



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



**CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**

**NICHO ECOLÓGICO Y VARIABLES QUE INTERVIENEN EN EL DESEMPEÑO
DE**

Swietenia EN MÉXICO

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRO EN BIOLOGÍA INTEGRATIVA
DE LA BIODIVERSIDAD Y LA CONSERVACIÓN**

Presenta:

Biól. Rosa Iris Álvarez Caballero

Director: Dr. Raúl Ernesto Alcalá Martínez

CUERNAVACA, MORELOS.

Agosto, 2018

AGRADECIMIENTOS

Para mis hijos Fabián e Yrsa, que en todo momento fueron mi inspiración y fortaleza para continuar en este proyecto que he disfrutado mucho.

Para mis padres y hermanos, que han sido un pilar muy importante en mi vida y quienes han apoyado cada decisión que tomo, sin ellos este proceso hubiera sido mucho más complicado de lo que hubiera esperado.

Para mi compañero de vida Harald, quien ha sido esa persona que continuamente me hace reflexionar y mejorar como persona, así como en los aspectos académicos.

Para el mejor amigo y tutor del mundo que he tenido, el Dr. Raúl Alcalá que siempre ha mostrado mucho compromiso en mi formación, quien siempre me motiva a mejorar, de quien he aprendido disciplina y al mismo tiempo a disfrutar y apasionarme de todo este conocimiento académico.

Para mis síndos, la Dra. Trejo y el Dr. Mendoza, por mostrar su compromiso conmigo y con el proyecto, de los cuales recibí observaciones valiosas para mi crecimiento académico.

Para el Dr. Octavio Rojas, que con mucha paciencia y apertura me enseñó el arte de usar del SIG y los algoritmos para realizar la parte crucial de mi tesis y al mismo tiempo brindarme su amistad.

Para mis síndos externos, la Dra. Vázquez y Dra. Cuervo que a pesar de estar presentes en este proyecto en un corto tiempo, mostraron una gran disposición para la revisión de mi tesis, además de ser muy amables y acertadas en sus críticas.

Para Carlitos Muñoz, que ha sido un amigo invaluable, de quien he aprendido mucho y sobre todo en estadística con R. Por la paciencia tan grande que ha tenido conmigo en todo momento, y las buenas discusiones por la madrugada sobre evaluación de los modelos de nicho ecológico y la teoría del BAM.

Para CONACyT quién me otorgó los recursos económicos a través de una beca, para llevar a cabo la investigación de mi tesis.

Para el Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación quien me dio la oportunidad de participar como estudiante en su posgrado, además de tener cátedras y seminarios con excelentes investigadores.

Para la coordinadora académica, la Mtra. Lorena Orozco quien ha sido una persona clave en todo el proceso de seguimiento en el posgrado, la cual siempre muestra una gran disposición y apoyo, dando resultados muy eficientes para cualquier duda o tramite que se requiera.

Para la coordinadora administrativa, la C.P. Claudia Avilés por ser una persona paciente, respetuosa y mostrar un alto compromiso con su trabajo, para agilizar los trámites.

Para mis compañeros de generación, que al final terminaron siendo mis grandes amigos, de quienes aprendí sobre sus líneas de investigación y en especial quiero agradecer a Cecilia Arjona y Gabriel Cordero, por mostrar su apoyo incondicional en momentos clave en este proceso.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
MARCO TEÓRICO.....	3
Nicho ecológico	3
Construcción teórica del diagrama “BAM”	4
Nicho ecológico y éxito demográfico de las poblaciones.....	7
Estudios sobre la relación entre el nicho ecológico y desempeño de las poblaciones.....	9
JUSTIFICACIÓN.....	10
OBJETIVOS	11
HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	12
MÉTODOS.....	12
Área de estudio	12
Obtención de datos geográficos	14
Modelos de nicho ecológico y la distribución potencial.....	15
Descriptores de la adaptación (Análisis de abundancia y diversidad genética) 	17
Adaptación y variables geográficas	19
Análisis estadísticos.....	19
RESULTADOS.....	20
Modelado de Nicho Ecológico y Modelado de Distribución de Especies	20
<i>Swietenia macrophylla</i>	21
<i>Swietenia humilis</i>	24

Nicho ecológico y descriptores de la adaptación	26
<i>Swietenia macrophylla</i>	28
<i>Swietenia humilis</i>	31
DISCUSIÓN	31
MNE y MDE (<i>S. macrophylla</i>)	31
MNE y MDE (<i>Swietenia humilis</i>).....	33
Descriptores del nicho ecológico y adaptación de las poblaciones	35
Descriptores ecológicos y Abundancias (<i>S. macrophylla</i> y <i>S. humilis</i>)	37
CONCLUSIONES	39
RECOMENDACIONES	39
REFERENCIAS	41

RESUMEN

El modelado de nicho ecológico y distribución potencial (MNE y SDM por sus siglas en inglés, respectivamente), se han convertido en una herramienta que puede aportar elementos teóricos y aproximaciones probabilísticas que ayudan a entender los factores asociados con la presencia diferencial de poblaciones en el espacio geográfico. En este estudio se realizó el MNE y MDP para *Swietenia macrophylla* y *Swietenia humilis*, especies de importancia económica para México. A pesar de ser cercanamente emparentadas, muestran patrones de distribución geográfica distinta. La primera se encuentra desde el Sur de América, Centroamérica y el Suroeste de México. La segunda se ubica en Centroamérica y México encontrándose principalmente sobre la vertiente del Pacífico y Eje Neovolcánico. Los objetivos fueron evaluar la relación de la variación entre nicho climático (descriptores ecológicos: valores de idoneidad del hábitat y distancias al centroide) con variables como la abundancia y aquellas que describen la diversidad genética, que fueron utilizadas como descriptores de la adaptación de las poblaciones para ambas especies en México. Usando variables climáticas de WorldClim los modelos se realizaron a partir de los algoritmos MaxEnt y Ellipsoide, para cada especie respectivamente. Se incorporó el teorema de “BAM”, y se llevaron a cabo las pruebas de evaluación y rendimiento de los modelos a partir de la ROC parcial, la prueba binomial y la prueba binomial acumulada. A partir de los mejores modelos se obtuvieron los valores de idoneidad de hábitat y distancias al centroide. Posteriormente se realizó una serie de regresiones lineales utilizando estos descriptores del nicho ecológico como variable independientes. Para ambas especies se utilizaron los valores de abundancia obtenidos de CONAFOR como la variable dependiente. Para *S. macrophylla*, se utilizaron los valores de riqueza alélica, heterocigosis observada y esperada, y el índice de fijación derivados de loci microsatelitales y reportados en la literatura para 10 poblaciones. Para ambas especies, no se encontraron relaciones significativas entre los descriptores ecológicos con los adaptativos. Sin embargo, para *S. macrophylla* el componente geográfico (latitud), si mostro una relación significativa con la heterocigosis observada y co el índice de fijación. Estos resultados indican un mayor efecto del componente geográfico sobre el desempeño de las poblaciones.

INTRODUCCIÓN

En las ciencias biológicas ha persistido la inquietud de comprender cómo se distribuyen las especies y cuáles son aquellos factores que influyen en su delimitación, migración, dispersión o extinción. En particular, disciplinas como la biogeografía, ecología, evolución y genética, son capaces de inferir procesos que han afectado a las poblaciones y con ello tener un mayor conocimiento sobre las causas que determinan su distribución geográfica, así como de sus implicaciones (Holt y Gaines 1992, Lomolino y Channell 1995, Higgins *et al.* 2003, Sagarin *et al.* 2006, Aitken *et al.* 2008, Hof *et al.* 2010, Christmas *et al.* 2016).

Actualmente, los avances científicos y tecnológicos han generado nuevas herramientas computacionales construidas a partir de información geográfica, ambiental y estadística, como es el Modelado de Distribución de Especies y el Modelado de Nicho Ecológico (SDM y ENM, por sus siglas en inglés, respectivamente), que han permitido incrementar el conocimiento sobre la historia evolutiva y/o ecológica de los organismos en el planeta, a partir de inferencias en la distribución espacial (Guisan y Zimmermann, 2000; Guisan y Thuiller 2005; Elith y Leathwick 2009).

En este estudio se utilizan los elementos teóricos y las herramientas metodológicas del modelado de nicho para abordar un enfoque que hasta ahora ha sido poco explorado. Específicamente se busca generar información novedosa que permita examinar la relación teórica que existe entre los resultados que se derivan de los modelos de predicción de nicho ecológico (ca., la variación en la probabilidad de mantener poblaciones de una especie a lo largo de su distribución geográfica) con variables que describen el desempeño de las poblaciones, como por ejemplo; la abundancia e indicadores de la diversidad genética. Esta relación se evaluó en dos especies de árboles de importancia económica, que pertenecen a la familia Meliaceae: *Swietenia macrophylla* y *Swietenia humilis*.

Aún cuando se consideran especies muy cercanas (Chalmers *et al.* 1994), se propone que están asociadas a ecosistemas diferentes, estando *S. macrophylla* mayormente asociada a bosques tropicales subperennifolios y perennifolios, mientras que *S. humilis* tiene mayor afinidad por el bosque tropical caducifolio (Pennington 1998). En este trabajo se

caracterizó el nicho ecológico para ambas especies y se resumió en dos descriptores ecológicos, la idoneidad del hábitat y la distancia al centroide del nicho ecológico. Se probó la relación entre estas variables contra la abundancia poblacional, utilizada como medida que refleja el éxito de las poblaciones a nivel local. Por otra parte, para *S. macrophylla*, se utilizó información disponible en literatura sobre diferentes variables que describen su diversidad genética en México, y que a su vez reflejan el éxito de las poblaciones (i.e., mayor heterocigosis y menor endogamia indican poblaciones en mejor estado). Los resultados de este estudio ponen a prueba la utilidad de los modelos de predicción de nicho ecológico para inferir medidas que describan el desempeño de las poblaciones de especies tropicales de amplia distribución.

MARCO TEÓRICO

Nicho ecológico

El concepto de nicho ecológico es la base teórica de las investigaciones que aplican las herramientas de ENM y SDM. Comprender, qué es el nicho ecológico, cómo se representa, qué forma tiene, en dónde se encuentra y si es una característica propia de las especies y/o del ambiente, han sido algunos de los objetivos de investigación que se han perseguido desde el siglo pasado. Por ejemplo, la propuesta de Joseph Grinnell (1924), describe al nicho ecológico como la unidad de distribución final, en la que cada especie está condicionada por sus limitantes fisiológicas y estructurales; es decir, las diferentes especies tienen características particulares, por lo que solo pueden ocupar espacios específicos ofrecidos por el medio ambiente (Grinnell 1924).

En una visión contrastante, Charles Elton (1927), pondera que la función de una especie se deriva intrínsecamente de la cadena trófica, por lo que el nicho ecológico, no toma en cuenta los factores abióticos. El concepto está basado sobre la comunidad biótica y no de los organismos en sí. Entonces, al no limitar a una especie a un espacio geográfico, se puede decir que aquellas especies que son análogas ecológicamente, podrían presentar una similitud de nicho, aun cuando las comunidades estuvieran alejadas geográficamente (Elton 1927).

Por otro lado, G. Evelyn Hutchinson define el nicho ecológico como la suma de todos los factores que operan en una especie, por lo que se precisa como un “hiperespacio n-dimensional” (Hutchinson 1944). Bajo este concepto, tanto las variables físicas y biológicas pueden ser incluidas conformando un conjunto de condiciones ecológicas que permiten mantener a las poblaciones.

Esta última idea ha permitido la construcción teórica de otros conceptos que se han podido explorar a través del MNE (Soberón y Arroyo-Peña 2017) tales como el “nicho fundamental” y “nicho realizado”, que han permeado ampliamente en la comunidad científica interesada en el estudio del nicho ecológico. El primero comprende solo el hipervolumen n-dimensional, sin considerar la presencia de otras especies, interpretándose, como el espacio en donde la especie puede vivir en ausencia de competidores. El segundo es un subconjunto del primero, ya que la especie se encuentra limitada por las interacciones intra-específicas, es decir, el espacio ecológico y geográfico donde la especie habita (Hutchinson 1944).

Construcción teórica del diagrama “BAM”

El concepto de BAM (del inglés *biotic, abiotic, and movements*) ha representado un avance teórico sustancial dentro del modelado de nicho ecológico, al darle relevancia a la delimitación de los componentes bióticos, abióticos y el movimiento en las áreas disponibles. En términos generales la aplicación de este diagrama y de manera específica el diseño de “M”, tiene implicaciones directas abarcando todos los aspectos sobre el estudio de MNE, incluyendo la parametrización del modelo, la validación y la comparación de modelos (Barve *et al.* 2011). Además, la teoría que ilustra BAM, surge al considerar que en el espacio geográfico existen factores que determinan las áreas de distribución, como los límites de tolerancia fisiológica (nicho fundamental), la interacción con otras especies (depredadoras, dispersoras, polinizadoras, competidoras, entre otras) y las capacidades de dispersión de la especie en períodos de tiempo considerable y desde áreas originales relevantes (Grinnell 1917, Udvardy 1969, MacArthur 1972, Pulliam 2000, Gaston 2003 Soberón y Peterson 2005). La aplicación de este marco teórico para el conocimiento del nicho ecológico y la distribución de las especies no debe descuidar ningún aspecto de este

enfoque de modelado ya que no puede llevarse a cabo apropiadamente, sin la generación cuidadosa de una hipótesis considerando “M” (Barver *et al.* 2011).

Estos factores se expresan a través de una matriz geográfica dinámica que puede incluir los escenarios climáticos, los componentes del paisaje (i.e., costeras, cauces ríos, relieves montañosos) y otras posibles barreras que pueden cambiar con el tiempo. Ante estos factores, los organismos podrían ser capaces de responder de diversas formas. La capacidad de respuesta a los entornos abióticos y bióticos, supone que los nichos ecológicos pueden conservarse o evolucionar. En el segundo caso, si las modificaciones de los factores que definen el nicho ocurren de manera localizada, podrían generar aislamiento geográfico, dando como resultado eventualmente la especiación (Wiens 2004; Byrne *et al.* 2008; Stigall 2008). Estas modificaciones en los factores en las poblaciones, se han resumido en modelos matemáticos que toman en cuenta factores ecológicos (Vandermeer 1972; Pulliam 2000; Holt 2003; Soberón 2010) como los microevolutivos (Holt 2003) y macroevolutivos (Rangel *et al.* 2007; Roy y Goldberg 2007), por lo que comprenderlos o analizarlos ha sido muy complejo hasta ahora (Gotelli *et al.* 2009). Por lo tanto, en este trabajo se llevó a cabo el MNE a partir del concepto de Grinnell, ya que el espacio de nicho se determina a partir de condiciones no interactivas (climáticas), debido a que es posible construir relaciones directas entre las métricas en el espacio ambiental y geográfico (Colwell y Rangel 2009).

Con el objetivo de contribuir al esclarecimiento de todas las variables bióticas y abióticas, así como de los factores que podrían definir o caracterizar al nicho ecológico de las especies, Soberón y Peterson (2005) realizan una propuesta teórica, a partir de los conceptos de nicho ecológico anteriormente descritos, con la ventaja de ser más ilustrativa. Este enfoque simplificado se basa en una aproximación estática para describir tres clases de factores:

El primer factor considera o incluye las variables interactuantes que se encuentran activamente sujetas a las dinámicas poblacionales. Por ejemplo; recursos alimenticios finitos, depredadores, competidores, mutualismo, entre otros. Este factor será denominado por “B”, siendo la región geográfica donde los factores bióticos que afectan el uso de los recursos y las interacciones bióticas permitirían tasas de crecimiento positivas (Soberón y

Peterson 2005); sin embargo, cabe resaltar que esta variable sigue siendo muy compleja de estimar (Engler y Guisan 2009; Anderson y Raza 2010).

Si consideramos definir “B” a través del concepto de nicho ecológico de Elton, se necesita un conocimiento más detallado sobre las interacciones (recurso-consumidor), por ejemplo; la ubicación de los recursos internos, su relación con los vectores de impacto y las condiciones iniciales, por lo que sería poco práctico estandarizar los parámetros, en términos de conjuntos de celdas que cumplen las condiciones idóneas para las especies (Tilman 1982, Chalse y Leibold 2003).

Otra complicación para definir “B” a partir del concepto de Elton, es la complejidad metodológica que existe para estandarizar y evaluar los modelos a partir de parámetros que incluyan las diversas variables que comprenden las interacciones, ya que éstas, tiene lugar a una escala fina, es decir a nivel de celdas, a diferencia de las variables climáticas formando grupos de celdas que comparten valores similares (Tilman 1982, Chesson 2000).

El siguiente factor, el abiótico está determinado por variables no interactuantes; es decir, por aquellas que no dependen de las dinámicas poblacionales. Por ejemplo; "la temperatura durante el invierno en Canadá no se modifica por la presencia y/o migración de la mariposa monarca" (J. Soberón comunicación personal). Por lo tanto, los sitios geográficos que contengan condiciones ambientales favorables para la especie en estudio se les denominarán “A”. A esta expresión de las variables ambientales Jackson y Overpeck (2000) la determinan como el "nicho potencial" de una especie, pero Peterson *et al.* (2012) la proponen como el "nicho fundamental existente". Este concepto describe la intersección del nicho ecológico fundamental con el conjunto de entornos que realmente existen en el paisaje en cuestión (Soberón y Nakamura, 2009).

Finalmente, al tercer factor se le reconoce como “M”. Este símbolo se refiere al movimiento de los organismos; es decir representando las áreas del planeta que han sido accesibles para la especie a través de la dispersión durante periodos de tiempo relevantes (Barve *et al.* 2011).

La relación de estos tres elementos determinará el área dónde una especie puede ser encontrada, mientras que la interacción únicamente de B y A determinarán el potencial de

distribución de la especie, suprimiendo las barreras de dispersión. Este marco heurístico relativamente sencillo, se denomina “diagrama BAM” (Soberón y Peterson 2005) (Fig. 1). Esta propuesta ha permitido identificar con mayor claridad las posibles áreas relevantes e ideales para el desarrollo, prueba y comparación de los modelos de nicho ecológico, tomando en cuenta los diversos factores involucrados para cada especie de interés (Barve *et al.* 2011).

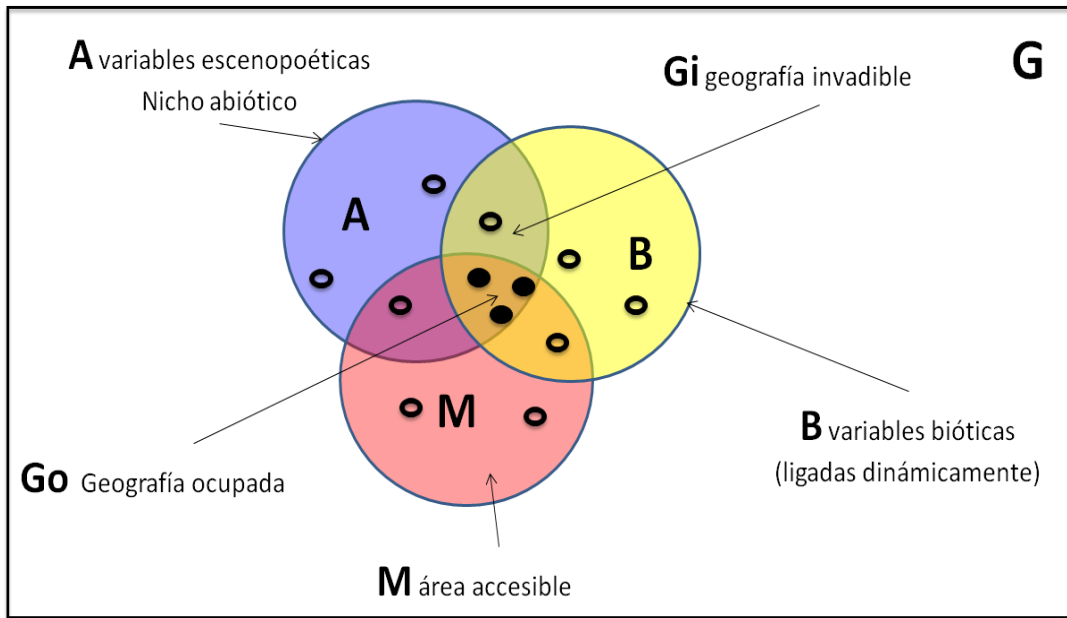


Figura 1.-El diagrama BAM, ilustra los tres dominios que determinan las áreas de distribución de las especies: A, B y M. Los círculos más pequeños representan datos de presencia (cerrados) y de ausencia (abiertos) (Basado en Barve *et al.* 2011).

Nicho ecológico y éxito demográfico de las poblaciones

Desde el primer concepto de nicho ecológico propuesto por Grinnell (1924), se desprende la idea de que el éxito de las poblaciones, en términos de su crecimiento poblacional varía dentro del nicho ecológico. Por ejemplo, Hutchinson (1957) menciona la posibilidad de un espacio al interior del nicho, el cual puede tener condiciones más favorables para las poblaciones, y con ello presentar mayores abundancias, en comparación con los sitios periféricos considerados como menos aptos, y por lo tanto, con menores abundancias. Posteriormente, es Maguire (1973) quien logra formular específicamente, que las diferentes

regiones del espacio del nicho, se relacionan con diferentes valores de la tasa intrínseca de crecimiento y de la abundancia poblacional.

Otros autores han argumentado que existen diferentes elementos demográficos que pueden determinar la dinámica fuente-sumidero de las metapoblaciones. Las especies podrían ocupar ambientes inadecuados, y el cambio ambiental podría generar situaciones de poco equilibrio en el que las especies pueden estar ausentes en ambientes idóneos, ya sea por limitantes a la migración o presentes en ambientes inadecuados debido a una extinción retardada, prediciendo variación en la abundancia y por lo tanto en la distribución a diferentes escalas espaciales (Brown 1984, Guisan y Thuiller 2005, Schurr *et al.* 2012, Thuiller *et al.* 2008, VanDerWal *et al.* 2009, Marion *et al.* 2012, Lira-Noriega *et al.* 2013).

Un planteamiento que recupera esta idea con mayor precisión es la hipótesis del «centroide del nicho», el cual menciona que las mayores abundancias se alcanzan en el centro del nicho, refiriéndose únicamente al espacio ambiental y no al geográfico, en el que se espera que una población al encontrarse más distante a éste, tenderá a presentar abundancias menores (Maguire 1973, Siqueira *et al.* 2009, VanDerWal *et al.* 2009, De Moraes y Viveros 2012, Martínez-Meyer *et al.* 2013). El centroide representa el centro geométrico del hipervolumen de n-dimensiones de una especie y el punto en el que todas las variables alcanzan su valor promedio (Maguire 1973). Estos valores posibilitan la identificación de los sitios que pueden ser más propicios para el establecimiento y mantenimiento de las poblaciones, además de que permiten la exploración de diversos factores que afectan el grado de adaptación (Soberón y Miller 2009).

Un concepto relativamente nuevo surgido para caracterizar el nicho ecológico y su relación con el desempeño de las poblaciones es el de idoneidad del hábitat (habitat suitability), comprendiéndose como la relación de las variables ambientales con la probabilidad de presencia de la especie en estudio (Braunisch *et al.* 2008, Hirzel y Le Lay 2008, Gogol-Prokurat 2011, Martínez-Meyer *et al.* 2013). La idoneidad del hábitat es una estimación del nicho fundamental, la cual es obtenida a partir de la combinación de variables clave que afectan la sobrevivencia y la reproducción de una especie (Guisan y Thuiller 2005, Siqueira *et al.* 2009, Osorio *et al.* 2016). El rango de valores va entre 0 y 1, aquellos que son cercanos a uno representan hábitats idóneos para una especie. Por lo tanto, la idoneidad

constituye la capacidad de carga o los tamaños poblacionales que pueden ser sostenidos por el conjunto de recursos presentes en un hábitat (Osorio *et al.* 2016).

Estudios sobre la relación entre el nicho ecológico y desempeño de las poblaciones

El reto de evaluar empíricamente la relación teórica esperada entre las medidas que describen el nicho ecológico con el grado de adaptación de las poblaciones no se había abordado sino hasta muy recientemente. Para el caso de especies de animales, existen estudios que han utilizado la abundancia como un estimador de la adaptación (Yañez-Arenas *et al.* 2012, Martínez-Meyer *et al.* 2013). En el caso de las plantas, algunos esfuerzos se han puesto en entender la relación entre las variables abióticas con la expresión de rasgos funcionales, ya que éstos representan características morfológicas, fisiológicas, o fenológicas que responden a factores ambientales locales. Por ejemplo, se ha evaluado la asociación entre el nicho ecológico con variables como i) el peso específico foliar (el cual revela la función fotosintética dependiente del ambiente lumínico, la temperatura y algunas condiciones del suelo), ii) el grado de asimetría fluctuante en las hojas (se interpreta como variaciones en la estabilidad del desarrollo, siendo los órganos más simétricos los que mostrarían mayor calidad genética) y iii) la sobrevivencia de plántulas, como una variable que refleja el éxito reproductivo (Westoby *et al.* 1996, Cornelissen *et al.* 2003, Thuiller *et al.* 2010, Nagaraju *et al.* 2013).

Otros pocos estudios han utilizado el supuesto teórico de que los niveles de diversidad genética reflejan el grado de adaptación de las poblaciones (*sensu* Reed y Frankham 2003). Algunos estudios han encontrado de manera empírica una relación positiva entre la variación en la diversidad genética con la idoneidad del hábitat (Nagaraju *et al.* 2013). En contraste, en otros estudios se ha reportado ausencia de correlación entre descriptores de la variación genética con las características del hábitat derivadas del modelado de nicho (Yu-Huang *et al.* 2008, Diniz-Filho *et al.* 2009; Lira-Noriega y Manthey 2014).

Alternativamente, también existe evidencia de que los factores geográficos pueden explicar la variación en el desempeño de las poblaciones. Por ejemplo, bajo la hipótesis de la

abundancia central, se predice que las poblaciones periféricas geográficamente suelen presentar menor desempeño (i.e., menor abundancia, densidad, sobrevivencia, reproducción, etc.) en comparación con poblaciones ubicadas en el centro del rango geográfico (Hengeveld y Haeck 1982, Gaston 1990, Brown 1984, Borregaard y Rahbek 2010). Esta relación se ha evaluado empíricamente buscando una asociación entre los parámetros que se usan para describir la adaptación con la latitud, la longitud o la distancia geográfica en sí misma. La evidencia obtenida para este modelo también es contrastante, ya que en ocasiones no se ha encontrado relación con dichas variables geográficas (Sagarin *et al.* 2002, Sagarin *et al.* 2006, Martínez-Meyer *et al.* 2013).

JUSTIFICACIÓN

Las especies de árboles de la familia Meliaceae se caracterizan por la calidad de su madera, por lo que han sido utilizadas comercialmente desde hace varios siglos (Pennington 1998). *Swietenia macrophylla* King y *S. humilis* Zucc se distribuyen en México estando asociadas a ecosistemas diferentes. Mientras que *S. macrophylla* se encuentra frecuentemente en bosques subperennifolios y bosques perennifolios en el sur de México, *S. humilis* se asocia mayormente a un hábitat de bosque tropical seco (Pennington 1998). De acuerdo a la revisión de literatura, para el caso de *S. humilis*, actualmente no existen estudios en México que describan las características específicas de su nicho ecológico, sino únicamente existen mapas de su distribución geográfica basados en inventarios forestales (CONAFOR 2014), sin tomar en cuenta el efecto que diversas variables ecológicas pudieran tener sobre la probabilidad de mantener sus poblaciones. Para *S. macrophylla* la información disponible es más abundante.

Sobre *S. macrophylla* existe un estudio que predice la migración de poblaciones desde Quintana Roo hacia Campeche en escenarios de cambio climático. Sin embargo, este estudio no ofrece información explícita sobre las características del nicho ecológico y su posible relación con variables que describan el grado de adaptación de las poblaciones (Garza-López *et al.* 2016). Por otro lado, se sabe que las poblaciones mexicanas presentan

niveles bajos de diversidad genética muy probablemente producto de razones históricas asociadas con su colonización desde regiones sureñas (Trujillo-Sierra *et al.* 2013, Alcalá *et al.* 2014). Asimismo, se ha encontrado que existe una relación entre la reducción en la diversidad genética y el incremento de la endogamia con el aumento de la latitud (Bekessy *et al.* 2002, Eckert *et al.* 2008, Alcalá *et al.* 2014), pero no se ha evaluado la relación entre parámetros genéticos con el nicho ecológico.

En este estudio se pretende caracterizar el nicho climático de estos árboles tropicales, poniendo a prueba la relación que pudiera existir entre los descriptores ecológicos del nicho con los adaptativos.

OBJETIVOS

El objetivo general del proyecto es:

- Evaluar la relación de la variación entre nicho climático con los componentes que describen el grado de adaptación de las poblaciones de *Swietenia macrophylla* y *Swietenia humilis* en México.

Los objetivos particulares son:

- Estimar el nicho climático de ambas especies a lo largo de toda su distribución.
- Extraer para México, los parámetros que reflejen la variación en el nicho climático de las poblaciones de ambas especies (distancia al centroide e idoneidad de habitat).
- Determinar si la variación en la abundancia poblacional de ambas especies se relaciona con los parámetros anteriormente mencionados.
- Determinar si la variación en los parámetros que describen la diversidad genética poblacional en *S. macrophylla* se explica con las distancias al centroide y/o la idoneidad del hábitat.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Los modelos de predicción de nicho ecológico asumen variación en componentes demográficos de las poblaciones, dependiendo de la combinación particular de variables abióticas a lo largo de su distribución.

Derivado de esta hipótesis se puede predecir que:

- El desempeño de las poblaciones se incrementa con el aumento en la idoneidad del hábitat.
- El desempeño de las poblaciones es mayor cerca del centroide del nicho ecológico.

MÉTODOS

Área de estudio

La distribución geográfica de *Swietenia macrophylla* va desde América del sur hasta el sur de México, siendo la zona amazónica el probable centro de origen de esta especie (Lemes *et al.* 2003, Novick *et al.* 2003). En Centroamérica se encuentra principalmente relacionada a bosques subperennifolios, aunque también habita en el bosque tropical perennifolio. La abundancia de esta especie puede variar, yendo desde un árbol por cada 2 ó 3 ha hasta sitios con 10 ó 12 individuos por ha. Esta especie se considera heliófila. A pesar de que las plántulas toleran ligera sombra, se ha observado que el desarrollo es más lento en comparación con aquellas plántulas que reciben una mayor cantidad de luz. Su follaje suele ser perennifolio cuando se encuentra dentro de los bosques húmedos, pero también se ha observado en los subcaducifolio, siendo las zonas más secas de su distribución (Bascopé *et al.* 1957, Lamb 1966, Martínez *et al.* 2008).

Con respecto al clima, según Lamb (1966), *S. macrophylla* puede alcanzar su óptimo desarrollo en las condiciones climáticas del bosque tropical seco de la clasificación de Holdridge (1997), correspondiendo al semicaducifolio. Esta formación vegetal está limitada

por la temperatura media anual (24 °C), y por una precipitación anual promedio de 1000 mm a 2000 mm. En otros casos, esta especie se localiza en las formaciones del bosque tropical perennifolio, con temperatura por encima de 24 °C y un promedio anual de precipitación mayor que va entre los 2000 mm a 4000 mm. Por otro lado, Bascope y otros (1957) mencionan que esta especie crece bien en lugares donde la precipitación tiene rangos de 1200 mm a 2000 mm anuales y que pueden soportar, sequías estacionales prolongadas, siempre y cuando se hallen sus raíces cercanas a los mantos freáticos.

Los suelos en donde se encuentra *S. macrophylla* se destacan por ser; ricos, profundos y bien drenados, donde el manto freático es accesible para obtener humedad durante todo el año. Su óptimo desarrollo se encuentra en las selvas cerradas, debido al suelo permeable y firme, fuera de los cursos de agua, pero en sus inmediaciones (Lamb 1966).

En México, las poblaciones de esta especie se ubican en los estados de Quintana Roo, Yucatán, Campeche y Chiapas, y en algunas zonas del norte de Veracruz (Pennington y Sarukhán 1968, CONAFOR 2014). Las regiones que habita esta especie en México, se caracterizan por tener abundante humedad con precipitaciones entre los 1500 a más de 4000 mm. Comúnmente los individuos de esta especie se localizan a lo largo de los cursos de agua y en laderas; y en algunas ocasiones, también se han encontrado en sitios con un clima tropical más seco (CONABIO). La temperatura media anual es de 23 a 28 °C con extremas de 11 a 37 °C. Se desarrolla generalmente en suelos de origen calizo o aluvial, con poca permeabilidad, siendo las características de los suelos en la Península de Yucatán, sin embargo, también coloniza suelos profundos y porosos. Su mejor desarrollo ocurre en suelos de vertisol pélico, pero también coloniza suelos: arcilloso café-oscuro, arcilloso profundo, rojo-laterítico, negro, arenoso y drenado.

Las poblaciones de importancia económica en el país se encuentran en los macizos forestales del sur de Campeche y del centro de Quintana Roo. En el 2003 más de 160 ejidos manejaban aproximadamente 750,000 ha de superficie forestal con fines de aprovechamiento de producto maderable y no maderable con un valor anual de 11.7 millones de dólares, de los cuales para *S. macrophylla*, solo se aprovechaba en 36 ejidos con un total de 8,000 m³/año con un valor de 3 millones de dólares (Morales *et al.* 2005), lo cual representa una importante fuente económica.

La distribución de *Swietenia humilis* es más restringida en comparación con la de *S. macrophylla*, ya que solo se encuentra en Centroamérica y México. En Centroamérica se ubica en Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua y Costa Rica. El tipo de vegetación al que normalmente está asociada, son los bosques seco y seco premontano y es capaz de tolerar diferentes tipos de suelos, desde fértiles a calizos infértiles; sin embargo, su óptimo desarrollo se lleva a cabo en suelos profundos y bien drenados, ricos en materia orgánica, con textura ligera, pH ácido y drenaje libre. Crece en elevaciones de 0 a 1000 msnm, con temperaturas medias anuales de 18 a 25 °C, y precipitaciones anuales que van desde 800 a 2000 mm (Beer *et al.* 2003).

En México, se distribuye en la vertiente del Pacífico que va desde Chiapas hasta Sinaloa y en algunas áreas cercanas al Golfo de México en Tabasco y una pequeña área al sur de Veracruz. Sin embargo, a pesar de que su rango de distribución es más limitado, *S. humilis* está presente en más tipos de vegetación hallándose desde los bosques tropicales subperennifolios hasta los caducifolios, los cuales exhiben diferentes gradientes de temperatura y humedad. Las poblaciones se encuentran generalmente entre 50 a 1000 msnm en suelos profundos (> 50 cm), ricos en materia orgánica y bien drenados. La temperatura media es 27.5 °C, con una precipitación similar a la de Centroamérica de entre 800 hasta 2000mm. En los bosques secos puede aguantar hasta 6 meses sin lluvia. Este árbol conocido por su nombre común como caobilla o caoba del Pacífico es también una especie valorada por sus usos maderables, así como medicinales (Pennington y Sarukhan 1968, Pennington y Sarukhan 1998, CONAFOR 2000, White *et al.* 2002, Blanco y Powell 2008).

Obtención de datos geográficos

Las referencias geográficas necesarias para realizar la predicción del nicho ecológico para todo el rango de distribución de ambas especies, fueron obtenidas a partir de diferentes fuentes, como la Global Biodiversity Information Facility (www.GBIF.org), registros publicados en artículos científicos y aquellos incluidos en una base de datos del Inventario Nacional Forestal y de Suelos, proporcionada por la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR 2009-2014), en un formato de coordenadas UTM's en WGS 1984. En esta

base de datos de la CONAFOR, además de la información geográfica, se obtuvieron referencias sobre las abundancias, ya que contenía el número de individuos presentes en parcelas permanentes llamadas conglomerados.

Las referencias geográficas fueron proyectadas a través del software ArcGis versión 10.3. Para llevar a cabo la depuración de los datos geográficos, se eliminaron aquellos que estaban repetidos o fuera de su distribución original, ya que siendo una especie de importancia comercial, es trasladada a otros países o continentes. Para *S. macrophylla* se contó con 2,410 datos encontrados en total, de los cuales solo se trabajó con 157 puntos. Para *S. humilis* de los 535 puntos en total, se utilizaron solamente 133. Posteriormente, se realizó un muestreo de la base de datos totales para generar un subconjunto de datos, con la finalidad de separar la base de datos en dos, utilizando una de ellas para calibrar el modelo de nicho ecológico y la otra para validarlo (Peterson *et al.* 2011, Hijmans 2012). Por lo tanto, se obtuvo al final para toda la distribución de *S. macrophylla*, un total de 90 puntos de calibración y 67 de validación. Para *S. humilis* se usaron 72 puntos para la calibración y 61 para la validación.

Modelos de nicho ecológico y la distribución potencial

El modelado de nicho ecológico se debe realizar tomando en cuenta la distribución completa de las especies con la finalidad de no incurrir en un error de muestreo. La consideración con límites artificiales puede generar un sesgo en el modelado, ya que las especies no se rigen por lindes sociopolíticos, sino por factores ambientales y ecológicos (Barve *et al.* 2011).

Para realizar el modelado de nicho ecológico, se consideró el teorema BAM (Soberón y Peterson 2005). El paso inicial fue el diseño de “M” (Fig. 1), el cual representa la movilidad y el área que determinará el corte de la región geográfica a modelar. Esta área posteriormente sirvió como referencia para delimitar las capas bioclimáticas obtenidas en una base de datos global denominada Worldclim (Hijmans *et al.*, 2005). Solo se analizaron 17 de las 19 variables, debido a que la bio_18 y bio_19 presentan algunos errores para México (Comunicación directa con el Dr. Peterson).

Con el objetivo de eliminar subjetividad en la delimitación de esta área y de incluir información ecológicamente relevante, se generó un polígono en ArcGis, basado en las provincias biogeográficas de Morrone (Löwenberg-Neto 2014), que se utilizó para diseñar la “M” abarcando toda la distribución. Posteriormente, se extrajo el valor de todas las variables bioclimáticas para cada punto geográfico correspondiente a la base de datos de calibración y con esos valores se realizó un análisis de correlación de Pearson, con el objetivo de eliminar aquellas variables que proveen información redundante, para así poder generar el modelo a partir de aquellas que explican diferente información, este último análisis se llevó a cabo con el programa estadístico PAST 3.17.

A partir de elegir las variables ambientales para cada especie, se llevaron a cabo algunas pruebas corriendo los modelos con diferentes algoritmos que van desde los menos recientes hasta los más novedosos, tales como: GARP, Bioclim, NicheA, MaxEnt, Ellipsoide-Ntbox, este último algoritmo se trabajó a través de RStudio versión 3.4.2. Finalmente, se eligió el último, por mostrar los mejores modelos, aquellos que alcanzaron valores significativos estadísticamente ($p \leq 0.05$) y que obtuvieron mejores evaluaciones en las pruebas de validación. Dichas pruebas se realizaron con un subconjunto de datos a partir de la Curva Característica Operativa del Receptor (por sus siglas en inglés ROC), utilizando los valores del área bajo la curva (por sus siglas en inglés AUC). Actualmente, debido a que este estadístico no es muy recomendable por diversos supuestos (Lobo *et al.* 2008), se llevaron a cabo algunas modificaciones generando el programa de la ROC Parcial, el cual como lo dice su nombre, tiene como objetivo generar relaciones parciales ROC-AUC ratio (Peterson *et al.* 2008). Con ello se define un modelo óptimo, mediante una curva que maximiza la sensibilidad de los valores bajos de la fracción de falsos positivos, en el que tiene un rango de 0 a 2, por lo que valores de 1, indican que el ajuste del modelo fue menor que lo esperado por el azar. Mientras que valores por arriba de 1, indican que el modelo predice mejor que lo esperado por el azar (Barve 2008).

Otra forma para validar los modelos y conocer su significancia es a partir de la prueba binomial, en la cual consiste en transformar los mapas de valores continuos a valores de cero y uno, interpretando el primer valor como la cobertura no apropiada para la especie. El segundo, es la proporción de cobertura adecuada para la especie, esperando que la cantidad

de presencias sean correctamente anticipadas por un clasificador aleatorio, con valores de $P \leq 0.05$. Para ello, se elige un umbral de corte que determina los valores binarios, éste es un parámetro que representa la proporción de errores sobre los datos de presencia que pueden hallarse en las bases de datos, debido a que son tomados de diversas fuentes lo que se espera que contengan un margen de error (mala identificación taxonómica, errores en la lectura o captura de los datos geográficos, etc.). En este estudio, se utilizó un umbral de corte del decimo percentil del conjunto de dato de calibración (Radosavljevic y Anderson 2013). Posteriormente, el rendimiento de los modelos se puede conocer a partir de la prueba binomial acumulada, siendo la proporción o porcentaje de omisión, el cual evalúa que el número observado de éxitos sea mayor que un clasificador binario aleatorio (Fielding y Bell 1997, Peterson *et al.* 2011).

Posteriormente, una vez que se obtiene el mejor modelo de nicho ecológico para ambas especies se extraen las distancias al centroide y los valores de idoneidad de hábitat de cada dato geográfico a través del mismo algoritmo Elipsoide (Osorio-Olvera *et al.* 2016) a partir del programa estadístico RStudio versión 3.4.2.

Descriptores de la adaptación (Análisis de abundancia y diversidad genética)

Los datos de abundancia de ambas especies para México fueron obtenidos de la base de datos del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (CONAFOR 2014). Los valores de abundancia se presentan separados para ambas especies, y se expresan con el número de individuos presentes en los diferentes conglomerados; es decir, hace referencia al tipo de muestreo el cual se realiza a través de cuatro parcelas rectangulares (40×10 m) de 400 m² cada una. Estas parcelas están ubicadas dentro de un área circular, con un radio de 56.42 m; una de las parcelas se ubica en el centro y el resto distribuidas en forma de una “Y” invertida, con 36.42 m entre los centros de cada parcela. Para la abundancia se incluyeron individuos con un diámetro basal de 25 cm hasta individuos adultos de 108 cm (CONAFOR 2014) (Fig. 2).

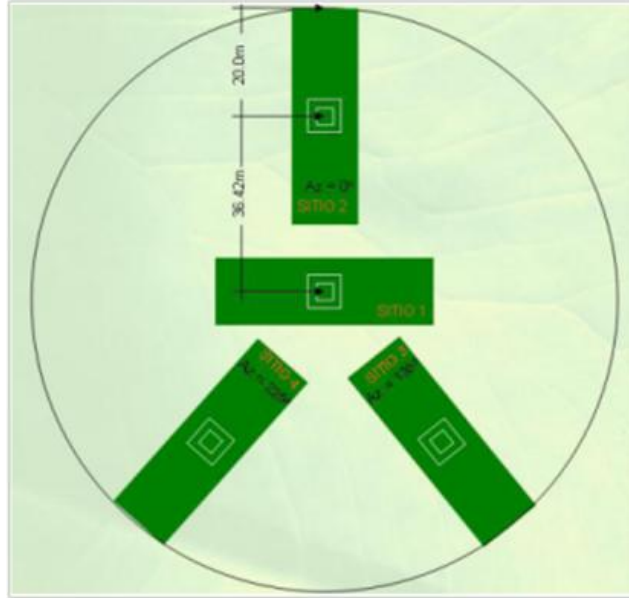


Figura 2.- Forma de la unidad de muestreo a utilizada en Selvas Altas, Medianas, Selvas Bajas, Peten, Selva de Galería, Manglar, Popal, Tular y Vegetación halófila hidrófila (Tomada de CONAFOR 2014).

Para el caso de *S. macrophylla* se aprovechó el hecho de que por su interés comercial, es una especie bien estudiada en términos de su variabilidad genética. Por lo que se obtuvo información publicada en literatura de una serie de descriptores de la variación genética: Riqueza alélica, valores promedio de heterocigosis observada (H_o) y esperada (H_e), así como del Coeficiente de Fijación (F_{is}). Estos valores se han obtenido de tres artículos publicados en los que se han realizado estudios genéticos con loci microsatelitales. En total se cuenta datos para 10 poblaciones (Fig. 3), que cubren la distribución de la caoba en México (Trujillo-Sierra *et al.* 2013, Alcalá *et al.* 2014, Alcalá *et al.* 2015). Por lo tanto, para esta especie, se evaluó la relación entre estas variables genéticas que describen el estado de salud de las poblaciones con los descriptores de nicho ecológico (idoneidad del hábitat, distancia al centroide).



Figura 3.- Localización de las 10 poblaciones de las cuales se obtuvieron los valores de diversidad y estructura genética (Trujillo-Sierra *et al.* 2013, Alcalá *et al.* 2014).

Adaptación y variables geográficas

Adicionalmente, para ambas especies se estimó la relación entre los descriptores de nicho ecológico con la variación en factores geográficos como la latitud y longitud geográfica, como medidas que describen la dispersión de las poblaciones en los ejes norte-sur y este-oeste.

Análisis estadísticos

Para ambas especies, se evaluó la relación entre la variación en los valores de abundancia con la variación de la idoneidad del hábitat y la distancia al centroide. Para esta relación se seleccionaron puntos correspondientes al 10% del total de puntos que representarían la

distribución geográfica en México. En este porcentaje se incluyen puntos que tuvieran valores distintos en la idoneidad de hábitat. Posteriormente, se revisa que este porcentaje de datos, les corresponda un valor de abundancia, ya que no todos los puntos geográficos en México corresponden a la base de datos de la CONAFOR (ver Métodos). Los puntos son proyectados, junto con la base de datos de CONAFOR, y se toma el valor de abundancia de los datos que se encuentren a una distancia no mayor a 10 km del punto elegido, esto es con la intención de considerarlos como una población. La información es generada y ordenada en una tabla de Excel, para que sea utilizada posteriormente para los análisis estadísticos.

Finalmente, se evalúa la relación entre los descriptores de la adaptación (abundancia y variables genéticas) utilizados como variables dependientes, con los descriptores del nicho ecológico (idoneidad del hábitat y distancia al centroide) y con las variables geográficas (latitud y longitud) utilizadas como variables explicativa, mediante análisis independientes de regresión lineal (JMP).

RESULTADOS

Modelado de Nicho Ecológico y Modelado de Distribución de Especies

Se utilizaron las variables ambientales de Wordclim para realizar los modelos que abarcaron toda la distribución y para el modelado en México se utilizaron las variables ambientales ajustadas para el país. Debido a que no se encontraron diferencias aparentes en los resultados derivados a ellas, tanto en las correlaciones de las variables ambientales como en la predicción de los modelos, se tomó la decisión de solo utilizar las variables ambientales de Wordclim que tienen una resolución por pixel de 1 km², lo que permite hacer comparaciones objetivas con los nichos generados a través de toda su distribución y los acotados solo para México. Las variables ambientales se describen en el cuadro 1.

Cuadro 1: Variables continuas (descripción de la temperatura y precipitación).

VARIABLES	DESCRIPCIÓN
bio_1	Temperatura media anual
bio_2	Rango medio diario (Promedio mensual (temperatura máxima - temperatura mínima))
bio_3	Isotermalidad o índice de variabilidad de temperatura
bio_4	Estacionalidad de temperatura
bio_5	Temperatura máxima del mes más cálido
bio_6	Temperatura mínima del mes más frío
bio_7	Rango de temperatura anual
bio_8	Temperatura media del mes con mayor precipitación
bio_9	Temperatura media del mes más seco
bio_10	Temperatura media del trimestre más cálido
bio_11	Temperatura media del trimestre más frío
bio_12	Precipitación anual
bio_13	Precipitación del mes más húmedo
bio_14	Precipitación del mes más seco
bio_15	Estacionalidad de la precipitación
bio_16	Precipitación del trimestre más húmedo
bio_17	Rango de temperatura

Swietenia macrophylla

El primer modelo de nicho realizado para la distribución completa de *S. macrophylla* se generó con el algoritmo MaxEnt. Las variables que explican mejor el modelo por permutación fueron: bio_9, bio_4 y bio_14 (Cuadro 1). Para el análisis de validación se aplicó la ROC Parcial, obteniendo un valor de AUC ratio = 2.7666 con un valor de $P < 0.01$. Sin embargo, la prueba de rendimiento muestra una omisión alta del 16.6%, por lo tanto el modelo se rechaza.

El segundo modelo, realizado a través del algoritmo Ellipsoide con el programa Rstudio (Osorio-Olvera *et al.* 2016), se creó a partir de las tres variables climáticas que mejor explicaron el modelo en los resultados de MaxEnt, obteniendo un valor de AUC ratio = 1.1302 y una mayor significancia estadística ($P < 0.004$). Además, en la prueba de

rendimiento se encontró una omisión del 4.5%, con un valor de $P < 0.0001$, siendo éste el mejor modelo.

Una vez que se obtuvo el mejor modelo, el algoritmo Elipsoide permitió obtener también la representación geográfica de la distribución potencial de la especie (Fig. 4). En la figura 4a se muestra en el mapa, a través de un gradiente de colores, siendo los valores continuos de idoneidad de hábitat. Los valores más altos indican la mayor probabilidad de encontrar a la especie en estas áreas, ya que cuentan con las mejores combinaciones climáticas para el establecimiento de la especie. En el mapa se observan zonas de alta idoneidad para México específicamente la mayor parte del noroeste de la península de Yucatán, en Centroamérica se muestra un área menor para los países de Honduras y Nicaragua. Así como, en Perú, Bolivia y Brasil donde los países comparten vegetación de los bosques tropicales perennifolios del Amazonas y en un pequeño espacio cerca de las costas, al este de Brasil. Por otro lado, se muestra la distribución potencial en un formato binomial (Fig. 4b). En este mapa se observa que en México, *S. macrophylla* puede estar presente casi en toda el área del suroeste y parte de la vertiente del Golfo. Está presente prácticamente en todo Centroamérica, excepto en algunas zonas de la vertiente del Pacífico y sur mostrando esta ausencia probablemente debido a las cordilleras que se encuentran en esta región, abarcando de manera continua una parte al noroeste de Sudamérica (ver comentario en el pie de la figura 4).

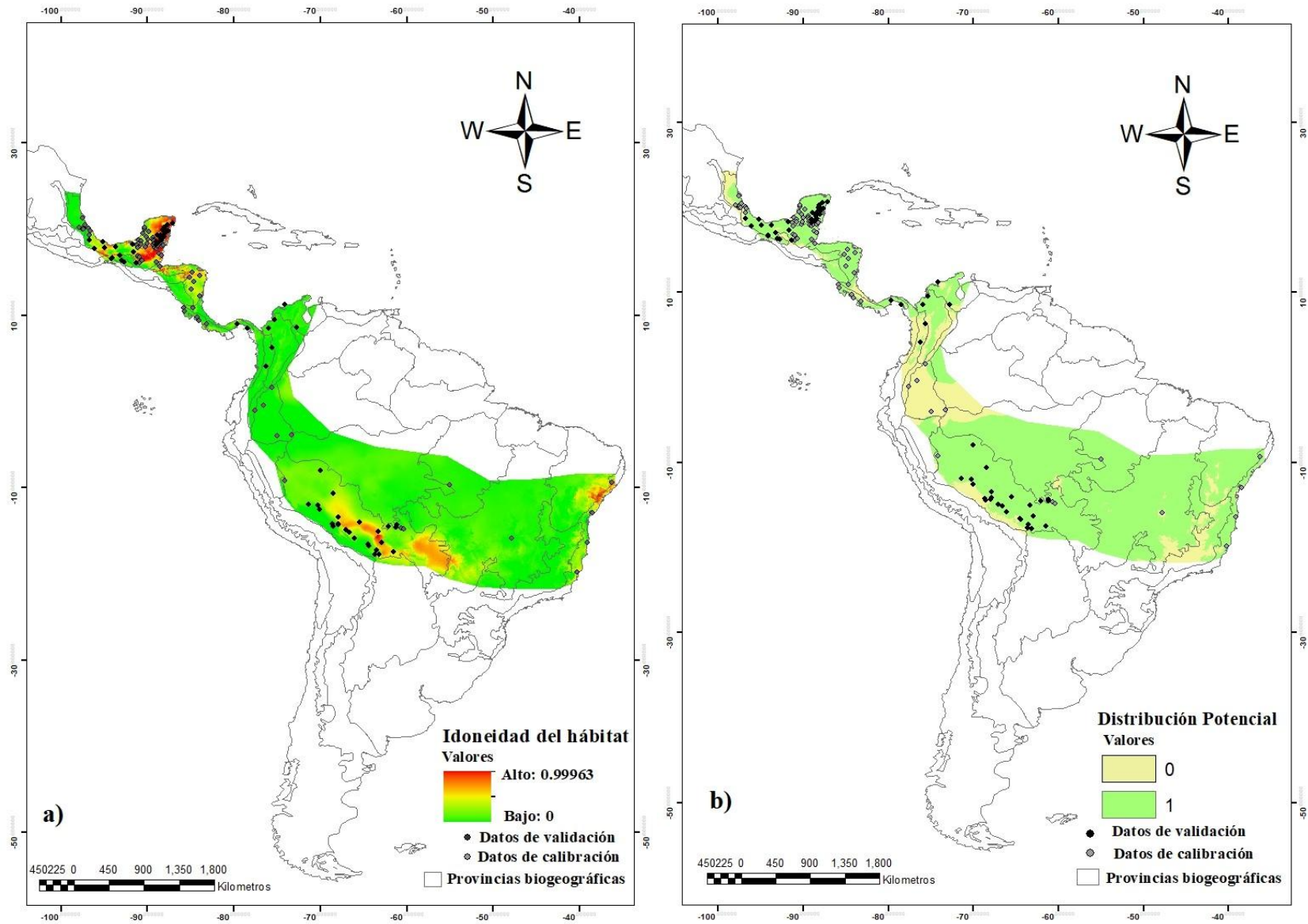


Figura4.- a) Mapa de valores continuos para *S. macrophylla* en el que se presenta un gradiente de colores: verde indica valores bajos de idoneidad, amarillos valores intermedios y naranjas a rojos son valores más altos de idoneidad; b) Mapa binario en el que el color verde significa presencia y el color amarillo ausencia. La división que se encuentra dentro de los mapas, hace referencia a las provincias biogeográficas.

Swietenia humilis

En el caso de *S. humilis*, se hicieron las mismas pruebas utilizando la distribución completa, encontrando para MaxEnt, que de las 17 variables ambientales, la bio_14, bio_6 y bio_3 (Cuadro 1) describieron mejor el modelo, obteniendo un valor de la AUC ratio = 1.304, con una $P < 0.00001$. Sin embargo, en este caso también la prueba de rendimiento a pesar de ser significativa ($P < 0.001$), mostró una omisión alta del 14.7%, por lo que se rechaza el modelo.

Por otro lado, empleando el algoritmo Ellipsoide, y utilizando las tres variables climáticas que mejor explicaron el modelo en los resultados de MaxEnt, se obtuvieron mejores resultados encontrando un valor de AUC ratio = 1.3215, con una $P < 0.001$. En la prueba de rendimiento se halló una omisión del 9.8%, con un valor de $P < 0.0001$, siendo así el mejor modelo de nicho ecológico para *S. humilis*.

De igual forma se obtuvieron mapas de la idoneidad de hábitat y de la distribución potencial de *S. humilis* (Fig. 5). El área que presenta una mayor idoneidad se encuentra principalmente en las costas del Pacífico, siguiendo ese patron desde el sur de Centroamérica hasta el Estado de Jalisco en México (Fig. 5a). El mapa de la distribución potencial (Fig. 5b) muestra un patron similar, pero con un área mayor en la zona norte de México abarcando el estado de Sinaloa y de forma interrumpida existe un region en la Península de Yucatán, así como algunos parches en el Estado de Veracruz y Tamaulipas.

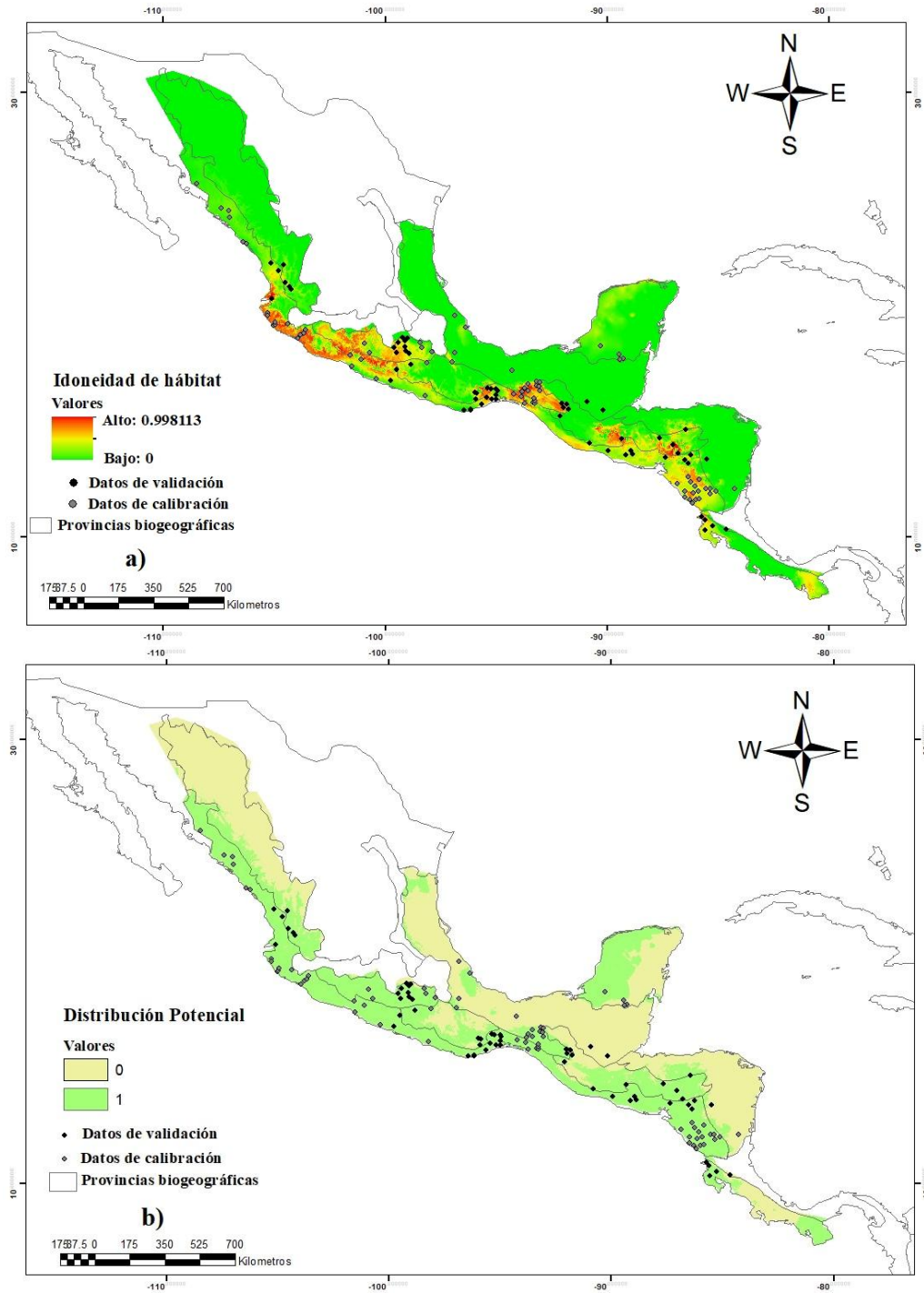


Figura 5.- a) Mapa de valores continuos para *S. humilis*, en el que se presenta en un gradiente de colores: el verde indica valores bajos de idoneidad, los amarillos valores intermedios y naranjas a rojos son valores más altos de idoneidad; **b)** Mapa binario en el que el color verde significa presencia y el color amarillo ausencia. La división que se encuentra dentro de los mapas, hace referencia a las provincias biogeográficas.

Nicho ecológico y descriptores de la adaptación

A partir de los modelos de nicho ecológico, se obtuvieron las distancias al centroide utilizando para ello las distancias de Mahalanobis (1936), debido a que estipula la semejanza entre dos variables aleatorias multidimensionales. Además, se obtiene para cada pixel, los valores de idoneidad, que posteriormente se vacían en una tabla de Excel, con los valores de los descriptores de la adaptación (Ho, He, Fis y abundancia), correspondientes para ambas especies de manera independiente, para llevar a cabo los análisis de regresión (Cuadro 3 y 4). Para cada especie se llevó a cabo un análisis de correlación de Pearson, identificando la asociación entre los descriptores del nicho ecológico (índice de idoneidad y distancia al centroide) y los componentes geográficos (latitud y longitud), (Cuadros 5 y 6).

Posteriormente, se realizaron las regresiones lineales simples, teniendo como variables dependientes, en unos casos los valores de abundancia (en ambas especies) y en otros, los parámetros genéticos (solo para *S. macrophylla*). Como variables explicativas se usaron de manera independiente, ambos descriptores del nicho ecológico y los dos componentes geográficos.

Cuadro 3.- Poblaciones analizadas y sus valores correspondientes de adaptación (Ho= Heterocigocis observada, He= Heterocigocis esperada y Fis= Coeficiente de fijación entre individuos de una población local) del nicho ecológico y ubicación geográfica de *Swietenia macrophylla*. Los acrónimos de las poblaciones se mencionan respectivamente en el orden en que aparecen: B, N, NB, Z, S, C, PL, P.

Poblaciones	Ho	He	Fis	Abundancia	Idoneidad de hábitat	Distancia al Centroides	Longitud	Latitud
Bonampak	0.52	0.83	0.33	2	0.880	0.244	-91.006	16.750
Naranjal	0.39	0.75	0.44	13	0.852	0.337	-88.458	19.357
Nuevo Becal	0.47	0.82	0.35	22	0.668	1.110	-89.300	18.610
Zozocolco	0.27	0.71	0.58	4	0.000	16.823	-97.579	20.001
Señor	0.45	0.79	0.43	1	0.937	0.189	-88.000	19.990
Caobas	0.32	0.59	0.47	14	0.739	0.803	-89.350	18.300
P. Laguna	0.21	0.57	0.64	1	0.829	0.174	-87.714	20.515
Pioneros	0.44	0.52	0.16	6	0.823	0.377	-89.179	17.885
Sayula	0.57	0.58	0.01	1	0.416	1.846	-94.950	17.881
Tormento	0.36	0.69	0.47	2	0.493	1.855	-90.765	18.607

Cuadro 4.- Poblaciones que representan la distribución para México, valores correspondientes de adaptación (abundancia), descriptores de nicho ecológico y ubicación geográfica de *Swietenia humilis*.

Poblaciones	Abundancia	Idoneidad de hábitat	Distancia al Centroide	Longitud	Latitud
1	1	0.037	6.610	-108.497	25.894
2	7	0.103	4.401	-107.025	24.375
3	8	0.787	0.502	-104.972	19.673
4	1	0.826	0.358	-103.962	18.940
5	2	0.410	1.932	-100.941	18.720
6	1	0.588	1.137	-101.106	18.024
7	13	0.892	0.201	-94.226	16.465
8	5	0.146	3.711	-98.222	16.382
9	1	0.000	76.356	-96.880	19.995
10	2	0.919	0.163	-93.830	16.551
11	5	0.128	4.367	-90.300	18.629
12	5	0.007	10.641	-89.453	18.228

Cuadro 5.- Valores de la correlación de los descriptores de nicho ecológico y los componentes geográficos de *Swietenia macrophylla*.

Variable	Idoneidad de hábitat	Distancia al Centroide	Longitud	Latitud
Idoneidad de hábitat	1.00			
Distancia al Centroide	-0.87	1.00		
Longitud	0.90	-0.81	1.00	
Latitud	-0.14	0.32	0.10	1.00

En el análisis de correlación geográfica para *S. macrophylla*, se observó que la idoneidad del hábitat está altamente correlacionada con la longitud y con la distancia al centroide, pero no con la latitud. Con respecto a las distancias al centroide se encuentran fuertemente correlacionadas con la longitud, pero débilmente con la latitud (Cuadro 5).

Cuadro 6.- Valores de la correlación de los descriptores de nicho ecológico y los componentes geográficos de *Swietenia humilis*.

Variable	Idoneidad de hábitat	Distancia al Centroide	Longitud	Latitud
Idoneidad de hábitat	1.00			
Distancia al Centroide	-0.45	1.00		
Longitud	-0.04	0.14		
Latitud	-0.48	0.12	-0.69	1.00

Para el caso de *S. humilis* el análisis de correlación sólo se pudo observar una correlación negativa entre los componentes geográficos. En el caso de los descriptores ecológicos y con los componentes geográficos, no se encontró ninguna correlación (Cuadro 6).

Swietenia macrophylla

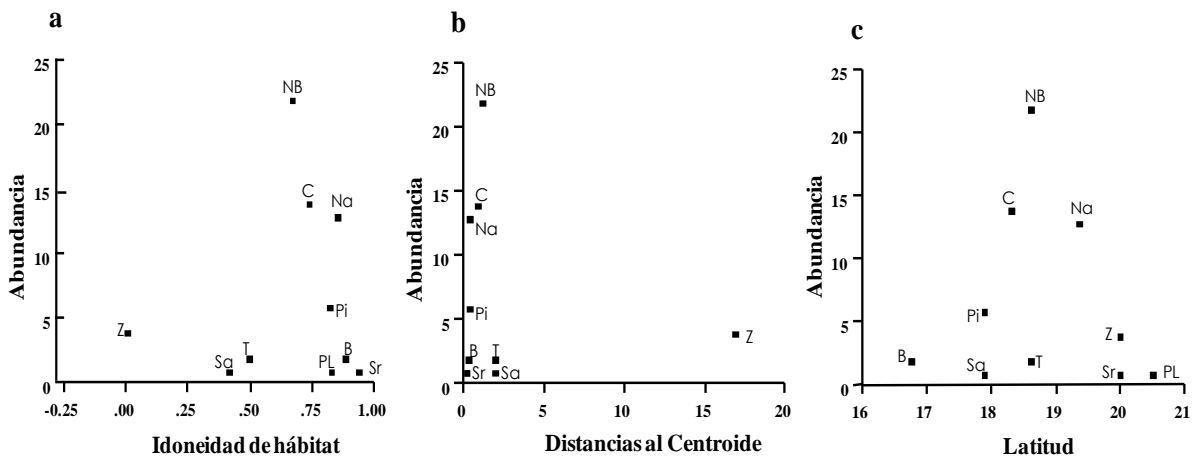


Figura 8.- Análisis de relación de la abundancia con los descriptores de nicho ecológico (a) idoneidad de hábitat; (b) distancias al centroide y abundancia con un componente geografico (c) latitud.

No se encontraron relaciones significativa entre la abundancia con la idoneidad de hábitat ($F = 0.108$, $P = 0.750$); las distancia al centroide ($F = 0.120$, $P = 0.737$) o con la latitud ($F = 0.056$, $P = 0.817$, Fig 8).

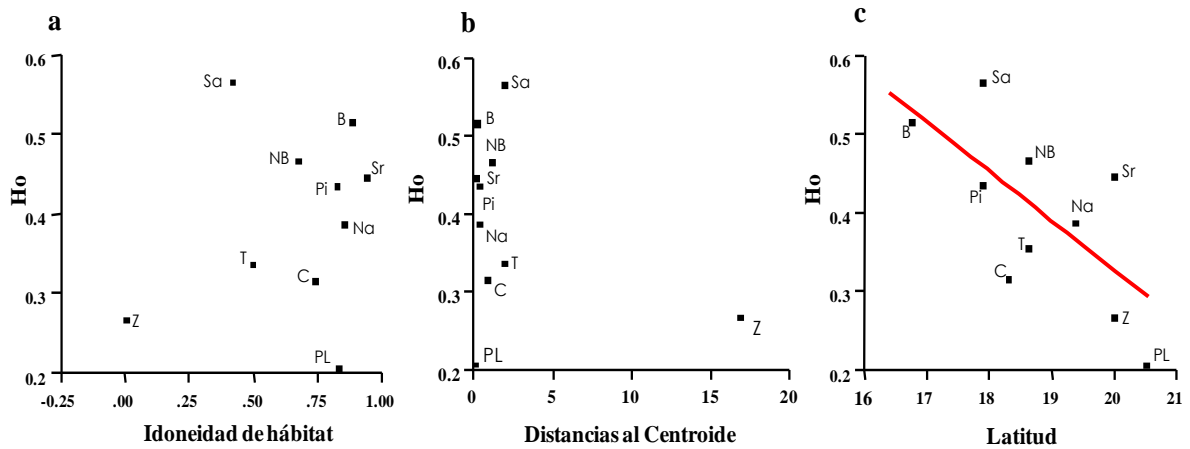


Figura 9.- Análisis de relación con la Ho y los descriptores de nicho ecológico (a) idoneidad de hábitat; (b) distancias al centroide y Ho con un componente geografico (c) latitud.

En los análisis de la Ho, no se encontró una relación significativa con la idoneidad de hábitat ($F = 0.330$, $P = 0.580$); las distancias al centroide ($F = 1.274$, $P = 0.291$). Sin embargo, si se halló una relación negativa significativa, en el cual a mayor latitud se observa menor heterocigosis ($F = 7.878$, $P = 0.023$ Fig 9).

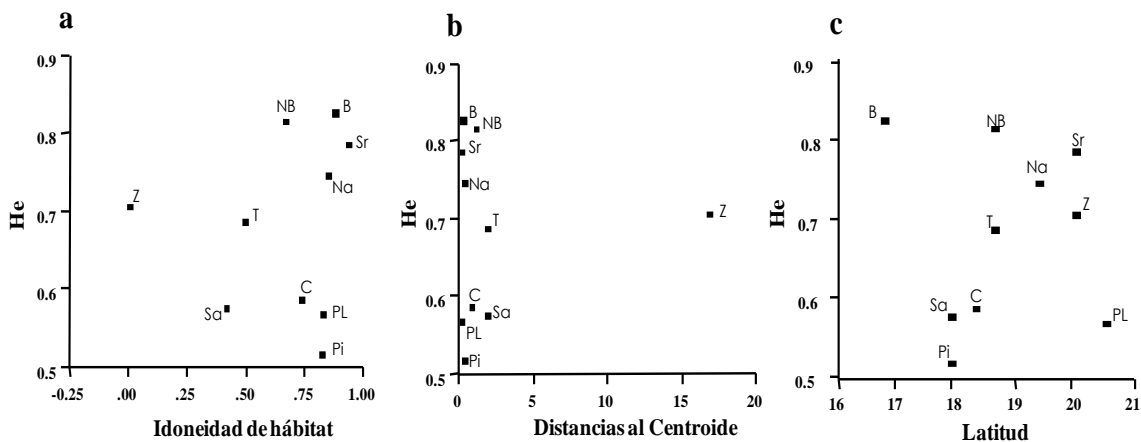


Figura10.- Análisis de relación con la He y los descriptores de nicho ecológico (a) idoneidad de hábitat; (b) distancias al centroide y He con un componente geografico (c) latitud.

Swietenia humilis

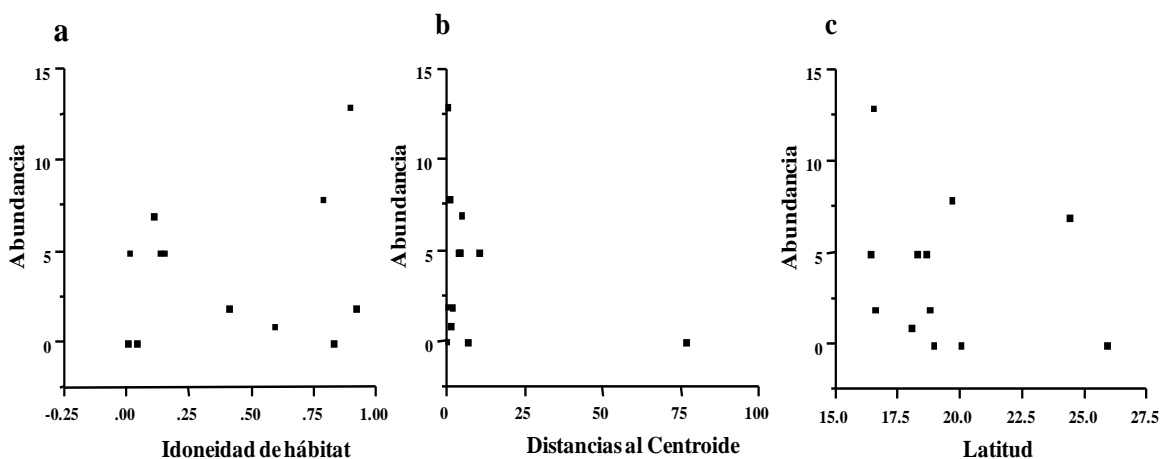


Figura 12.- Análisis de relación con la abundancia y los descriptores de nicho ecológico (a) idoneidad de hábitat; (b) distancias al centroide y abundancia con un componente geografico (c) latitud.

No se encontró ninguna relación significativa para ninguno de los análisis realizados de la abundancia con los descriptores de nicho ecológicos y tampoco con el componente geográfico respectivamente ($F = 0.593$, $P = 0.458$; $F = 1.190$, $P = 0.300$; $F = 0.586$, $P = 0.461$ Fig. 12). Para el caso de *S. humilis*, cabe recordar que solo se llevaron a cabo análisis de regresión simple con los valores de abundancia, en relación con los descriptores de nicho ecológico y el componente geográfico, debido a que no se cuenta con datos genéticos, ya que en México, no se han realizado aun este tipo de análisis para la especie.

DISCUSIÓN

MNE y MDE (*S. macrophylla*)

A pesar de la importancia económica de las especies de *Swietenia* evaluadas en este estudio, se observa que el uso de herramientas de modelado de nicho es muy limitado, particularmente para *S. humilis*. Con relación al gran número de estudios que han permitido el avance en el conocimiento de la estructura y diversidad genética de *S. macrophylla* a lo largo de su distribución, al parecer, los estudios de modelado de nicho se encuentran

restringidos a México (Garza-López *et al.* 2016, Navarro-Martínez *et al.* 2018). La revisión de literatura sobre el tema, permite establecer que en general, las especies de árboles tropicales han sido poco estudiadas desde estas aproximaciones de nicho ecológico.

En este proyecto no solo se infirió el nicho ecológico de ambas especies, sino que además se evaluó la predicción teórica de una asociación entre las variables, que sintetizan la conformación del nicho con variables que describen el desempeño de las poblaciones. Los resultados obtenidos con los mapas de idoneidad de hábitat y distribución potencial muestran el alto poder predictivo que tuvo el modelado de nicho ecológico de *S. macrophylla*, el cual mostró una similitud entre la distribución obtenida en este trabajo con la distribución histórica descrita anteriormente (Lamb 1966, Martínez *et al.* 2008). Martínez y colaboradores en el 2008, generaron una reconstrucción de la distribución original, a partir de las descripciones de Lamb (1966), y realizaron una comparación, para conocer si existe una modificación o pérdida de su distribución actual. Cabe resaltar que en ese estudio, no se utiliza el modelado de distribución potencial con ningún algoritmo, pero la construcción de la distribución es realizada con herramientas como el SIG e información satelital sobre el tipo de vegetación y suelo de los países, en donde se reporta el manejo de *S. macrophylla* a través del continente. El modelado realizado con el algoritmo Ellipsoide predice varias de las áreas de discontinuidad reportadas por Martínez *et al.* (2008).

El estudio de Martínez y colaboradores mostró que la disminución estimada para la distribución de la caoba, era extensa, con dos tercios (66%) del rango histórico perdido. Situación parecida, se encontró en México y América Central, la cual se estimó una reducción del 64% en el rango histórico, principalmente debido a la deforestación (Calvo 2000, Martínez *et al.* 2008). Lamb (1966), describe las características de los diferentes ambientes en los que se desarrolla *S. macrophylla*, argumentando que esta especie puede estar presentes tanto en bosques tropicales subperennifolios y perennifolios como en bosques tropicales caducifolios o semicaducifolios. En los primeros, la caoba alcanzaría su máximo desarrollo con respecto a la altura de fuste, sin embargo las áreas que mantienen estos tipos de vegetación son más reducidas. En contraste, en los bosques más secos, el desarrollo de los individuos es menor, sin embargo, las áreas geográficas con estos tipos de vegetación están ampliamente extendidas. Esta información de Lamb (1966) sobre el

desarrollo óptimo de *S. macrophylla* en los bosques tropicales subperennifolios, se confirma en los modelos de idoneidad de hábitat, ya que los valores altos de idoneidad, se hallan coincidentemente en los pocos remanentes de bosque tropical subperennifolio entre los países de Perú, Bolivia y Brasil, así como en la Península de Yucatán en México (Martínez *et al.* 2008), correspondiendo con este tipo de vegetación, el cual presenta características climáticas con una temperatura y precipitación más constante durante el año, con respecto a los bosques tropicales semicaducifolios y caducifolios. Además, este mapa fue concordante con los trabajos de Lamb y Martínez mostrando una marcada zona de ausencia que interrumpe la continuidad de la distribución, en la parte norte de Suramérica y entre Centroamérica, por ser una región de cordilleras, cambiando drásticamente el ambiente.

En este sentido, el trabajo realizado con el modelado de nicho ecológico para México, indica una amplia zona en el país, que podrían sostener poblaciones saludables de *S. macrophylla*, lo que a su vez concuerda con la propuesta de Navarro-Martínez y colaboradores, los cuales realizan un análisis comparativo de las abundancias y densidades de las poblaciones que se encuentran en Campeche y Quintana Roo, pero aun cuando existen más sitios idóneos en Quintana Roo para *S. macrophylla*, la diferencia entre las abundancias poblacionales, no mostraron ser más abundantes en comparación con las de Campeche, siendo un estado con una menor cantidad de superficie donde la especie alcanzaría su óptimo desarrollo, destacando entre ellas las poblaciones abundantes y conservadas en las regiones de Calakmul y La Montaña, probablemente por ser una área de protección de alrededor de 800,000 ha, así como por tener las más altas elevaciones en la región de Calakmul, propiciando un clima con una mayor humedad que en el resto de la Península (Garza-López *et al.* 2016).

MNE y MDE (*Swietenia humilis*)

En este caso, *S. humilis* ha sido poco estudiada a diferencia de *S. macrophylla*, por lo que en los antecedentes para esta especie con respecto a estudios de modelado de nicho ecológico o distribución potencial, no existen, siendo este el primer trabajo que describe y explora en este sentido a las poblaciones de *S. humilis*, encontrando una similitud como lo

muestra *S. macrophylla*, ya que son capaces de adaptarse a diferentes gradientes climáticos a través de su distribución, por lo que también es factible que exista adaptación local permitiéndole a *S. humilis* responder a ambientes distintos, especialmente en humedad y tipo de suelo.

Las variables que mayormente determinan el nicho ecológico y su distribución potencial hacen referencia a la variación en la temperatura y al extremo más bajo de ella, ya que esta especie, a pesar de presentar una capacidad de soportar una menor precipitación, en comparación con *S. macrophylla*, puede tolerar largos periodos de sequía; sin embargo es sensible a las bajas temperaturas, lo que podría explicar su limitación en la distribución, para México, sobre la vertiente del Pacífico, sin llegar a la zona más norteña del país, donde las temperaturas puede descender drásticamente en épocas de invierno; y también podemos encontrarla en algunas áreas en la vertiente del Golfo.

En este estudio, se pudo observar que las zonas con valores altos de idoneidad para *S. humilis* tomando en cuenta toda su distribución, se focalizan principalmente sobre la pendiente de la costa del Pacífico de una forma discontinua. Observamos que el área más grande con valores altos de idoneidad se encuentran sobre los estados de Colima, Jalisco, Michoacán, Estado de México Morelos y Nayarit. Más al sur también encontramos otro espacio con valores altos de idoneidad entre el estado Oaxaca y Chiapas; y finalmente existen menores áreas en los países de Honduras, Nicaragua y Costa Rica.

Por otra parte, el modelo de distribución potencial, refleja un área mayor de presencia de la especie, no solo para la vertiente del Pacífico, sino que existe un área considerable abarcando toda la parte oeste de la Península de Yucatán, en donde la vegetación y tipo de suelo son más diversos en el estado de Campeche, en comparación de Quintana Roo.

Debido a que existen pocos estudios en este sentido sobre su ecología y evolución, se considera necesario seguir explorando más sobre esta especie, ya que también su madera muestra propiedades de valor comercial, aunque a menor medida que *S. macrophylla*, ya que para *S. humilis*, los estudios con mayor auge han sido sobre tópicos toxicológicos y farmacéuticos (Segura-Correa *et al.* 1993, Angulo-Escalante *et al.* 2009, Rico-Rodríguez *et al.* 2014).

Por otro lado, en términos de su conservación, existen estudios realizados para los sistemas tropicales en México, los cuales realizan una proyección para el año 2050, prediciendo que cerca del 50% de la superficie con vegetación, presentará cambios asociados a un incremento en temperatura y a una disminución de la humedad, favoreciendo modificaciones en la proporción para la superficie correspondiente a bosques perennifolios y caducifolios (Trejo *et al.*, 2016, Lerner 2010, Thuiller *et al.*, 2005). Pero aun cuando aparentemente podemos observar que esta especie es capaz de adaptarse a ciertos cambios ambientales y soportar prolongadas sequias, la mayor amenaza de la especie, es la fragmentación del bosque tropical caducifolio, así como la erosión de suelos, debido al incremento de la población humana donde converge con este tipo de vegetación, siendo el más abundante en la región centro del país.

Descriptorios del nicho ecológico y adaptación de las poblaciones

El modelaje de nicho ecológico, además de ser una herramienta que permite visualizar en la geografía, la distribución potencial de las especies, puede llegar a ser un recurso muy poderoso para sustentar con mayor evidencia la teoría sobre los procesos y factores que determinan la distribución de las especies y la relación con su entorno biótico y abiótico. En este sentido, este estudio, intenta aportar evidencia sobre la relación teórica que se espera entre el modelado de nicho ecológico con el desempeño de las poblaciones de árboles tropicales.

Las predicciones derivadas de la hipótesis formulada, es que a menores distancias al centroide y en regiones con valores altos de idoneidad, habrá un mayor grado de adaptación. En contraste, aquellas poblaciones que se encuentran a mayores distancias al centroide, con valores bajos de idoneidad, mostrarán menor adaptación. Sin embargo, cuando se exploró el efecto sobre los parámetros usados para describir el estado genético de las poblaciones de *S. macrophylla* (riqueza alélica, heterocigosis observada, heterocigosis esperada y coeficiente de fijación), no se encontró ninguna relación significativa con la distancia al centroide o la idoneidad del hábitat. En contraste con evidencia que muestra una asociación positiva entre la diversidad genética con la distancia al centroide o con la idoneidad del hábitat (Holt 2003, Bridle y Vines 2007, Kawecki 2008, Sexton *et al.* 2009,

Paul *et al.* 2011, Meyer-Martínez *et al.* 2013), la falta de correlación registrada en el presente trabajo se puede atribuir en parte, a que el conjunto de poblaciones de donde se obtuvieron los datos genéticos, representan condiciones ambientales marginales. Y por otra parte, a que las poblaciones pueden encontrarse bajo diferentes procesos evolutivos adaptativos locales y por ello no reflejan los patrones encontrados en otros estudios. Además, se sabe que a lo largo de los límites de la distribución, las poblaciones regularmente son dispersas, fragmentadas y propensas a extinguirse localmente (Gaston 2003).

Otro posible factor, por el cual no se encontró una relación entre la diversidad genética con respecto a los descriptores ecológicos, puede atribuirse a la capacidad de mostrar adaptación local; ya que como se ha descrito anteriormente, esta especie a lo largo de su distribución geográfica, es capaz de responder y mantenerse a los diferentes gradientes ambiental (Lamb 1966, Martínez *et al.* 2018, Navarro-Martínez *et al.* 2018). Empíricamente se han reportado resultados mixtos en otros trabajos, sobre la relación que existe entre los descriptores ecológicos y las genéticos en diferentes grupos de especies (Eckert *et al.* 2008, Kawecki 2008, Moeller *et al.* 2011, Lira-Noriega y Manthey 2014).

Por otro lado, no siempre se espera que la variabilidad genética se relacione con la variación geográfica, ya que los procesos demográficos logran relacionarse mejor con condiciones óptimas climáticas la aptitud de las condiciones locales, lo que hace referencia al nicho ecológico fundamental (Hutchinson 1957, 1978, Pulliam 2000, Soberón 2010, Martínez-Meyer *et al.* 2013). Este último concepto, se describe como el conjunto de variables ambientales, bajo las cuales la especie presenta tasas de crecimiento poblacional positiva sin inmigración; pero fuera de esas condiciones, la especie muestra crecimiento demográfico negativo. Es decir, las poblaciones más cercanas al centroide del nicho ecológico fundamental, mostrarían tasas de crecimiento más altas o con un mayor equilibrio, promoviendo el flujo genético, en comparación con aquellas distantes a las condiciones óptimas (VanDerWal *et al.* 2009). Lo hallado en este estudio, es probable que se deban hacer exploraciones más profundas a diferentes escalas, debido a la amplia distribución que presenta *S. macrophylla*, ya que es posible que exista una estructura interna del nicho (Hutchinson 1957), lo que se puede sugerir en el futuro dos cosas: probar

estas hipótesis seccionando las poblaciones de México siendo las más norteñas, otro grupo en Centroamérica y finalmente en Suramérica, con la intención de explorar si existen patrones a diferentes niveles regionales o, poder obtener a partir de otros estudios, los valores de diversidad genética que nos permita cubrir la distribución completa.

Finalmente, a pesar de que en este trabajo no se encontraron relaciones significativas entre los descriptores adaptativos, con las distancias al centroide y la idoneidad del hábitat, se logró confirmar la relación negativa con la diversidad genética y positiva con la estructura genética reportada por Alcalá *et al.* (2014), aun cuando solo se tomo en cuenta un fragmento de su distribución completa.

Descriptores ecológicos y Abundancias (*S. macrophylla* y *S. humilis*)

La teoría del centro geográfico abundante, aun cuando por décadas se consideró un paradigma en la ecología y biogeografía (Rapoport 1982, Lawton 1993, Lesica y Allendorf 1995, Garner *et al.* 2004, Sagarin *et al.* 2006, Borregaard y Rahbek 2010), pocas veces fue comprobado, ya que la variedad de factores involucrados que determinan la distribución geográfica de las poblaciones son muy complejos, como dinámicos (Hoffmann y Blows 1994, Sagarin y Gaines 2002, Sagarin y Gaines 2006, Yañez-Arenas *et al.*, 2012, Martínez-Meyer *et al.* 2013). Ambas especies de árboles evaluadas en este estudio, muestran similitud en su afinidad por ciertos espacios donde su desarrollo es mejor. Por ejemplo; para *S. macrophylla* se ha observado que el tamaño y la abundancia de las poblaciones de esta especie, puede cambiar, en los bosques dependiendo de diversos factores ambientales, encontrando individuos más altos en suelos bien drenados y ricos en materia orgánica, con pH neutros o alcalinos, elevaciones entre 750 msnm (México) y de hasta 1400 m en otros países, las cuales presentan una mayor humedad. Además, se sabe que las perturbaciones provocadas por huracanes o incendios naturales, pueden promover la colonización de nuevos individuos (Gullison *et al.* 1996, Snook 1996 y 1998, Grogan *et al.* 2002, Brown *et al.* 2003, Snook 2003, Vester y Navarro-Martínez 2005, Naranjo *et al.* 2009, Synnott 2009).

En el caso de, *S. humilis*, también muestra gradientes ambientales y un mejor desempeño en sitios con suelos profundos, bien drenados, ricos en materia orgánica, con textura ligera, un

pH ácido y drenaje libre (Beer *et al.* 2003, Navarro *et al.* 2017). Sin embargo, aún cuando existen reportes de estas observaciones sobre mejores características fenotípicas para ciertos ambientes en ambas especies, no siempre se refleja con una mayor abundancia en sus poblaciones.

En ese sentido, los resultados encontrados para este estudio, no mostraron una relación entre los descriptores del nicho ecológico y las abundancias. La falta de asociación probablemente es debida a los gradientes ambientales en los que suelen encontrarse y a que no muestra diferencias en las abundancias entre dichos gradientes, al menos para México, según un estudio reciente de *S. macrophylla* (Navarro-Martínez *et al.* 2018). Para el caso de *S. humilis* es el primer análisis que se realiza en México, en el que se busca una relación directa sobre su abundancia y las diferencias en tipo de hábitat que coloniza y si con ello existen algunas diferencias, en el desempeño de las poblaciones, no solo del individuo; sin embargo, en esta primera aproximación, muestra un comportamiento similar que *S. macrophylla*. Aunado a ello, podemos observar a partir de los mapas con valores continuos diseñados con toda la distribución geográfica, para ambas especies, que las zonas con menor idoneidad de hábitat son mayores, en contraste con aquellas áreas de altos valores de idoneidad (Fig. 4a y Fig. 5a). Por lo que algunos autores afirman, que normalmente las especies, se hallan comúnmente en sitios donde su tasa de crecimiento es negativa (Pulliman 2000, Schurr *et al.* 2012) y que a esta dinámica se le designa fuente-sumidero (Pulliman 1988, 2000, Pagel y Schurr 2012, Scurr *et al.* 2012).

Por otra parte, las áreas que muestran condiciones óptimas de nicho ecológico, generalmente son capaces de aceptar mucho más individuos, que la mayoría de los sitios que ocupan (Brown *et al.* 1996); y los ambientes óptimos de nicho, son respectivamente estrechos, de forma que pocas áreas mantienen las condiciones adecuadas para sostener grandes poblaciones (Brown *et al.* 1996). Por ejemplo; en un estudio reciente crearon una especie artificial para realizar el modelo de nicho ecológico, encontrando que la relación entre la abundancia y los valores de idoneidad de hábitat, dependen de la capacidad de dispersión, ya que cuando ésta, no es tomada en cuenta la relación entre ellas mejora sustancialmente; sin embargo, cuando se integra, la correlación se declina drásticamente (Osorio-Olvera *et al.* 2016). Esto puede deberse a que, se producen más individuos en áreas

altamente adecuadas, y la tasa de migración a sitios menos idóneos es mayor (Holt y Gaines 1992, Hutchinson 2003).

CONCLUSIONES

Para el caso específico de *S. macrophylla*, se obtuvo una correlación significativa entre la diversidad y estructura genética, con el componente geográfico latitudinal, pero no hubo relación significativa, entre la latitud con respecto a la abundancia. Además, no se pudo demostrar la correlación entre los valores de idoneidad del hábitat, ni las distancias al centroide del nicho ecológico, con respecto a la diversidad y estructura genética.

Para ambas especies, las abundancias reportadas en México, no mostraron una relación significativa, con respecto a los valores de los descriptores para su nicho ecológico correspondientemente.

RECOMENDACIONES

Un aspecto relevante de este trabajo para ser explorado en el futuro se desprende del hecho de que ambas especies pueden compartir ciertos espacios en la geografía. Por ahora, solo se podría suponer que también están compartiendo espacio el ambiental. Sin embargo, considerando tanto la dualidad de Hutchinson, como la idea de que el nicho es una característica intrínseca de cada especie, se abre la oportunidad para realizar estudios más detallados, con diferentes tipos de variables a una escala más fina (climáticas, topográficas o de vegetación), que nos permita conocer si entre estas especies existe una similitud de nichos ecológicos. A pesar de encontrar que ambas especies presentan un cierto gradiente de tolerancia a precipitaciones estacionales, sus preferencias en el tipo de vegetación, son distintas. Por lo tanto, estos estudios futuros profundizarían en un aspecto clave de la ecología, que es la evolución del nicho ecológico.

Por otro lado, en términos de conservación, estudios futuros podrían cuantificar o comparar las zonas de mayor idoneidad de hábitat con respecto a los polígonos de áreas naturales protegidas, o incluso con aquellas zonas en donde ambas especies estén presentes, priorizando la conservación de ciertas poblaciones y fortalecer los procesos sobre la toma de decisiones para el manejo de los recursos forestales en dichas superficies. Los estudios podrían generar proyecciones al futuro, ya que los ecosistemas a los que se encuentran asociadas ambas especies presentan una marcada complejidad en estructura, composición y funcionamiento ecológico, siendo mayormente susceptibles a la perturbación y degradación, principalmente a las actividades humanas como la deforestación, fragmentación y la extracción selectiva de especies. Para el caso de los sistemas tropicales en México, se predice que para el 2050, cerca del 50% de la superficie con vegetación presentarán cambios asociados a un incremento en temperatura y a una disminución de la humedad, lo que podría propiciar modificaciones en la proporción para la superficie correspondiente a los bosques tropicales perennifolios y caducifolios.

REFERENCIAS

- Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang T y Curtis- McLane S, 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1(1): 95-111.
- Alcalá RE, Salazar H, Gutiérrez-Granados G. y Snook LK, 2014. Genetic structure and genetic diversity of *Swietenia macrophylla* (Meliaceae): implications for sustainable forest management in México. *Journal of Tropical Forest Science* 26(1): 142–152.
- Alcalá RE, De la Cruz S y Gutiérrez-Granados G, 2015. Genetic structure and genetic diversity of *Swietenia macrophylla* in areas subjected to selective logging in Quintana Roo, México. *Botanical Sciences* 93 (4): 819-828.
- Anderson RP 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.
- Angulo-Escalante MA, Armenta-Reyes E, García-Estrada RS, Carrillo-Fasio JA, Salazar-Villa E, Valdéz-Torres JB. 2009. Extractos de semilla de *Swietenia humilis* Zucccon actividad antifúngica en *Rhizopus stolonifer* (Ehrenb.:Fr.) Vuill. *Revista Mexicana de Fitopatología* 27(2):84-92.
- Barve N, 2008. Tool for Partial-ROC. *Biodiversity Institute, Lawrence, KS.* , ver 1.0.
- Barve N, Barve V, Jiménez-Valverde A, Lira-Noriega A, Maher SP, Peterson TA, Soberón J, Villalobos F, 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222: 1810–1819.
- Bascopé F, Bernardi AL, Lamprecht H, Martínez EP, 1957. El género *Cedrela* en América. Descripción de árboles forestales. N° 2. Instituto Forestal Latino Americano de Investigación y Capacitación. Mérida, Venezuela.
- Beer J, Ibrahim M, Somarriba E, Barrance A, Leakey R, 2003. Establecimiento y manejo de árboles en sistemas agroforestales. In *Árboles de Centroamérica: un manual para extensionistas*. Cordero J, Boshier D, (eds.). s.l., OFI; CATIE. 198-242 p.

Bekessy SA, Allnutt TR, PremoliAC, LaraA, Ennos RA, BurgmanMA, CortesMy Newton AC, 2002. Genetic variation in the vulnerable and endemic Monkey Puzzle tree, detected using RAPDs. *Heredity* 88: 243–249.

Blanco G y Powell W, 2008. Isolation and characterization of microsatellite loci in *Swietenia humilis* (Meliaceae): an endangered tropical hardwood species. *Molecular Ecology* 6: 851-860

Borregaard MK, Rahbek C, 2010. Causality of the relationship between geographic distribution and species abundance. *The Quarterly Review of Biology* 85: 3–25.

Braunisch V, Bollmann K, Graf RF, Hirzel AH, 2008. Living on the edge—Modelling habitat suitability for species at the edge of their fundamental niche. *214*: 153–167.

Bridle JR y TH Vines, 2007. Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? *Trends in Ecology y Evolution* 22:140–147.

Brown JH, 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalists* 124: 255–279.

Brown JH, Stevens GC, Kaufman DM, 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 597–623.

Brown N, Jennings S, Clements T, 2003. The ecology, silviculture and biogeography of mahogany (*Swietenia macrophylla*): A critical review of the evidence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6(1–2): 37–49.

Byrne M, Yeates DK, Joseph L, Kearney M, Bowler J, Williams MAM, Cooper S, Donnellan SC, Keogh JS, Leys R, Melville J, Murphy DJ, Porch N, Wyrnwooll KH, 2008. Birth of a biome: insights into the assembly and maintenance of the Australian arid zone biota. *Molecular Ecology* 17: 4398–4417.

Chalmers KJ, Newton AC, Waugh R, Wilson J & Powell W, 1994. Evaluation of the extent of genetic variation in mahoganies (Meliaceae) using RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* 89(4): 504-508.

Chase JM y Leibold M, 2003. *Ecological niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press, Chicago and London.

Chesson P, 2000. General Theory of Competitive Coexistence in Spatially-Varying Environments. *Theoretical Population Biology* 58: 211- 237.

Colwell RK, Rangel TF, 2009. Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106(2):19644–19650.

Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Steege H, Morgan HD, Van Der Heijden MGA, Pausas JG y Poorter H, 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51(4): 335 – 380.

De Moraes MW y Viveiros CEG, 2012. Does Environmental Suitability Explain the Relative Abundance of the Tailed Tailless Bat, *Anoura caudifer*? *Natureza y Conservação* 10(2):221-227.

Dick CW, Hardy OJ, Jones FA y Petit RJ, 2008. Spatial scales of pollen and seed-mediated gene flow in tropical rain forest trees. *Tropical Plant Biology* 1: 20–33.

Diniz-Filho JAF, Nabout JC, Bini LM, Soares NT, Pires de Campos TM, Jr. Paulo de Marco, Elith J y Leathwick JR, 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 677-697.

Eckert CG, Samis KE y Loughheed SC, 2008. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology* 17:1170–1188.

Elton C., 1927. *Animal Ecology*. New York: Macmillan Publisher Ltd. p. 256.

Engler R y Guisan A, 2009. MigClim: predicting plant distribution and dispersal in a changing climate. *Diversity and Distributions* 15: 590–601.

Fielding HA y Bell FJ, 1997. A Review of Methods for the Assessment of Prediction Errors in Conservation Presence/Absence Models. *Environmental Conservation* 24:38-49.

Garner TWJ, Pearman PB, Angelone S. 2004 Genetic diversity across a vertebrate species' range: a test of the central-peripheral hypothesis. *Molecular Ecology* 13:1047–1053.

Garza-López M, Ortega-Rodríguez JM, Zamudio-Sánchez FJ, López-Toledo JF y Domínguez-Álvarez FA y Sáenz-Romero C, 2016. Calakmul como refugio de *Swietenia Macrophylla* King ante el Cambio Climático. *Botanical Sciences* 94 (1): 43-50.

Gaston KJ, 1990. Patterns in the Geographical Ranges of Species. *Biological Reviews*. 65: 105-129.

Gaston KJ, 2003. The structure and dynamics of geographic ranges. *Oxford University Press, Inc., New York*.

Grinnell J, 1917. Field test of theories concerning distributional control. *American Naturalist* 5: 115 – 128.

Grinnell J, 1924. Geography and Evolution. *Ecology* 5 (3): 225-229.

Gogol-Prokurat M, 2011. Predicting habitat suitability for rare plants at local spatial scales using a species distribution model. *Ecological Applications* 21: (1) 33–47.

Gotelli NJ, Anderson MJ, Arita HT, Chao A, Colwell RK, Connolly SR, Currie DJ, Dunn RR, Graves GR, Green JL, Arvid J, Grytnes Y-HJ, Jetz W, Lyons SK, McCain CM, Magurran AE, Rahbek C, Rangel TFLVB, Soberón J, Webb CO, Willig MR, 2009. Patterns and causes of species richness: a general simulation model for macroecology. *Ecology Letters* 12: 873–886.

Grogan J, Barreto P, Veríssimo A, 2002. Mahogany in the Brazilian Amazon, Belém, Brazil: Imazon.

Guisan A y Thuiller W, 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models, *Ecology Letters* 8: 993–1009.

Guisan A y Zimmermann NE, 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modeling* 135: 147–186.

Gullison R, Panfil S, Strouse J, Hubbel LS, 1996. Ecology and management of mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in the Chimanes Forest, Beni, Bolivia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122 (1): 9–34.

Hengeveld R y HaackJ, 1982. The Distribution of Abundance. I. Measurements. *Journal of Biogeography* 9(4): 303-316.

Higgins SI, Lavorel S y Revilla E, 2003. Estimating plant migration rates under habitat loss and fragmentation. *Oikos* 101:354–366.

Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.

Hijmans RJ, 2012. Cross-validation of species distribution models: removing spatial sorting bias and calibration with a null model. *Ecology*, 93(3), 679–688.

Hirzel HA y Le Lay G, 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology* 45, 1372–1381.

Hof C, Rahbek C y Araújo MB, 2010. Phylogenetic signals in the climatic niches of the world's amphibians. *Ecography*.33: 242–250.

Holdridge LR, Poveda LJ y Jiménez A, 1997. Árboles de Costa Rica. *Tropical Science Center*, San José, Costa Rica Volumen 1: 2da edición

Holt, R. D. 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research*. 5:159–178

Hoffmann AA, Blows MW, 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 223–227.

Holt RD y Gaines MS, 1992. Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches. *Evolutionary Ecology* 6: 433–447.

Hutchinson GE, 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposiaon Quantitative Biology*22, 415–427.

Hutchinson GE,1978. An introduction to population ecology. *Yale University Press*, New Haven, CT. 260 p.

Hutchison DW, 2003. Testing the central/peripheral model: analyses of microsatellite variability in the eastern collared lizard (*Crotaphytus collaris collaris*). *The American Midland Naturalist* 149: 148–162.

Jackson ST y Overpeck JT, 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the Late Quaternary. *Paleobiology* 26: 194–220.

Kawecki TJ, 2008. Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 39:321–342.

Lamb FB, 1966. Mahogany of Tropical America: Its ecology and management. Ann Arbor, MI: University of Michigan.

Lesica P y Allendorf FW, 1995 .When Are Peripheral Populations Valuable for Conservation?. *Conservation Biology* 9, pages 753–760.

Lemes MR, Gribel R, Proctor J y Grattapaglia D, 2003. Population genetic structure of mahogany (*Swietenia macrophylla* King, Meliaceae) across the Brazilian Amazon, based on variation at microsatellite loci: Implications for conservation. *Molecular Ecology* 12: 2875–2883.

Lerner LA, 2010. Efectos del cambio climático sobre la distribución de nopales (Género Opuntia y Nopales (Género opuntia y nopalea: Cactacea en la región central de México. Pag. 10-67.

Lira-Noriega A. y Manthey JD, 2014. Relationship of genetic diversity and niche centrality: a survey and analysis. *Evolution* 4(68): 1082-1093.

Lobo MJ, Jiménez-Valverde A y Real R, 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17 Pages 145–151.

Lomolino MV y Channell R, 1995. Splendid Isolation: Patterns of Geographic Range Collapse in Endangered Mammals. *Journal of Mammalogy* 76: 335–347.

Löwenberg-Neto Peter, 2014. Neotropical Region: a shapefile of Morrone's biogeographical regionalization. *Zootaxa*, 2: 300-300

Lawton JH, 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*. 8:409–413.

MacArthur RH, 1972. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. *Harper y Row*, New York.

Maguire B, Jr. 1973. Niche response structure and the analytical potential of its relationship to the habitat. *The American Naturalist*, 107, 213–246.

Marion G, McInerny GJ, Pagel J, Catteral S, Cook AR, Hartig F y O'Hara RB, 2012. Parameter and uncertainty estimation for process-oriented population and distribution models: data, statistics and the niche. *Journal of Biogeography*, 39: 2225-2239.

Martinez M, Blundell AG, Gullison RE y Grogan, J, 2008. Historic range and current status of big-leaf mahogany, *Swietenia macrophylla*, in South America. *Report for the Center for Applied Biodiversity Science – Conservation International*, Washington, DC, USA.

Martínez-Meyer E, Díaz-Porrás D, Peterson TA, Yáñez-Arenas C, 2013. Ecological niche structure and rangewide abundance patterns of species. *Biology Letters* 9: 637.

Mahalanobis PC, 1936. Mahalanobis distance. *Proceedings National Institute of Science of India* 49(2):234–256.

Moeller DA, Geber MA y Tiffin P, 2011. Population genetics and the evolution of geographic range limits in an annual plant. *The American Naturalist* 178:S44–S61

Morales AN, Mundo MC, Hernández CH, Ibarra E y Snook, LK, 2005. El manejo de la caoba en Quintana Roo, México: Legislación, responsabilidades y apoyo gubernamental. *Recursos Naturales y Ambiente*, 44: 19 – 26.

Nagaraju SK, Gudasalamani R, Barve N, Ghazoul J, Kotiganahalli NG, Shaanker RU, 2013. Do Ecological Niche Model Predictions Reflect the Adaptive Landscape of Species? A Test Using *Myristicamalabarica* Lam., an Endemic Tree in the Western Ghats, PLOS ONE Vol. 8.

Naranjo E, Dirzo R, López-Acosta J, Osten R-VJ, Reuter A, Sosa-Nishisaki O, 2009. Impacto de los factores antropogénicos de afectación directa a las poblaciones silvestres de flora y fauna [Impact of anthropogenic factors directly affecting wild populations of flora and fauna]. In: Dirzo R, González RR, March JI (eds) *Capital Natural de Mexico, Vol II. Estado de Conservación y tendencias de cambio [Natural capital of Mexico, Volume II: State of conservation and trends of change]*, México City, México: CONABIO, pp. 247–276.

Navarro GA, Sagüí NJ, Zamora JC, Vílchez S, Finegan B, 2017. Evaluación de la efectividad de la veda forestal para conservar las poblaciones de tres especies forestales, utilizando el Inventario Nacional Forestal, los registros de planes de manejo de bosque y las estadísticas de reforestación en Nicaragua. *Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE*.

- Navarro-Martínez A, Edward AE, Hernández-Gómez I, Romero-Montero JA y Sánchez-Sánchez O, 2018. Distribution and Abundance of Big-Leaf Mahogany (*Swietenia macrophylla*) on the Yucatán Península, México. *Tropical Conservation Science* 11: 1–17.
- Novick RR, Dick CW, Lemes MR, Navarro C, Caccone A y Bermingham E, 2003. Genetic structure of Mesoamerican populations of big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) inferred from microsatellite analysis. *Molecular Ecology* 12: 2885–2893.
- Osorio-Olvera L, Barve V, Barve N y Soberón J, 2016. Nichetoolbox: From getting biodiversity data to evaluating species distribution model sin a Friendly GUI environment, R package version 0.2.0.0. *Github*.
- Osorio-Olvera L, Falconi M y Soberón J, 2016. Sobre la relación entre idoneidad del hábitat y la abundancia poblacional bajo diferentes escenarios de dispersión. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87:1080–1088.
- Pagel J y Schurr FM, 2012. Forecasting species ranges by statistical estimation of ecological niches and spatial population dynamics. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 293-304
- Paul JR, Sheth SN y Angert AL. 2011. Quantifying the impact of gene flow on phenotype-environment mismatch: a demonstration with the scarlet monkeyflower *Mimulus cardinalis*. *The American Naturalist* 178:S62–S79
- PCC, 2001. Cambio Climático: La base científica, Contribución del Grupo de trabajo I al Tercer informe de evaluación del IPCC. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido y Nueva York, NY, EE.UU.
- Pennington TD y Sarukhan J, 1968. Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México. INIF. México. 413 p.
- Pennington TD y Sarukhán J, 1998. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. México: 2ª. Edición. UNAM, *Fondo de Cultura Económica*. p.p. 300 y 521.
- Peterson AT, Papes M y Soberon J, 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 213: 63–72.

Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson R, Martínez-Meyer, Nakamura EM, 2011. Ecological niches and geographic distributions: monographs in population biology. *Princeton: Princeton University Press*.

Peterson AT y Soberon J, 2012. Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza y Conservação* 10(2):1-6.

Peterson AT, Ortega-Huerta MA, Bartley J, Sanchez-Cordero , Soberón J, Buddemeier RH y Stockwell DR, 2002. Future projections for Mexican faunas Under global climate change scenarios. *Nature*, 416:626-629.

Pulliam HR, 1988. Sources, Sinks, and Population Regulation. *The American Naturalist*, 132: 152-161.

Pulliam HR, 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3: 349-361.

Radosavljevic A y Anderson RP, 2013. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography* 41(4):629-643.

Rangel TF, Diniz-Filho JA, Colwell R, 2007. Species-richness and evolutionary niche dynamics: a spatial pattern-oriented simulation experiment. *American Naturalist* 170: 602–616.

Rapoport EH, 1982. Aerografía: estrategias geográficas de las especies. *Oxford, Reino Unido: Pergamon*.

Reed DH y Frankham R, 2003. Correlation between Fitness and Genetic Diversity. *Conservation Biology* 17(1): 230-237.

Rico-Rodríguez L, Gómez-Flores DE, Ortiz-Butron R, Cano-Europa E, Franco-Colín M, 2014. Evaluación toxicológica y farmacológica del extracto etanólico de las semillas de *Swietenia humilis* Zucc (caobilla) Toxicological and pharmacological evaluation of the ethanolic extract of seeds *Swietenia humilis* Zucc (caobilla). *Revista Mexicana de Ciencias Farmacéuticas* 45(2): 77-83.

Roy K, Goldberg EE, 2007. Origination, extinction, and dispersal: integrative models for understanding present-day diversity gradients. *American Naturalist* 170: S71–S85.

Sagarin RD y Gaines SD, 2002 Geographical abundance distributions of coastal invertebrates: using one-dimensional ranges to test biogeographic hypotheses. *Journal of Biogeography* 29: 985–997.

Sagarin RD y Gains SD, 2002. The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters* 5: 137–147.

Sagarin RD, Gaines SD, Gaylord B, 2006 Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology and Evolution* 21:524–530.

Segura-Correa R, Mata R, Anaya AL, Hernández-Bautista B, Villena R, Soriano-García M, Bye R, Linares E, 1993. Nuevos tetranotriterpenoides de *Swietenia humilis*. *Journal of Natural* 56(9):1567-1574.

Sexton JP, McIntyre PJ, Angert AL y Rice KJ, 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40:415–436.

Schurr FM, Pagel J, Cabral JS, Groeneveld J, Bykova O, O'Hara RB, 2012. How to understand species' niches and range dynamics: a demographic research agenda for biogeography. *Journal of Biogeography*, 39: 2146–2162.

Siqueira T, Bini L, Cianciaruso M, Oliveira F. y Trivinho-Strixino S, 2009. The role of niche measures in explaining the abundance-distribution relationship in tropical lotic chironomids. *Hydrobiologia*, 1–10.

Snook L, 1996. Catastrophic disturbance, logging and the ecology of mahogany (*Swietenia macrophylla* King): Grounds for listing a major tropical timber species in CITES. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122: 35–46.

Snook L, 1998. Sustaining harvests of mahogany from Mexico's Yucatan forests: Past, present and future. In: Primack R, Bray D, Galletti H, Ponciano I (eds) *Timber, tourists and temples: Conservation and community development in the Mayan rainforest of Belize, Guatemala and Mexico*, Washington, DC: Island Press, (Chapter 5, pp. 61–80).

Snook L, 2003. Regeneration, growth and sustainability of mahogany in Mexico's Yucatan forests. In: Lugo, A., Figueroa, J., Alayon, M. (eds) *Big-leaf mahogany ecology, genetics and management*, Berlin, Germany: Springer-Verlag, (Chapter 9, pp. 169–192).

Soberón J y Peterson AT, 2005. Interpretation of model fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1- 10

Soberón J y Miller CP, 2009. Evolución de los nichos ecológicos. *Miscelánea Matemática*, 49, 83-99.

Soberón J, 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography* 33:159–167.

Soberón J, Arroyo-Peña B 2017. Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson. *PLoS ONE* 12(4).

Stigall AL, 2008. Tracking species in space and time: assessing the relationships between paleobiogeography, paleoecology and macroevolution. In: Kelley, P.H., Bambach, R.K. (Eds.), *From Evolution to Geobiology: Research Questions Driving Paleontology at the Start of a New Century*, Paleontological Society Short Course. The Paleontological Society Papers, pp. 227–242.

Synnott T, 2009. La caoba en la península de Yucatán: ecología y regeneración. CBM-México. Serie Conocimientos No. 7, México City, México: CONABIO.

Thuiller W, Albert C, Araújo MB, Berry PM, Cabeza M, Guisan A, Hickler T, Midgley GF, Paterson J, Schurr FM, Sykes MT, Zimmermann NE, 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 137–152.

Thuiller W, Lavorel S y Araújo, 2005. Niche properties and geographical extent as prediction of species sensitivity to climate change. *Global Ecology Biogeography* 14:347-357.

Thuiller W, Cécile HA, Dubuis A, Randin C, Guisan A, 2010. Variation in habitat suitability does not always relate to variation in species' plant functional traits. *Biology Letters* 6: 120–123.

Tilman D, 1982. Resource competition and community structure. *Princeton University Press, Princeton*.

Trejo I, Hernández J y Villers L, 2016. Afectación de las comunidades vegetales de México ante el cambio climático. pp.1-16.

Trujillo-Sierra JE, Delgado-Valerio P, Ramírez-Morillo I, Rebolledo-Camacho V y Pérez-Nasser N, 2013. Genetic variation in Mexican populations of *Swietenia macrophylla* King, a tropical species in recent geographic expansion. *Botanical Sciences* 91 (3): 307-317.

Udvardy MDF, 1969. Dynamic zoogeography. *Van Nostrand Reinhold*, London.

Vandermeer J, 1972. Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:107–132.

VanDerWal J, Shoo L, Johnson C y Williams S, 2009. Abundance and the environmental niche: environmental suitability estimated from niche models predicts the upper limit of local abundance. *The American Naturalist* 174: 282–291.

Westoby M, Leishman M, Lord J, 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 351: 1309-1318.

White GM, Boshier DH y Powell W, 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: An example from *Swietenia humilis* Zuccarini. *PNAS* 99:2038–2042.

Wiens JJ, 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58 (1): 193-197.

Yáñez-Arenas C, Martínez-Meyer E, Mandujano S y Rojas-Soto O, 2012. Modelling geographic patterns of population density of the white-tailed deer in central Mexico by implementing ecological niche theory. *Oikos*, 121:2081–2.

Yu-Huang W, Kuoh-Cheng Y, Bridgman CL y Liang-Kong L, 2008. Habitat suitability modelling to correlate gene flow with landscape connectivity. *Landscape Ecology* 23: 989–1000.