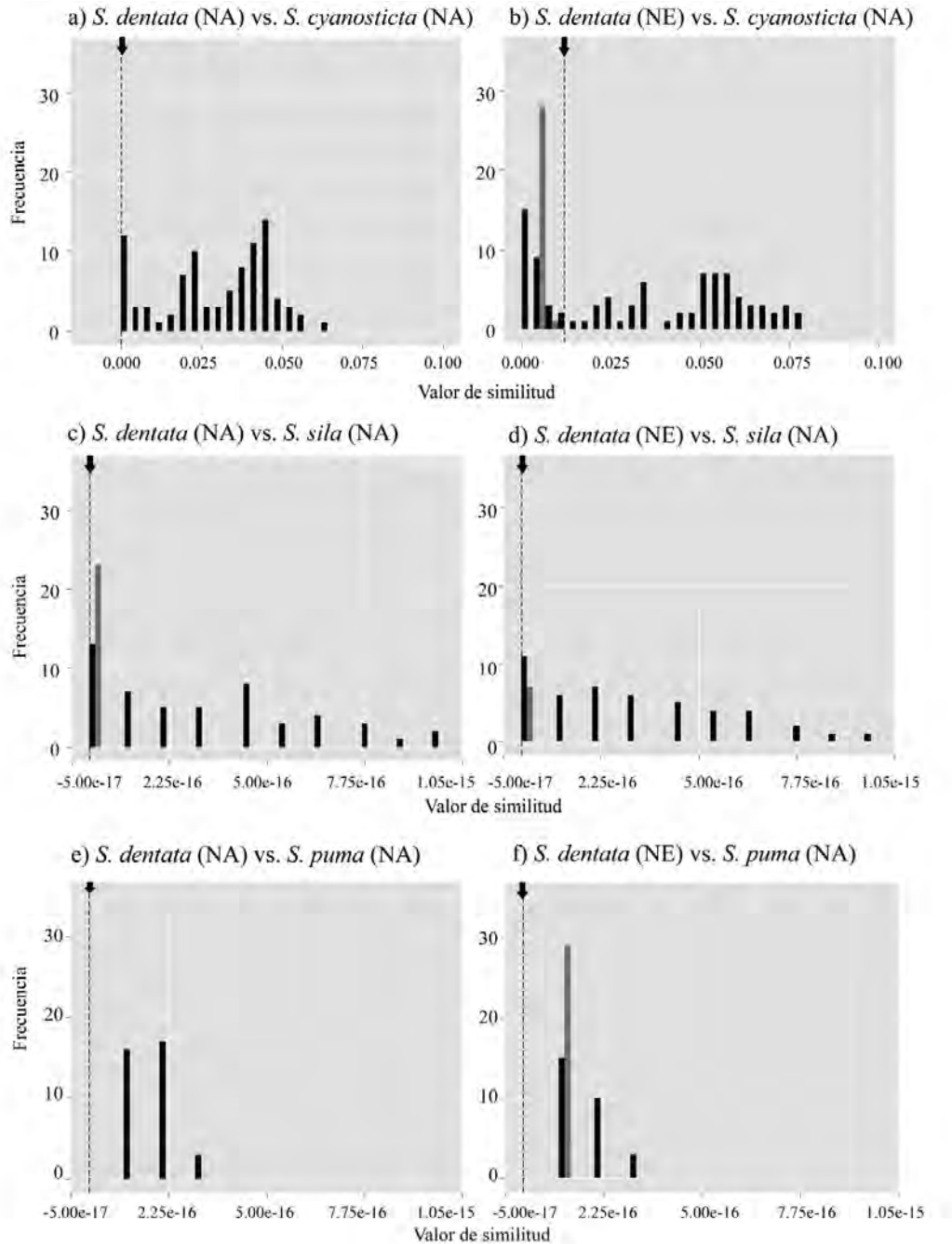


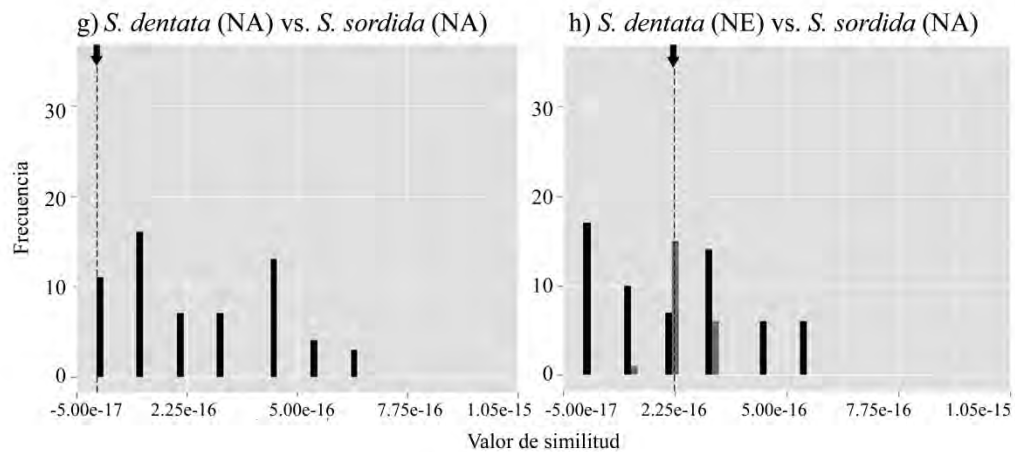
l) *S. fodiens* (NE) vs. *S. sordida* (NA)



**Apéndice 4. Prueba de similitud de “background” considerando a la especie fosorial *Smilisca dentata*.**

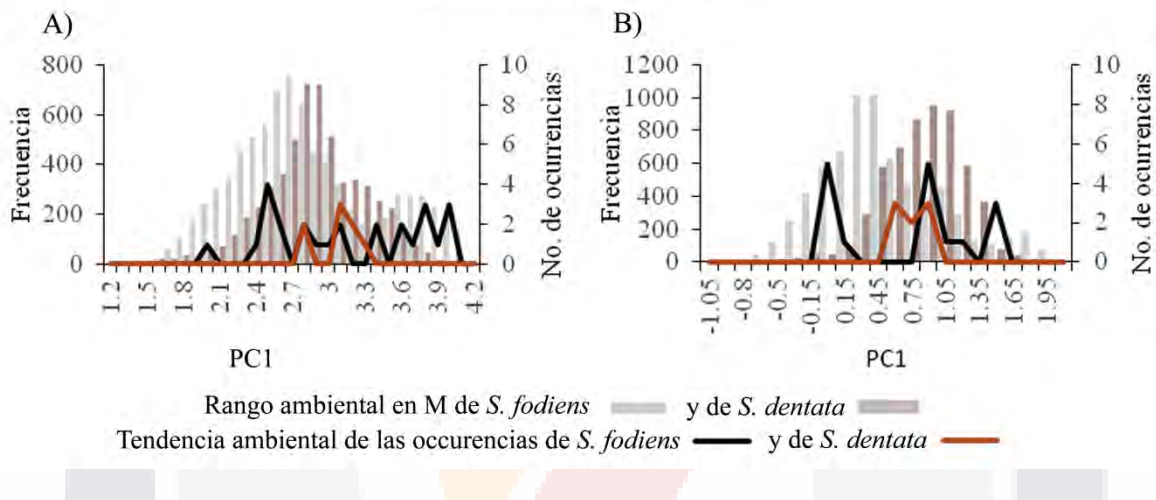
Se analiza el grado de similitud del nicho de *S. dentata*, siendo considerado como anual, y el nicho anual de *S. cyanosticta* (a), *S. sila* (c), *S. puma* (e) y *S. sordida* (g), todas ellas especies de hábitos arborícolas. Se muestra igualmente y como contraste el grado de similitud de los nichos considerando la estacionalidad de *S. dentata* y los nichos anuales de *S. cyanosticta* (b), *S. sila* (d), *S. puma* (f) y *S. sordida* (h). Los histogramas muestran la frecuencia en los valores de similitud de Schoener *D*. Las barras grises indican la similitud encontrada al comparar el nicho de Sp1 con la distribución de similitudes de Sp2 y las barras negras la similitud cuando se compara el nicho de Sp2 con la distribución de similitudes de Sp1. Las flechas negras señalan el “valor observado” en la prueba.



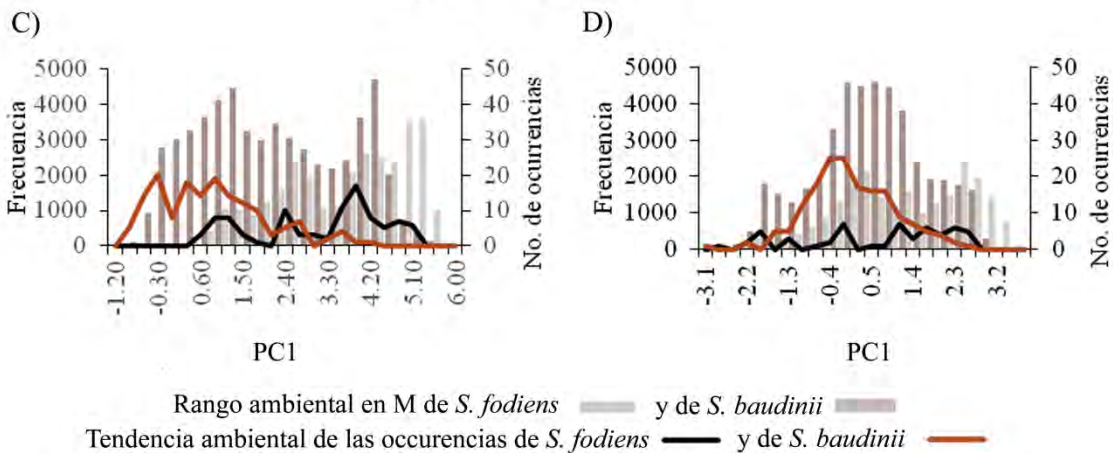


**Apéndice 5. Representación gráfica del grado de similitud entre la tendencia ambiental considerando el nicho de *S. fodiens*.** Se presenta la comparación de la tendencia ambiental de *S. fodiens* y la otra especie fosorial *S. dentata*, cuando se consideran nichos anuales para ambas (A) y cuando los nichos son considerados estacionales (B). También se presenta la comparación entre la tendencia ambiental de *S. baudinii*, especie de hábitos arborícolas, y la tendencia de *S. fodiens* cuando su nicho se considera anual (C) y cuando se considera estacional (D). En cada gráfica se observa la distribución del rango ambiental dentro de cada M (barras grises para *S. fodiens* y barras rojas para *S. dentata* y *S. baudinii*, respectivamente) así como la tendencia ambiental descrita únicamente por los datos de ocurrencia que caen en las áreas de ambientes compartidos (Línea negra para *S. fodiens* y línea roja para *S. dentata* y *S. baudinii*, respectivamente). Nótese que el traslape existente entre las tendencias ambientales cuando *S. fodiens* es considerada como de actividad anual (A y C) se mantiene cuando su nicho se considera estacional (B y D).

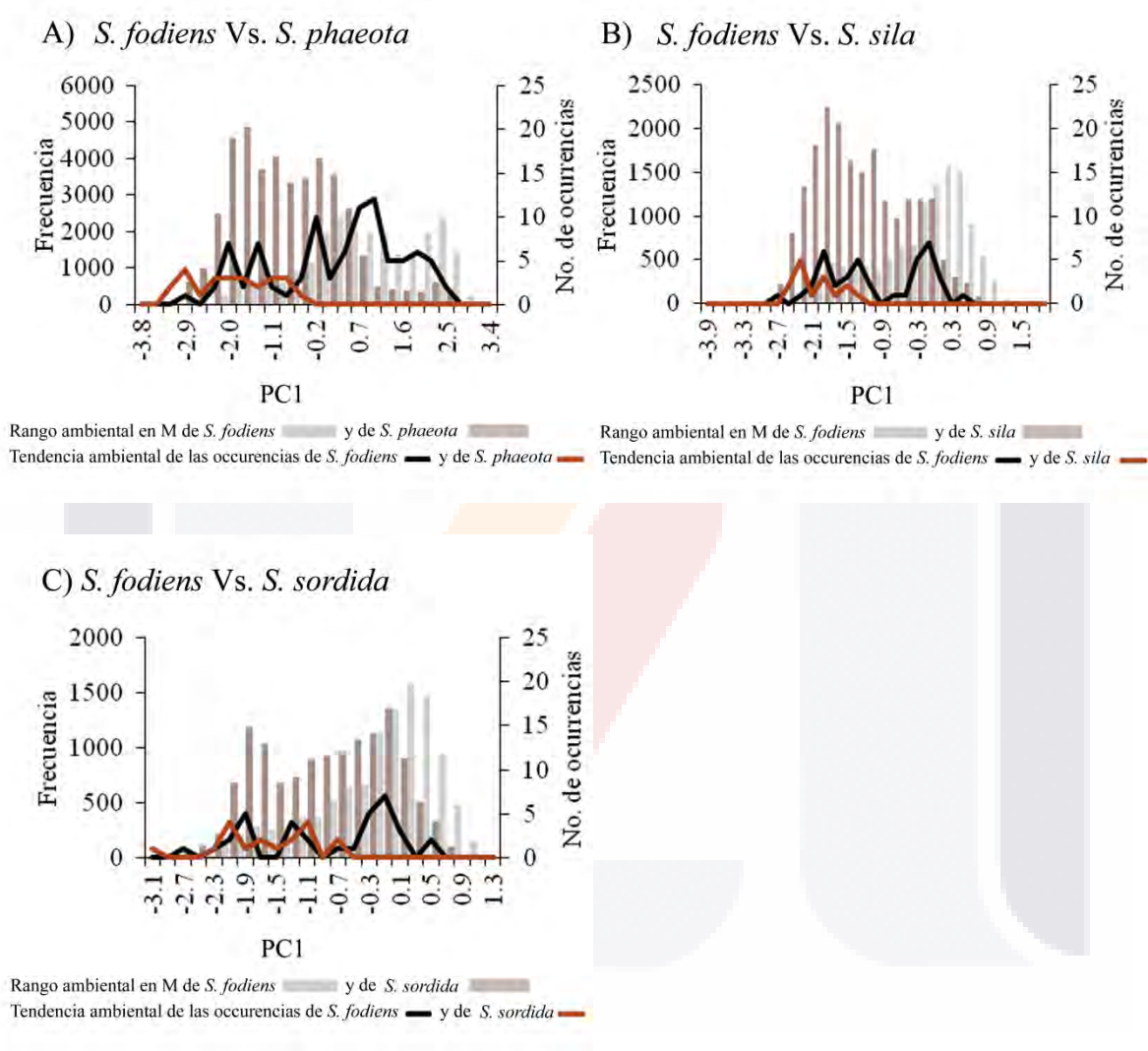
*S. fodiens* Vs. *S. dentata*



*S. fodiens* Vs. *S. baudinii*



**Apéndice 6. Representación gráfica del grado de similitud de la tendencia ambiental considerando únicamente el nicho estacional de *S. fodiens*.** Se presenta la comparación de la tendencia ambiental del nicho estacional de *S. fodiens* con la tendencia ambiental de nichos anuales de las especies arborícolas *S. phaeota* (A), *S. sila* (B) y *S. sordida* (C). En cada gráfica se observa la distribución del rango ambiental dentro de cada M (barras grises para *S. fodiens* y barras rojas para *S. phaeota*, *S. sila* y *S. sordida*, respectivamente) así como la tendencia ambiental descrita únicamente por los datos de ocurrencia que caen en las áreas de ambientes compartidos (Línea negra para *S. fodiens* y línea roja para *S. phaeota*, *S. sila* y *S. sordida*, respectivamente).



**Apéndice 7. Variación anual de la distribución de *Smilisca fodiens* en condiciones climáticas actuales y futuras considerando el nicho temporal de la especie.** Se presentan los resultados de BIOCLIM, GARP y Maxent para un escenario actual y dos de cambio climático (RCP4.5 y RCP8.5) al año 2050 y 2070, considerando dos modelos de acoplamiento climático (CCSM4 y HadGEM2-ES). La variación anual se muestra como el cambio en la extensión de área predicha (número de píxeles) como idónea para la actividad de la especie. Se muestra también la proporción de cambio respecto al “área control” (\*) para cada mes (ver “Métodos”).

Algoritmo	Proyección	Modelos de acoplamiento climático	Escenarios climáticos	2050		2070		
				Extensión de área predicha (no. de píxeles)	Proporción de área predicha	Extensión de área predicha (no. de píxeles)	Proporción de área predicha	
GARP	mayo		Actual*	3,360	1	3,245	1	
			CCSM4	4.5	3,536	1.05	8,306	2.56
				8.5	3,589	1.07	543	0.17
		HadGEM2-ES	4.5	8,664	2.58	22,916	7.06	
			8.5	15,560	4.63	25,881	7.98	
		junio	Actual*	205,498	1	219,203	1	
			CCSM4	4.5	200,460	0.98	208,665	0.95
				8.5	198,602	0.97	202,603	0.92
			HadGEM2-ES	4.5	186,787	0.91	213,085	0.97
				8.5	184,661	0.9	174,129	0.79
		julio	Actual*	307,829	1	366,475	1	
			CCSM4	4.5	269,581	0.88	291,112	0.79
			8.5	259,561	0.84	198,573	0.54	
		HadGEM2-ES	4.5	228,577	0.74	241,446	0.66	
			8.5	228,577	0.74	153,255	0.42	
	agosto	Actual*	370,514	1	419,675	1		
		CCSM4	4.5	302,051	0.82	366,896	0.87	
			8.5	246,510	0.67	256,468	0.61	
		HadGEM2-ES	4.5	252,902	0.68	299,300	0.71	
			8.5	201,271	0.54	183,490	0.44	
	septiembre	Actual*	305,562	1	267,042	1		
		CCSM4	4.5	338,842	1.11	323,255	1.21	
			8.5	316,680	1.04	275,561	1.03	
		HadGEM2-ES	4.5	347,282	1.14	296,814	1.11	
			8.5	326,381	1.07	210,331	0.79	
	octubre	Actual*	121,359	1	118,972	1		
		CCSM4	4.5	166,319	1.37	158,842	1.34	
			8.5	184,458	1.52	192,992	1.62	
		HadGEM2-ES	4.5	201,715	1.66	189,718	1.59	
			8.5	203,178	1.67	184,116	1.55	
	noviembre	Actual*	9,799	1	12,137	1		
		CCSM4	4.5	5,489	0.56	7,157	0.59	
			8.5	5,888	0.6	3,964	0.33	
		HadGEM2-ES	4.5	16,918	1.73	12,663	1.04	
			8.5	11,993	1.22	26,714	2.2	
	diciembre	Actual*	3,539	1	700	1		
		CCSM4	4.5	1,469	0.42	1,517	2.17	
			8.5	455	0.13	486	0.69	
		HadGEM2-ES	4.5	11,420	3.23	1,871	2.67	
			8.5	43,424	12.27	2,226	3.18	

Apéndice 7. Continuación

Algoritmo	Proyección	Modelos de acoplamiento climático	Escenarios climáticos	2050		2070	
				Extensión de área predicha (no. de píxeles)	Proporción de área predicha	Extensión de área predicha (no. de píxeles)	Proporción de área predicha
BIOCLIM	mayo		Actual*	2,322	1	2,322	1
			CCSM4	4.5	2,010	0.87	4,515
			8.5	2,244	0.97	541	0.23
		HadGEM2-ES	4.5	6,072	2.61	18,046	7.77
			8.5	9,824	4.23	18,047	7.77
	junio		Actual*	214,531	1	214,531	1
			CCSM4	4.5	247,927	1.16	247,447
			8.5	262,237	1.22	263,975	1.23
		HadGEM2-ES	4.5	256,385	1.2	265,176	1.24
			8.5	260,444	1.21	252,480	1.18
	julio		Actual*	428,444	1	428,444	1
			CCSM4	4.5	412,546	0.96	404,901
			8.5	392,795	0.92	354,634	0.83
		HadGEM2-ES	4.5	378,336	0.88	376,040	0.88
			8.5	364,924	0.85	318,170	0.74
	agosto		Actual*	454,514	1	454,514	1
			CCSM4	4.5	446,486	0.98	449,839
			8.5	433,859	0.95	384,518	0.85
		HadGEM2-ES	4.5	418,577	0.92	403,035	0.89
			8.5	391,472	0.86	331,929	0.73
	septiembre		Actual*	331,508	1	331,508	1
			CCSM4	4.5	389,041	1.17	407,961
			8.5	405,938	1.22	401,730	1.21
		HadGEM2-ES	4.5	432,358	1.3	422,048	1.27
8.5			437,711	1.32	383,042	1.16	
octubre		Actual*	156,584	1	156,584	1	
		CCSM4	4.5	189,797	1.21	185,598	1.19
		8.5	209,024	1.33	235,389	1.5	
	HadGEM2-ES	4.5	223,443	1.43	235,154	1.5	
		8.5	228,809	1.46	283,940	1.81	
noviembre		Actual*	8,163	1	8,163	1	
		CCSM4	4.5	4,614	0.57	5,210	0.64
		8.5	5,464	0.67	2,639	0.32	
	HadGEM2-ES	4.5	14,751	1.81	8,306	1.02	
		8.5	10,975	1.34	18,460	2.26	
diciembre		Actual*	3,631	1	3,631	1	
		CCSM4	4.5	1,773	0.49	3,248	0.89
		8.5	866	0.24	1,477	0.41	
	HadGEM2-ES	4.5	10,864	2.99	3,464	0.95	
		8.5	4,024	1.11	6,572	1.81	



Apéndice 7. Continuación

Proyección	Modelos de acoplamiento climático	Escenarios climáticos	2050		2070	
			Extensión de área predicha (no. de píxeles)	Proporción de área predicha	Extensión de área predicha (no. de píxeles)	Proporción de área predicha
MAXENT	mayo	Actual*	0	0	0	0
		CCSM4	4.5	0	0	0
		8.5	0	0	0	0
	HadGEM2-ES	4.5	0	0	5	-
		8.5	0	0	1	-
	junio	Actual*	139,022	1	139,022	1
		CCSM4	4.5	166,722	1.2	166,722
		8.5	213,922	1.54	213,922	1.54
	HadGEM2-ES	4.5	192,927	1.39	212,698	1.53
		8.5	202,903	1.46	231,771	1.67
	julio	Actual*	390,696	1	390,696	1
		CCSM4	4.5	460,064	1.18	460,064
		8.5	474,196	1.21	474,196	1.21
	HadGEM2-ES	4.5	439,808	1.13	450,530	1.15
		8.5	452,980	1.16	413,998	1.06
	agosto	Actual*	403,778	1	403,778	1
		CCSM4	4.5	487,625	1.21	487,625
		8.5	493,479	1.22	493,479	1.22
	HadGEM2-ES	4.5	468,370	1.16	471,124	1.17
		8.5	496,140	1.23	444,167	1.1
	septiembre	Actual*	258,681	1	258,681	1
		CCSM4	4.5	228,985	0.89	228,985
		8.5	426,641	1.65	426,641	1.65
	HadGEM2-ES	4.5	401,259	1.55	404,209	1.56
8.5		429,416	1.66	493,841	1.91	
octubre	Actual*	103,009	1	103,009	1	
	CCSM4	4.5	121,779	1.18	121,779	1.18
	8.5	162,477	1.58	162,477	1.58	
HadGEM2-ES	4.5	155,453	1.51	167,631	1.63	
	8.5	164,146	1.59	238,832	2.32	
noviembre	Actual*	3,247	1	3,247	1	
	CCSM4	4.5	1,983	0.61	1,983	0.61
	8.5	630	0.19	630	0.19	
HadGEM2-ES	4.5	6,338	1.95	4,036	1.24	
	8.5	3,808	1.17	10,349	3.19	
diciembre	Actual*	0	0	0	0	
	CCSM4	4.5	0	0	0	
	8.5	0	0	0	0	
HadGEM2-ES	4.5	0	0	0	0	
	8.5	0	0	0	0	

**Apéndice 8. Variación anual de la distribución de *Smilisca dentata* en condiciones climáticas actuales y futuras considerando el nicho temporal de la especie.** Se presentan los resultados de BIOCLIM, GARP y Maxent para un escenario actual y dos de cambio climático (RCP4.5 y RCP8.5) al año 2050 y 2070, considerando dos modelos de acoplamiento climático (CCSM4 y HadGEM2-ES). La variación anual se muestra como el cambio en la extensión de área predicha (número de píxeles) como idónea para la actividad de la especie. Se muestra también la proporción de cambio respecto al “área control” (\*) para cada mes (ver “Métodos”).

Algoritmo	Proyección	Modelos de acoplamiento climático	Escenarios climáticos	2050		2070	
				Extensión de área predicha (no. de píxeles)	Proporción de área predicha	Extensión de área predicha (no. de píxeles)	Proporción de área predicha
GARP			Actual*	0	0.00	0	0.00
			4.5	0	0.00	0	0.00
		CCSM4	8.5	0	0.00	0	0.00
mayo	HadGEM2-ES		4.5	0	0.00	0	0.00
			8.5	0	0.00	0	0.00
		Actual*	11,160	1	13,456	1	
	CCSM4	4.5	4,883	0.44	5,058	0.38	
		8.5	6,302	0.56	4,000	0.30	
junio	HadGEM2-ES		4.5	7,916	0.71	8,214	0.61
			8.5	7,636	0.68	5,222	0.39
		Actual*	17,416	1	22,723	1	
	CCSM4	4.5	14,477	0.83	10,455	0.46	
		8.5	10,827	0.62	3,969	0.17	
julio	HadGEM2-ES		4.5	14,435	0.83	14,499	0.64
			8.5	14,963	0.86	8,342	0.37
		Actual*	20,787	1	24,047	1	
	CCSM4	4.5	10,529	0.51	8,865	0.37	
		8.5	11,024	0.53	5,966	0.25	
agosto	HadGEM2-ES		4.5	13,996	0.67	15,665	0.65
			8.5	11,026	0.53	6,848	0.28
		Actual*	13,004	1	9,310	1	
	CCSM4	4.5	25,094	1.93	14,481	1.56	
		8.5	21,852	1.68	7,321	0.79	
septiembre	HadGEM2-ES		4.5	22,141	1.70	13,124	1.41
			8.5	19,296	1.48	10,456	1.12
		Actual*	287	1	300	1	
	CCSM4	4.5	1523	5.31	1222	4.07	
		8.5	2339	8.15	5829	19.43	
octubre	HadGEM2-ES		4.5	2081	7.25	2907	9.69
			8.5	2425	8.45	6453	21.51
		Actual*	0	1	0	1	
	CCSM4	4.5	0	0	0	0	
		8.5	0	0	0	0	
noviembre	HadGEM2-ES		4.5	0	0	0	0
			8.5	0	0	0	0
		Actual*	0	1	0	0	
	CCSM4	4.5	0	0	0	0	
		8.5	0	0	0	0	
diciembre	HadGEM2-ES		4.5	0	0	0	0
			8.5	0	0	0	0

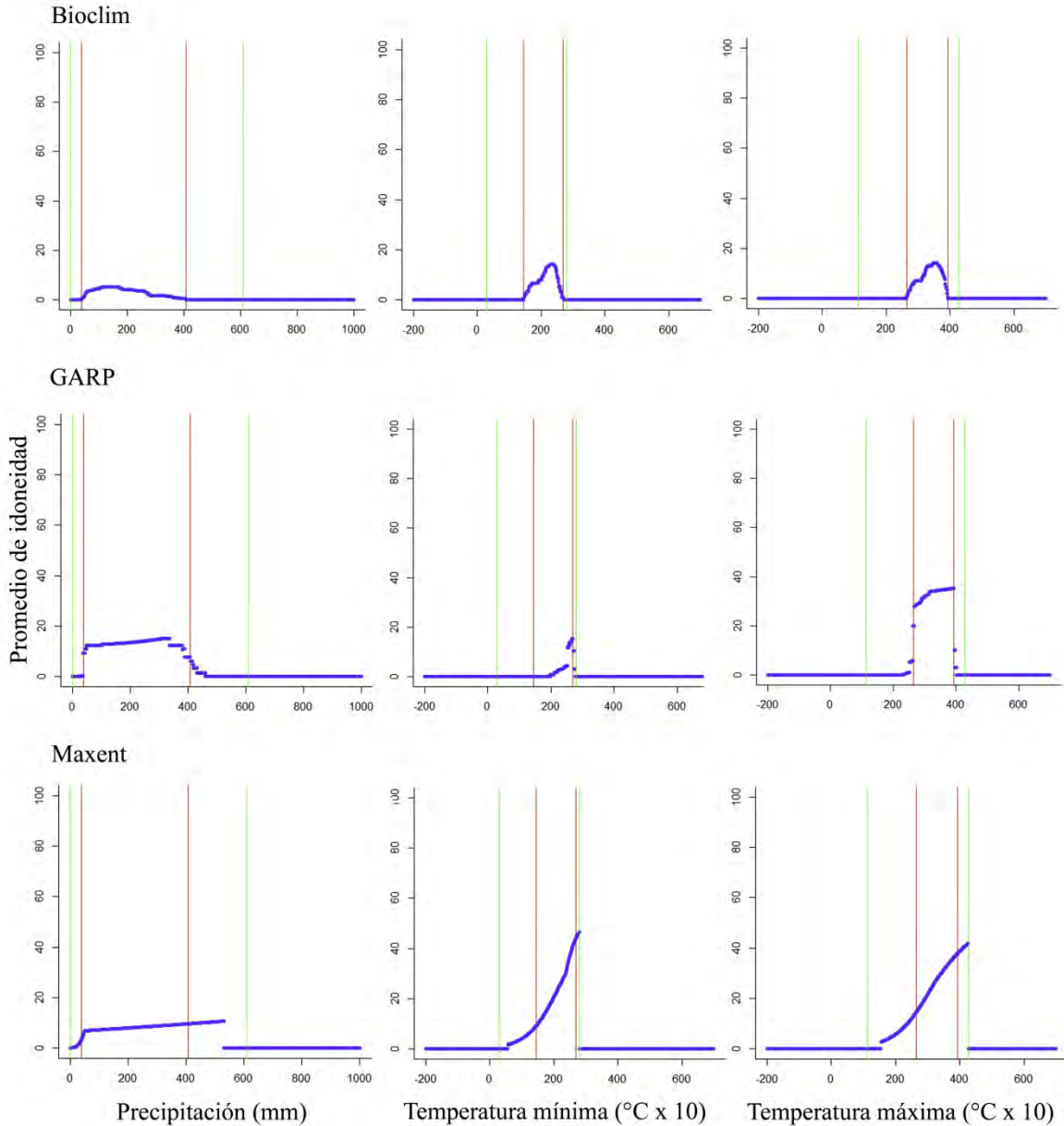
Apéndice 8. Continuación.

Algoritmo	Proyección	Modelos de acoplamiento climático	Escenarios climáticos	2050		2070	
				Extensión de área predicha (no. de píxeles)	Proporción de área predicha	Extensión de área predicha (no. de píxeles)	Proporción de área predicha
BIOCLIM	mayo		Actual*	0	1	0	1
		CCSM4	4.5	0	0	0	0
			8.5	0	0	0	0
		HadGEM2-ES	4.5	0	0	0	0
			8.5	0	0	0	0
		junio		Actual*	916	1	916
	CCSM4		4.5	443	0.48	341	0.37
			8.5	391	0.43	398	0.43
	HadGEM2-ES		4.5	594	0.65	908	0.99
			8.5	815	0.89	244	0.27
	julio			Actual*	2,699	1	2,699
		CCSM4	4.5	1,126	0.42	1,003	0.37
			8.5	637	0.24	261	0.10
		HadGEM2-ES	4.5	1,075	0.40	1,642	0.61
			8.5	1,741	0.65	1,048	0.39
		agosto		Actual*	2,723	1	2,723
	CCSM4		4.5	1,346	0.49	1,861	0.68
			8.5	768	0.28	282	0.10
	HadGEM2-ES		4.5	1,352	0.50	1,003	0.37
			8.5	673	0.25	889	0.33
	septiembre			Actual*	865	1	865
		CCSM4	4.5	563	0.65	521	0.60
			8.5	139	0.16	175	0.20
		HadGEM2-ES	4.5	97	0.11	219	0.25
			8.5	320	0.37	273	0.32
		octubre		Actual*	0	1	0
	CCSM4		4.5	0	0	0	0
			8.5	0	0	0	0
	HadGEM2-ES		4.5	0	0	0	0
			8.5	0	0	0	0
	noviembre			Actual*	0	1	0
		CCSM4	4.5	0	0	0	0
			8.5	0	0	0	0
		HadGEM2-ES	4.5	0	0	0	0
			8.5	0	0	0	0
		diciembre		Actual*	0	1	0
	CCSM4		4.5	0	0	0	0
			8.5	0	0	0	0
	HadGEM2-ES		4.5	0	0	0	0
			8.5	0	0	0	0

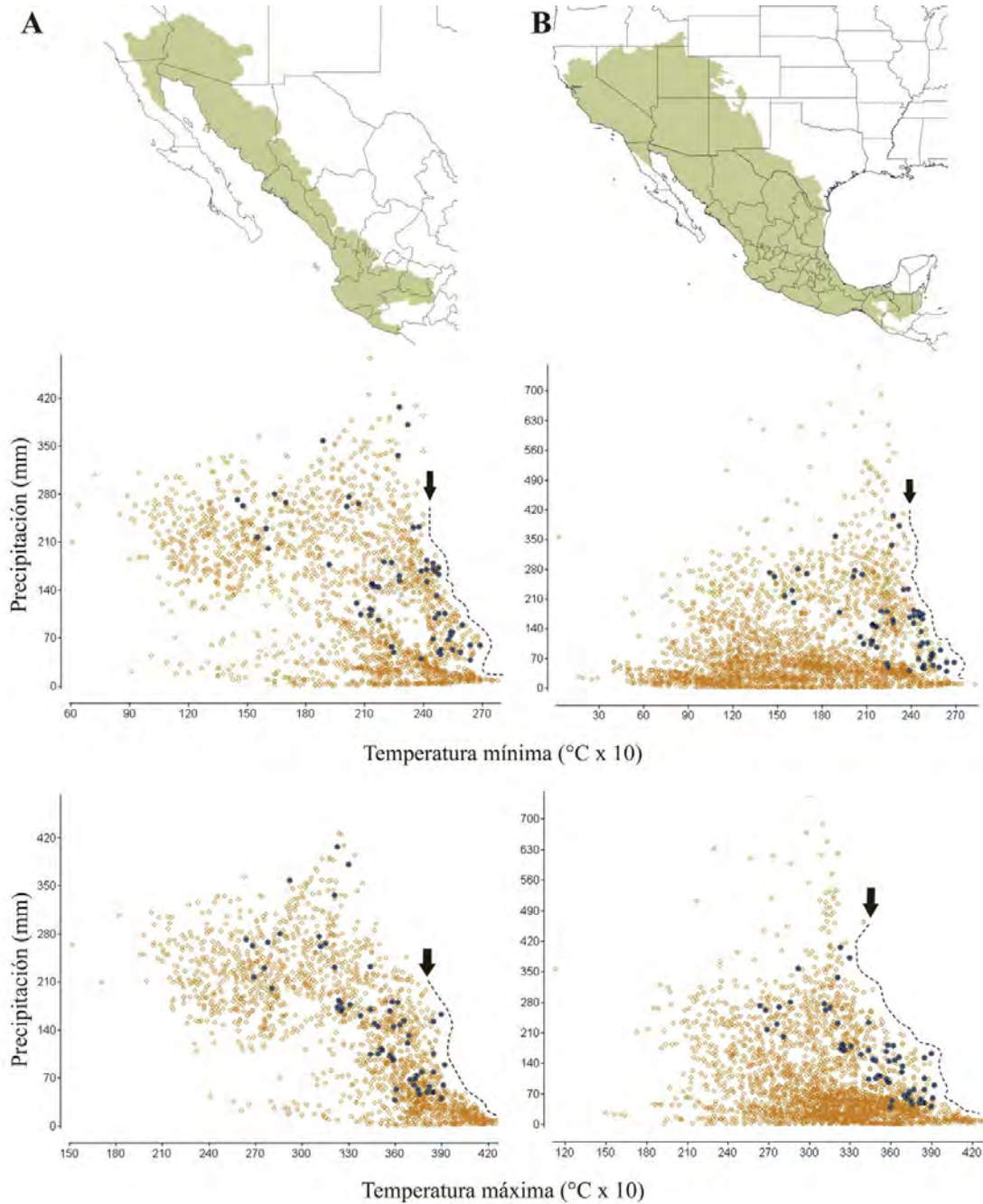
Apéndice 8. Continuación.

Algoritmo	Proyección	Modelos de acoplamiento climático	Escenarios climáticos	2050		2070	
				Extensión de área predicha (no. de píxeles)	Proporción de área predicha	Extensión de área predicha (no. de píxeles)	Proporción de área predicha
MAXENT	mayo		Actual*	3,710	1	3,710	1
			CCSM4	4.5	8,032	2.16	11,580
	HadGEM2-ES	8.5	10813	2.91	6653	1.79	
		4.5	11,595	3.13	17,602	4.74	
	junio		Actual*	46,742	1	46,742	1
			CCSM4	4.5	96,029	4.11	99,871
	HadGEM2-ES	8.5	108,864	4.66	95,128	2.04	
		4.5	105,016	4.49	106,083	2.27	
	julio		Actual*	40,680	1	40,680	1
			CCSM4	4.5	81,660	2.01	92,214
	HadGEM2-ES	8.5	110,977	2.73	115,382	2.84	
		4.5	97,111	2.39	112,286	2.76	
	agosto		Actual*	34,743	1	34,743	1
			CCSM4	4.5	81,113	2.33	98,077
	HadGEM2-ES	8.5	114,276	3.29	115,909	3.34	
		4.5	101,149	2.91	113,653	3.27	
	septiembre		Actual*	151,846	1	151,846	1
			CCSM4	4.5	151,581	1.00	149,805
	HadGEM2-ES	8.5	150,289	0.99	147,507	0.97	
		4.5	150,967	0.99	150,526	0.99	
	octubre		Actual*	1,141	1	1,141	1
			CCSM4	4.5	11,331	9.93	10,866
	HadGEM2-ES	8.5	20,698	18.14	44,446	38.95	
		4.5	19,555	17.14	28,937	25.36	
	noviembre		Actual*	0	1	0	1
			CCSM4	4.5	0	0	0
	HadGEM2-ES	8.5	0	0	0	0	
		4.5	0	0	0	0	
	diciembre		Actual*	0	1	0	1
			CCSM4	4.5	0	0	0
	HadGEM2-ES	8.5	0	0	0	0	
		4.5	0	0	0	0	

**Apéndice 9.** Curvas de respuesta para BIOCLIM, GARP y Maxent. Se presentan gráficos de dispersión del promedio de idoneidad de cada respuesta modelada con respecto a variables climáticas. La curva de respuesta se presenta como una línea azul en el gráfico, los ambientes dentro de M se delimitan con líneas rojas, y los mínimos y máximos de cada variable para la especie se presentan como líneas verdes. Las curvas de respuesta se construyeron según lo propuesto por (Owens *et al.*, 2013).



**Apéndice 10. Reconstrucción del espacio ambiental de los datos de presencia utilizados en la construcción de los modelos.** Los datos de presencia son periféricos entre los ambientes (temperatura mínima y temperatura máxima) del área de calibración empleada en el ejercicio de modelado (A) y aun incrementando el área de calibración (B) se probablemente el límite restrictivo para los ambientes se debe al límite geográfico a lo largo de la costa del Pacífico.



**Apéndice 11.** Artículo publicado.



# Activity Response to Climate Seasonality in Species with Fossorial Habits: A Niche Modeling Approach Using the Lowland Burrowing Treefrog (*Smilisca fodiens*)

Alondra Encarnación-Luévano<sup>1</sup>, Octavio R. Rojas-Soto<sup>2\*</sup>, J. Jesús Sigala-Rodríguez<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Aguascalientes, Aguascalientes, Aguascalientes, México, <sup>2</sup> Red de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología, A. C., Xalapa-Enríquez, Veracruz, México

## Abstract

The importance of climatic conditions in shaping the geographic distribution of amphibian species is mainly associated to their high sensitivity to environmental conditions. How they cope with climate gradients through behavioral adaptations throughout their distribution is an important issue due to the ecological and evolutionary implications for population viability. Given their low dispersal abilities, the response to seasonal climate changes may not be migration, but behavioral and physiological adaptations. Here we tested whether shifts in climatic seasonality can predict the temporal variation of surface activity of the fossorial Lowland Burrowing Treefrog (*Smilisca fodiens*) across its geographical distribution. We employed Ecological Niche Modeling (ENM) to perform a monthly analysis of spatial variation of suitable climatic conditions (defined by the July conditions, the month of greatest activity), and then evaluated the geographical correspondence of monthly projections with the occurrence data per month. We found that the species activity, based on the species' occurrence data, corresponds with the latitudinal variation of suitable climatic conditions. Due to the behavioral response of this fossorial frog to seasonal climate variation, we suggest that precipitation and temperature have played a major role in the definition of geographical and temporal distribution patterns, as well as in shaping behavioral adaptations to local climatic conditions. This highlights the influence of macroclimate on shaping activity patterns and the important role of fossorial habits to meet the environmental requirements necessary for survival.

**Citation:** Encarnación-Luévano A, Rojas-Soto OR, Sigala-Rodríguez JJ (2013) Activity Response to Climate Seasonality in Species with Fossorial Habits: A Niche Modeling Approach Using the Lowland Burrowing Treefrog (*Smilisca fodiens*). PLoS ONE 8(11): e78290. doi:10.1371/journal.pone.0078290

**Editor:** Carlos A. Navas, University of Sao Paulo, Brazil

**Received:** April 18, 2013; **Accepted:** September 10, 2013; **Published:** November 11, 2013

**Copyright:** © 2013 Encarnación-Luévano et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

**Funding:** Funding provided by Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología Grant number 373460 (<http://www.conacyt.gob.mx>) and Universidad Autónoma de Aguascalientes ([www.uaa.mx](http://www.uaa.mx)). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

**Competing Interests:** The authors have declared that no competing interests exist.

\* E-mail: [octavio.rojas@inecol.edu.mx](mailto:octavio.rojas@inecol.edu.mx)

## Introduction

Ecological niches can be defined as the set of conditions within which a species can maintain populations without immigrational input [1], and constitute an important constraint in the distribution of species [2,3]. Evolutionary studies of ecological niches through modeling methods are now frequently used due the critical dimension of the ecological requirements in the evolutionary biology of organisms [4]. A finding derived from this field of study is that ecological niches represent long-term stable constraints on geographical distributions of species [4–6]. Geographical patterns of environmental conditions within the distribution of species [7] influence speciation or extinctions rates of organisms modifying their life histories as a consequence [8]. For example, some species of mammals faced past climate change events by tracking niches spatially, changing their distributional patterns while retaining their niches [5]. Furthermore, it has been shown that this “niche tracking” applies also across seasonal shifts in distributions [9]. Some nearctic-neotropical migrant species of birds move along their distributional range following a set of climatic conditions year-round [10]. This suggests that behavior may evolve due to changing climates [11] to maintain the organism's niche along space and time, and thus avoiding extinction.

But what about organisms with a low dispersal ability like amphibians? Could it be signs of behavioral adaptations due to the effects of seasonal climate within the distributional range of these ectothermic organisms? Despite the high sensitivity of amphibians to environmental variables [12–16], movements to track niches would not be expected as in mammals and birds due their low dispersal ability [12,13,17]. Therefore, we have to turn our attention to the physiological [14,15] and behavioral strategies [14] that amphibians have evolved in order to succeed in challenging climates. For example, it has been shown that the ecological success of anurans in different thermal environments is largely due to physiological adaptations [14,15,18]. However, it is also known that the range of adjustment (i.e. acclimation) for tropical and temperate species is about the same [18]. Therefore, there must be other traits, like behavior, that play a role in this success in different thermal environments.

Among amphibians, the Hylid frog family is widely distributed around the world [19]. Within the New World most of the species of the clade inhabit tropical regions due to the phylogenetic conservatism of tolerance to extreme seasonality of most species in the group [20] but five of these species (out of 668) reach temperate zones in the Nearctic region with marked climatic seasonality [20,21]. Moreover, the Lowland Burrowing Treefrog



(*Smilisca fodiens*) has the northernmost distribution of the family; its current distribution encompasses a significant climatic gradient, from the desert scrub in south-central Arizona [22], southward along the Pacific coast through western Sonora, into the thorn forest, tropical deciduous and semi-deciduous forest of Sinaloa, Nayarit and Colima, in Mexico [23]. It also inhabits inland patches of these same vegetation types from central Jalisco to northern Michoacán. This species evolved a fossorial habit that gives it several ecological advantages [24]. It is known, especially by local studies at northern populations, that *Smilisca fodiens* spends a period of the year inside underground burrows, until the climatic conditions trigger a brief and explosive period of surface activity [22]. Our goal is to address the reasons that allowed *Smilisca fodiens* to reach such a high latitudinal range, far above the northern limit of the remaining hylids. We suggest that evolving a fossorial behavior allows this species to inhabit temperate regions while retaining its climatic niche.

In this study, using coarse-scale ecological context of species niches [1], we test whether shifts in climatic seasonality can predict the temporal variation of surface activity of *Smilisca fodiens* across its geographical distribution. We model the ecological niche of the species based on the month with the most suitable conditions for the species activity (i.e. July) and project it on the climatic conditions of the remaining months of the activity period (defined by the occurrence data). We evaluate the geographical correspon-

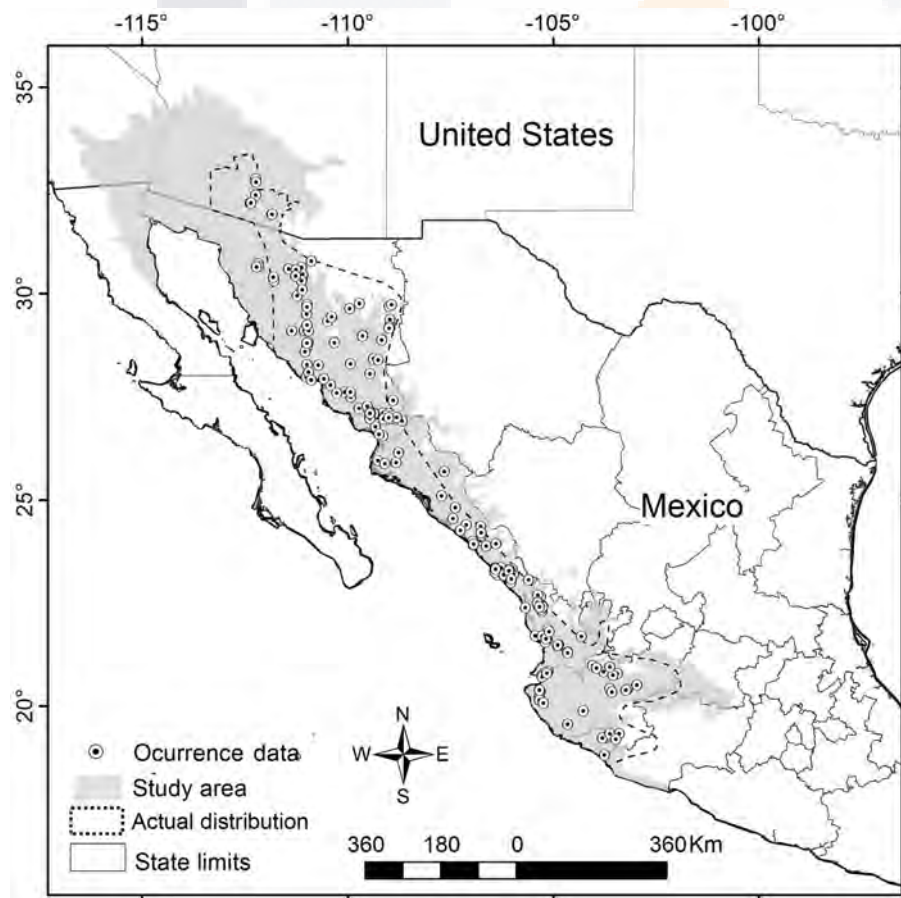
dence of monthly projections with the occurrence data per month and discuss how a behavioral trait associated to fossorial activity can favor the conservation of the climatic requirements of a species with low dispersal ability inhabiting a marked climatic gradient.

## Materials and Methods

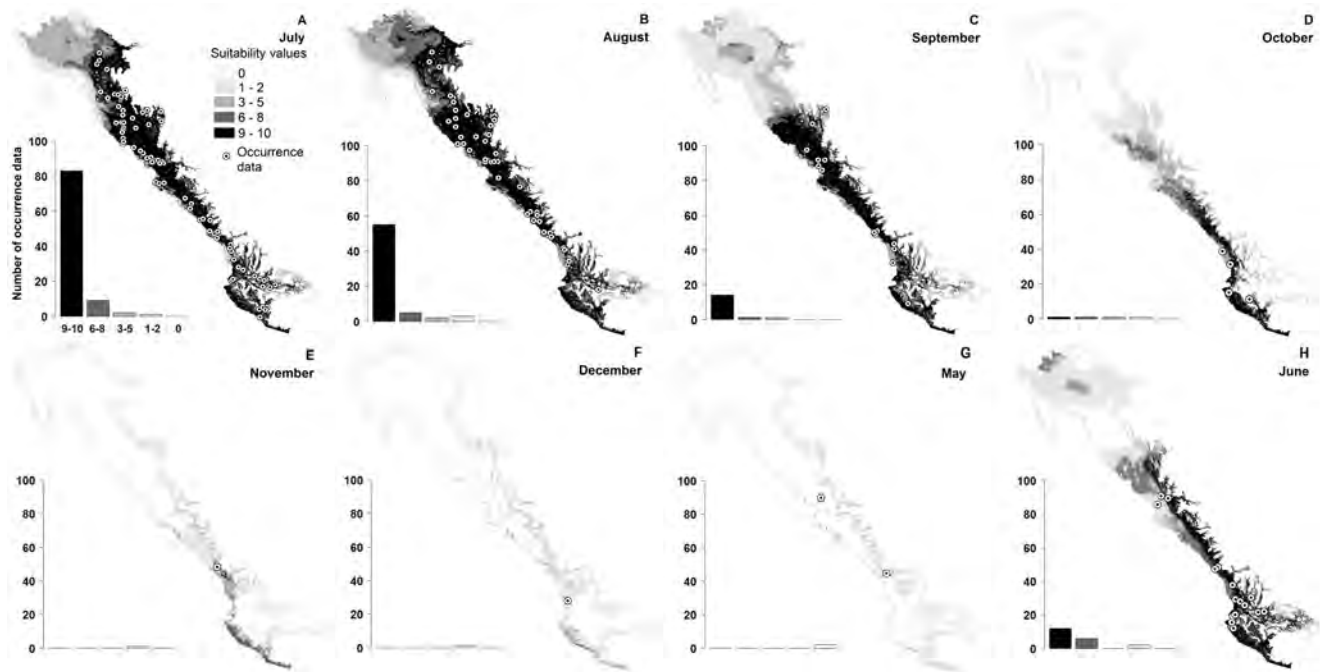
### Distributional and environmental data

We compiled locality occurrence records from three sources: biological collections (Global Biodiversity Information, GBIF; Herpetological Collection Networks, HerpNET; Unidad Informática para la Biodiversidad, UNIBIO, UNAM); published literature [22]; and experts field surveys (see Acknowledgments). Because *S. fodiens* is fossorial, we assumed that the records ensured that the collected organisms were found on the surface in suitable environmental conditions. We used records with geographic information (latitude-longitude); and those with no geospatial information were georeferenced using BioGeomancer (<http://www.biogeomancer.org>) and the Georeferencing Calculator (<http://manisnet.org/gci2.html>). Each locality record was verified in ArcView 3.2 [25].

We employed a set of five variables for each of the analyzed months (four climatic and one topographic). The layers of maximum and minimum monthly temperature (Tmin and Tmax), monthly mean temperature (Tmean) and monthly total precipi-



**Figure 1. Occurrence data and area predicted by temporal analysis.** Unique occurrence data points recorded for the species (dots in the map) that delimit the actual distribution (dashed line, expert map). Only the July occurrence data was used to model performance. Because ENM generally over predicts since it does not consider biological, historical and geographical factors, the predicted area generated by models was edited based on the geographical limits of the terrestrial ecoregions proposed for Mexico and for United States (gray shaded area). doi:10.1371/journal.pone.0078290.g001

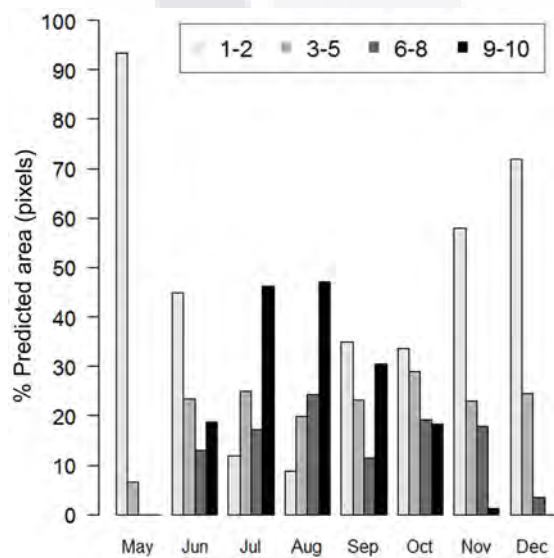


**Figure 2. Geographical distribution of suitable climatic conditions temporally reconstructed using GARP algorithms.** The climatic niche of July was projected to the climatic conditions of May, June, August, September, October, November, and December. We present the geographical projection for July (A) and for the remaining months of the period of activity (B to H). The *black shading* from pale to dark indicates the concordance of the ten best models to predict suitable conditions. The *dots* indicate the occurrence data per month. The amount of those that is coincident with the monthly projections is shown in a bar graph at the lower left side of each map. doi:10.1371/journal.pone.0078290.g002

tation (Prec) were obtained from the WorldClim project (<http://www.worldclim.org/>) and are the result of the interpolation of monthly averages from weather stations throughout the world, from 1950 to 2000 [26]. Slope was obtained from the digital

elevation model GTOPO20, available at the EROS data center (<http://eros.usgs.gov/>). Resolution of all layers was 30 arc-seconds ( $\sim 1 \text{ km}^2$ ). The selection of the climatic variables was based on their relevance for amphibians [8,15–17]. We included slope in the dataset to improve the performance of the model and because it is not a variable directly correlated with precipitation and temperature [27].

We modeled the climatic niche of the month of July, when the species is most active (i.e. month with most occurrence data points), assuming that this month meets the climatic conditions that are the most suitable for species activity. Of the 95 occurrence data points used for the model, only four were outside the temporal interval (1950–2000) of the climatic layers. Thus, we expect no effects due to the climate variation outside these five-decades that compromise the reliability of the potential niche obtained for July. Finally, the climatic niche was then projected on the climatic conditions of the remaining months of the period of activity: May, June, August, September, October, November and December (months in which we found at least one occurrence data point).



**Figure 3. Graphical representation of the temporal variation of the area predicted per month.** Each bar corresponds to a threshold in the distribution of pixels predicted as presence of suitable conditions according to model concordance and cumulative probability (*indicated as percentage*). Note the decrease in area as it departs from July until June, when we observed a marked recovery of suitable area. doi:10.1371/journal.pone.0078290.g003

### Ecological niche modeling

We employed two automatic learning algorithms: the Genetic Algorithm for Rule-set Prediction (GARP) and the maximum entropy approach (Maxent). For GARP models we used a desktop version which operates under a stochastic process where classifiers (e.g., truncation, point changes, crossing-over, among other rules) compete to select solutions that identify the presences and the pseudoabsences [28]. The algorithm overlay  $n$  simulations, where the result is an index of how favorable the climatic conditions are to species requirements [9,29]. The algorithm determines all possible localities in a grid with similar environmental character-

**Table 1.** Summary of Kappa statistic.

	Kappa value	Strength of agreement	Z	p-value
May	0	-	NA	NA
June	0.057	Slight	1.67	0.095
August	0.852	Almost perfect	8.39	0
September	0.195	Slight	3.21	0.001
October	0.048	Slight	1.53	0.125
November	0.001	Slight	0.258	0.796
December	0	-	NA	NA

For each analyzed month, we present the kappa values and the strength of agreement assigned as proposed by Landis and Koch [38]. The kappa coefficient was evaluated based on two predictors (July prediction and monthly projection) and 95 occurrence data from July. The kappa coefficient evaluates the degree of agreement between predictors to catalog the occurrence data; thus, in months in which the area of prediction is little or null, the evaluation cannot be generated and it is indicated as NA.

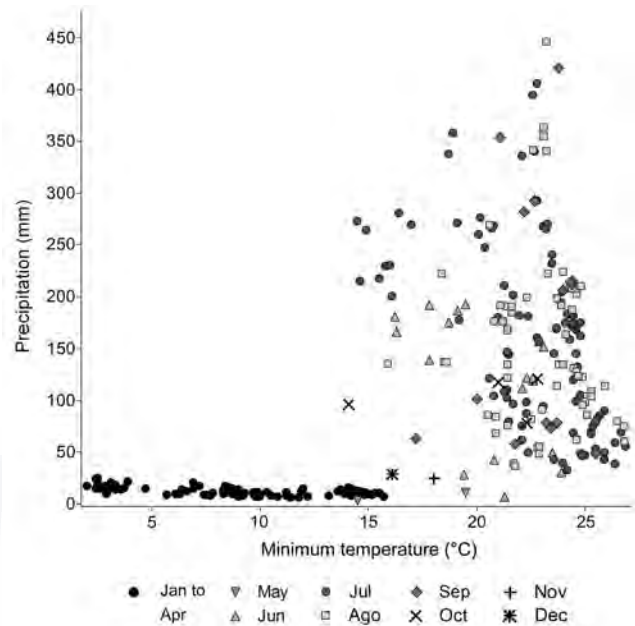
doi:10.1371/journal.pone.0078290.t001

istics, generating a map of the potential distribution area of the species in a geographical space [9,30]. This is the projection of the fundamental niche into the geographical space [3]. To optimize model performance in GARP, 100 replicates were carried out, based on random subsets of the 80% of the occurrence data points. To force GARP models to be general and to minimize overfitting, we used the best subsets procedure [29].

Maxent fits a probability distribution for occurrence of the species to the set of pixels across the study region subject to the appropriate constraints. In ecological niche modeling these constraints are the expected value of each feature, which should match its empirical average. We assigned 80% of the occurrence data points to formulate the model parameters. For Maxent models we used the default parameters (i.e., no random subsampling, regularization multiplier = 1, maximum iterations = 500, 10,000 background points, convergence limit =  $10^{-5}$ ).

Performance evaluation for both algorithms was done based on the AUC (Area Under the Curve) ratios [31] with the tool for Partial ROC [32]. For this test we employed random subsets of 20% of the occurrence data points which were selected prior to developing the model. With a threshold of acceptable omission error of 5% the AUC ratio were highest for GARP and lower for Maxent (1.55 and 1.45, respectively). Moreover, GARP AUC ratio was significantly higher than null expectations ( $p < 0.001$ ) but Maxent did not achieve statistical significance based on the simpler counts of numbers of replicates with AUC ratios of  $> 1$  ( $p = 0.074$ ). Thus, due to the poor performance of the Maxent model, the subsequent analyses were based on GARP results. We imported GARP predictions into ArcView 3.2 and then summed the resulting 10 grids to create a surface summarizing model agreement, with values ranging from 0 to 10 as integers. For visualization of these results, we present maps showing various thresholds of concordance among models: (1) the distribution of pixels with suitable conditions predicted by at least 2/10 models; (2) pixels predicted by 3 to 5/10 models; (3) pixels predicted by 6 to 8/10 models; and (4) pixels predicted by 9 to 10/10 models.

The distributions obtained by ENM generally over predict because the model does not consider the factors that may have limited biologically, historically and geographically the occupation of such niches [33,34]. In order to avoid this overprediction, to highlight biogeographical patterns and because ecoregions might determine the distributional limits of species [35], the models were



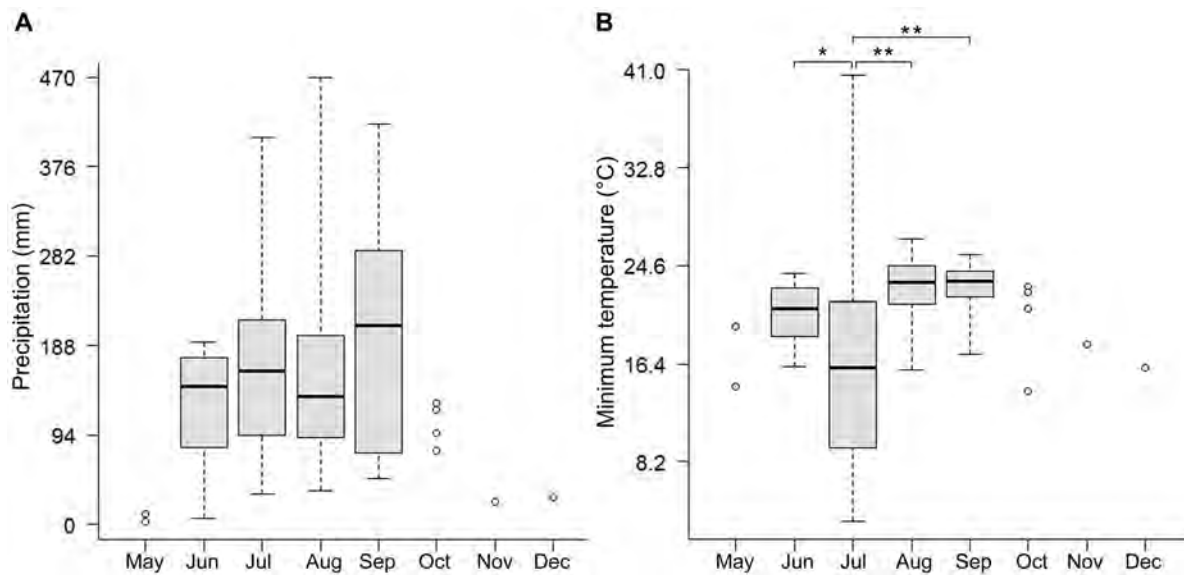
**Figure 4. Environmental space of the niche.** It was constructed using the information of precipitation and minimum temperature of the monthly occurrence data. Note that the occurrence data of July, when plotted to months without activity (indicated by black dots), fall completely outside of the area of the climatic range of suitable conditions in the period of activity (indicated by all other symbols).  
doi:10.1371/journal.pone.0078290.g004

edited based on the geographical limits of terrestrial ecoregions (Fig. 1) [36,37], and we used only prediction areas contained in ecoregions in which there was at least one record of the species [34].

#### Analysis of climatic niche

The temporal variation of suitable climatic conditions throughout the area of distribution was evaluated based on both the degree of correspondence between the monthly projections and occurrence data, and the estimation of the percentage of predicted area for each month. We determined the amount of monthly occurrence data that coincided with the monthly projections and estimated the kappa coefficient [38]. To obtain this coefficient, and in order to catalog July occurrence data as presences, we assumed that the degree of agreement between the July prediction and the rest of the monthly projections would be stronger in months adjacent to July and weaker as it departs from this month. We built a confusion matrix to determine the agreement between the July prediction and the monthly projections. To estimate the Kappa coefficient we considered the presence of suitable conditions as the area in which at least 6 out of the 10 best models indicate the potential presence of the optimal climatic conditions in GARP. This threshold allows estimating the Kappa coefficient in most of the months of activity. Cohens Kappa values were estimated with the *kappa2* function in the *irr* package [39] using the R statistical software [40]. For each monthly Kappa statistic value, the relative strength of agreement was assigned [38] and the significance of the statistical test associated with Kappa was set at a  $p$ -value less than 0.05. The amount of predicted area was estimated based on the thresholds of agreement described above and presented as percentages of number of pixels.

To describe the environmental space for species activity, we analyzed the ranges of precipitation and minimum temperature



**Figure 5. Variation of precipitation and minimum temperature ranges.** We present a median comparison performed with a Mann-Whitney *U*-test between the occurrence data of July and the months with more than ten occurrence data. A) For precipitation no significant differences exist between the July median (161.0) and the ones calculated for June, August and September (145.5, 135.0, 209.0 mm, respectively,  $p > 0.05$ ). Contrarily, B) for minimum temperature we found significant differences between the July median (16.1) and those for June, August and September (21.1, 23.2, 23.3°C, respectively, \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.001$ ). doi:10.1371/journal.pone.0078290.g005

(variables that explain most of the occurrence data variation based on a Principal Component Analysis –not shown–) that are suitable for the species activity based on the climatic information of the occurrence data. Because the occurrence data points of July are widely and evenly spread along the distribution area of the species, we used them to demonstrate that the climatic conditions suitable for activity spatially vary throughout the year. Thus we analyzed the climate ranges of July points both for the dry season, when activity is not reported (January to April), and for the season in which the period of activity is favored (May to December), and then were compared with the climate ranges of remaining months of the activity period. For this we used the *Spatial Analyst* extension of ArcView 3.2. Finally, we compared the monthly variation in the precipitation and minimum temperature ranges performing a Mann-Whitney *U*-test (considering only those months with more than 10 occurrence data points: June, August and September) with the *wilcox.test* function in the *stats* package [40].

## Results

We found that the geographic distribution of suitable climatic conditions for the activity of the species varies temporally (Fig. 2). We observed a decrease in the amount of area with suitable climatic conditions as it departs from July (Fig. 3). The suitable climatic conditions disappeared first in the northern, then the central and lastly in the southern portions of the range, until January when there is no suitable climatic conditions available (Fig. 2). In June, coinciding with the onset of the rainy season, we observed a notable recovery in the amount of area with suitable climatic conditions (Fig. 3) starting in the south towards the central and northern portions of the range (Fig. 2).

The occurrence data for each month of the activity period (i.e. May to December) showed a high geographical correspondence with the variation of suitable conditions throughout the study region (i.e. monthly projections, see graphs in Fig. 2). Even for May, November and December, and despite the mismatch

between the consensus maps and the occurrence data points, we observed a coincidence between those months and the latitudinal range predicted as suitable for those months. We found that the degree of agreement between the July prediction and the rest of the monthly projections is stronger in months closer to July and weaker as it departs from that month (Table 1).

In the analysis of the environmental space we found that the climatic conditions suitable for activity spatially vary throughout the year. The environmental space of the dry season (January to April) did not match that described for the activity period (May to December) (Fig. 4). Finally, we found no significant differences between the precipitation medians observed between the July median (161.0) and the ones calculated for June, August and September (145.5, 135.0, 209.0 mm, respectively,  $p > 0.05$ ; Fig. 5A). Contrary, for minimum temperature we found significant differences between the July median (16.1) and those for June, August and September (21.1, 23.2, 23.3°C, respectively, \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.001$ ; Fig. 5B).

## Discussion

We found that the activity of the species outside burrows is predicted by climatic conditions (Fig. 4) and that it is influenced by the latitudinal variation of climate due to seasonal effects, typical of the temperate area in which the species inhabits (Fig. 2). It seems that the distributional range of *Smilisca fodiens* has a range of climatic conditions wider than the species can tolerate, so it can be suggested that the species evolved behavioral [11] instead of physiological traits [11,15,41,42] to maintain its ecological niche, avoiding the extreme climatic conditions that characterize its temperate-dry geographic distribution.

Several local-scale studies in fossorial anurans have shown the influence of microclimatic conditions over the explosive surface activity of individuals [17,43]. In this large-scale analysis, the surface activity of this fossorial species is predicted on the basis of the temporal and geographical variation of suitable climatic

conditions throughout its distributional range. The gradual reduction of the area with suitable conditions towards the southern portions of the distributional range, as it departs monthly from July, reveals the relatively straightforward relationship among the climate variables, latitude [44] and seasonality.

The fossorial behavior is a common strategy among temperate anurans [17,45] to cope with harsh environmental conditions. The physical similarities among fossorial species of diverse families suggest behavioral convergence [24]. Environmental variables induce phenotypic plastic shifts in organisms which, under some climatic scenarios, are selected for the evolution of behavioral and ecological traits [46]. Consequently, the link we found between the seasonality in the activity of *Smilisca fodiens* and the annual latitudinal variation of suitable conditions could reflect a behavioral adaptation in order to retain its physiological tolerance ranges. For instance, amphibians from xeric environments rely on rainy conditions to avoid desiccation due to the high permeability of the skin [47]. Based on our results we suggest that the behavioral response of the Lowland Burrowing Treefrog has favored the conservation of the climatic requirements in the species under current climatic conditions. This finding highlights the importance of behavioral traits over physiological adaptations not only for this fossorial species but, more generally, for temperate ectotherms with wide distributional ranges, as it has been demonstrated in snakes [43,48].

Local-scale studies of fossorial anurans [24,45] have shown the strong influence of climate over fossorial habits, specifically in the entrance, emergence, or time spent within the refuges [17,24,47]; however, our results might indicate that macroclimatic variables play a prominent role in such adaptations, as the environmental space of the dry season and of the activity period are remarkably distinct (Fig. 4). It seems that the precipitation (Fig. 5A) is the variable that better explains the environmental space constraint for seasonal activity. Furthermore, looking at the U-test it is clear that precipitation alone cannot be the single factor that makes July optimal for the species activity, rather a combination of this with other environmental variables, as it happens with minimum temperature (Fig. 5B). Several studies in ectotherms have focused on thermal responses for adaptation [14,15,18,41][Navas, 2008 #6], and recently, those studies have become common due to the uncertainty of how species respond biologically to the increase of air temperature projected in next few decades [49]. Our results suggest that it will be critically important to assess the biological impact of changes in precipitation patterns on species whose ecological requirements are similar to those of *Smilisca fodiens*. Such changes appear to be a strong selective force in species adaptation, as it has been shown when the response rate of some traits (i.e. behavioral, physiological) increase its selective values at the optimums of the environmental tolerance range of species, particularly, when there is an increase in the spatial and temporal heterogeneity of environment between generations [42].

Based on the importance of precipitation on the activity of this species, the increase in aridity during the Pleistocene along its geographical range, could have favored its differentiation within the *Smilisca* group [50]. Moreover, the evolution of behavioral responses to these past climate changes events could anticipate how ongoing climate change processes would impact the

distribution [51] and periods of activity of species. Considering that increasing global surface temperatures due to ongoing climate change are likely to lead to changes in precipitation patterns, and that dry and arid areas could become more arid [52], we assume that fossorial anurans would be more severely affected than other members of the group. These changing patterns in climate calls for renewed efforts for adaptation [52], although we do not know if the species can respond physiologically to such rapid changes [53], we conclude that *Smilisca fodiens* will face a reduction in its already restricted activity period for feeding and breeding, and that metabolic responses during dormancy in cold periods can be compromised, affecting the survival of the species. In this context, it will be particularly important that future studies address the possible impact of the shifts in climatic patterns over fossorial anurans.

The important role that climatic conditions have on the distribution patterns of anurans is well known, but the role of spatial and temporal climatic variation in the activity of fossorial anuran species is poorly understood. Despite this analysis focusing on a single species, the life history traits and the evolutionary history of the Lowland Burrowing Treefrog allows us to project our findings to other ectothermic organisms with low dispersion ability. We expect that approaches based on the analyses of ecological niches can contribute and enhance the understanding of current patterns and its evolutionary processes. All of these as part of a more general theory of seasonality of the ecological niches.

## Supporting Information

**Acknowledgments S1 Collections and institutions included in HerpNet and GBIF that provided historical occurrence.**

(DOCX)

## Acknowledgments

We thank Ivan Ahumada-Carrillo, Jonathan A. Campbell, Erik F. Anderson, Oscar Flores-Villela, Carl J. Franklin, Joseph R. Mendelson III, Edmundo Pérez-Ramos, Paulino Ponce-Campos and Brian K. Sullivan, for providing information about historical occurrence data and some comments about species life history. We also thank to Heidi Y. Pérez-Moreno, César A. Ríos-Muñoz and Angela P. Cuervo-Robayo for methodological suggestions, to Rogelio Salinas-Gutierrez for statistical guidance and to Thomas J. Devitt, Susan E. Cameron, Miguel Á. Olalla-Tárraga, Eduardo O. Pineda-Arredondo, Eric Sigala-Meza and two anonymous reviewers for useful comments and suggestions to the MS. We also thank the collections and institutions (See Acknowledgments S1) that provided historical occurrence data via HerpNet and GBIF data portal (<http://www.herpnet.org>, <http://www.gbif.org>, respectively) accessed on September 23th 2011 and to the Centro de Ciencias Básicas of the Universidad Autónoma de Aguascalientes for financial support. The first author is a fellow of the CONACYT program of the Mexican government (No. 373460/246885).

## Author Contributions

Conceived and designed the experiments: ORS AEL. Performed the experiments: AEL. Analyzed the data: ORS AEL JSR. Contributed reagents/materials/analysis tools: ORS AEL JSR. Wrote the paper: ORS AEL JSR.

## References

- Grinnell J (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34: 427–433.
- Araújo MB, Pearson RG (2005) Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography* 28: 693–695.
- Soberón J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol Lett* 10: 1115–1123.
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E, et al. (2011) *Ecological niches and geographic distributions*. New Jersey: Princeton University Press. 328 p.
- Martínez-Meyer E, Townsend Peterson A, Hargrove WW (2004) Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications

- for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Glob Ecol Biogeogr* 13: 305–314.
6. Peterson AT (2011) Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *J Biogeogr* 38: 817–827.
  7. Hawkins BA, Diniz-Filho JAF (2004) 'Latitude' and geographic patterns in species richness. *Ecography* 27: 268–272.
  8. Whitton FJS, Purvis A, Orme CDL, Olalla-Tárraga MÁ (2012) Understanding global patterns in amphibian geographic range size: does Rapoport rule? *Glob Ecol Biogeogr* 21: 179–190.
  9. Martínez-Meyer E, Peterson AT, Navarro-Sigüenza A (2004) Evolution of seasonal ecological niches in the Passerina buntings (Aves: Cardinalidae). *Proc R Soc Lond B: Biological Sciences* 271: 1151–1157.
  10. Nakazawa Y, Peterson AT, Martínez-Meyer E, Navarro-Sigüenza A (2004) Seasonal niches of nearctic-neotropical migratory birds: implications for the evolution of migration. *The Auk* 121: 610–618.
  11. Sears MW, Angilletta MJ (2011) Introduction to the symposium: responses of organisms to climate change: a synthetic approach to the role of thermal adaptation. *Integr Comp Biol* 51: 662–665.
  12. Blaustein AR, Wake DB, Sousa WP (1994) Amphibian declines: judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conserv Biol* 8: 60–71.
  13. Duellman WE, Trueb L (1986) *Biology of amphibians*. New York: McGraw-Hill. 677 p.
  14. Navas CA, Gomes FR, Carvalho JE (2008) Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: Integration and evolutionary implications. *Comp Biochem Physiol Part A: Molecular & Integrative Physiology* 151: 344–362.
  15. Angilletta Jr MJ, Niewiarowski PH, Navas CA (2002) The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J Therm Biol* 27: 249–268.
  16. Lawler JJ, Shafer SL, Bancroft BA, Blaustein AR (2010) Projected climate impacts for the amphibians of the Western Hemisphere. *Conserv Biol* 24: 38–50.
  17. Wells KD (2007) *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: University of Chicago Press. 1148 p.
  18. Brattstrom BH (1968) Thermal acclimation in anuran amphibians as a function of latitude and altitude. *Comp Biochem and Physiol* 24: 93–111.
  19. Faivovich J, Hadda CFB, García PCA, Frost DR, Campbell JA, et al. (2005) Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bull Am Mus Nat Hist* 294: 1–240.
  20. Wiens JJ, Graham CH, Moen DS, Smith SA, Reeder TW (2006) Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *Am Nat* 168: 579–596.
  21. Duellman WE (1999) Patterns of distribution of amphibians. A global perspective. Baltimore: Johns Hopkins University Press. 328 p.
  22. Sullivan BK, Bowker RW, Malmos KB, Gergus EWA (1996) Arizona distribution of three Sonoran Desert anurans: *Bufo retiformis*, *Gastrophryne olivacea*, and *Pternohyla fodiens*. *Gt Basin Nat* 56: 38–47.
  23. Santos-Barrera G, Hammerson G, Ponce-Campos P (2010) *Smilisca fodiens*. In: IUCN, 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org>.
  24. Nomura F, Rossa-Feres D, Langeani F (2009) Burrowing behavior of *Dermatonotus muelleri* (Anura, Microhylidae) with reference to the origin of the burrowing behavior of Anura. *J of Ethol* 27: 195–201.
  25. ESRI (1999) ArcViewGIS. V. 3. 2. ed. United States of America: Environmental Systems Research Institute Inc.
  26. Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J of Climatol* 25: 1965–1978.
  27. Parra JL, Graham CC, Freile JF (2004) Evaluating alternative data sets for ecological niche models of birds in the Andes. *Ecography* 27: 350–360.
  28. Scachetti-Pereira R (2002) Desktop GARP. Kansas, United States of America: University of Kansas.
  29. Anderson RP, Lew D, Peterson AT (2003) Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecol Model*: 211–232.
  30. Martínez-Gordillo D, Rojas-Soto O, Espinosa de los Monteros A (2010) Ecological niche modelling as an exploratory tool for identifying species limits: an example based on Mexican murid rodents. *J Evol Biol* 23: 259–270.
  31. Peterson AT, Papeç M, Soberón J (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol Model* 213: 63–72.
  32. Barve N (2008) Tool for Partial-ROC 1.0 ed. Biodiversity Institute, Lawrence, KS.
  33. Peterson AT, Ball LG, Cohoon KP (2002) Predicting distributions of Mexican birds using ecological niche modelling methods. *Ibis* 144: E27–E32.
  34. Rojas-Soto OR, Alcántara-Ayala O, Navarro AG (2003) Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, México: a parsimony analysis of endemicity and distributional modelling approach. *J of Biogeogr* 30: 449–461.
  35. Bailey RG (1998) *Ecoregions: the ecosystem geography of the oceans and continents*. New York: Springer. 190 p.
  36. INEGI CONABIO, INE (2008) *Ecorregiones terrestres de México*. Escala 1:1,000,000. México: Instituto Nacional de Estadística y Geografía, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto Nacional de Ecología.
  37. Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GVN, et al. (2001) *Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth*. *BioScience* 51: 933–938.
  38. Landis JR, Koch GG (1977) The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics* 33: 159–174.
  39. Garmer M (2010) irr: Various Coefficients of Interrater Reliability and Agreement. R package version 0.83.
  40. R-Development-Core-Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. Austria: R Foundation for Statistical Computing.
  41. Niehaus AC, Angilletta MJ Jr., Sears MW, Franklin CE, Wilson RS (2012) Predicting the physiological performance of ectotherms in fluctuating thermal environments. *J Exp Biol* 215: 694–701.
  42. Gabriel W, Lynch M (1992) The selective advantage of reaction norms for environmental tolerance. *J Evol Biol* 5: 41–59.
  43. Weatherhead PJ, Sperry JH, Carfagno GLF, Blouin-Demers G (2012) Latitudinal variation in thermal ecology of North American ratsnakes and its implications for the effect of climate warming on snakes. *J Therm Biol* 37: 273–281.
  44. Stevens GC (1989) The Latitudinal Gradient in Geographical Range: How so Many Species Coexist in the Tropics. *Amer Nat* 133: 240–256.
  45. Hoffman J, Katz U (1989) The ecological significance of burrowing behaviour in the toad (*Bufo viridis*). *Oecologia* 81: 510–513.
  46. Gabriel W (2005) How stress selects for reversible phenotypic plasticity. *J Evol Biol* 18: 873–883.
  47. Booth DT (2006) Effect of soil type on burrowing behavior and cocoon formation in the green-striped burrowing frog, *Cyclorana alboguttata*. *Can J Zool* 84: 832–838.
  48. Lutterschmidt DI, LeMaster MP, Mason RT (2006) Minimal overwintering temperatures of red-sided garter snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*): a possible cue for emergence? *Can J Zool* 84: 771–777.
  49. Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, et al. (2007) Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press. 996 p.
  50. Duellman WE, Trueb L (1966) *Neotropical Hylid Frogs, Genus Smilisca*. Kansas: University of Kansas. 213 p.
  51. Jackson ST, Webb RS, Anderson KH, Overpeck JT, Webb IT, et al. (2000) Vegetation and environment in Eastern North America during the Last Glacial Maximum. *Quat Sci Rev* 19: 489–508.
  52. Dore MHI (2005) Climate change and changes in global precipitation patterns: What do we know? *Environ Int* 31: 1167–1181.
  53. Araújo MB, Ferri-Yáñez F, Bozinovic F, Marquet PA, Valladares F, et al. (2013) Heat freezes niche evolution. *Ecol Lett* 16: 1206–1219.