



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE
HIDALGO

PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

Distribución geográfica potencial de *Laelia speciosa* en México:
una evaluación de su estado de conservación

T E S I S

PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (ECOLOGÍA Y
CONSERVACIÓN)

P R E S E N T A

MAYRA FLORES TOLENTINO

DIRECTOR DE TESIS
Doctor en ciencias biológicas.
Leonel A. López-Toledo

CO-DIRECTORA DE TESIS
Doctora en ciencias biológicas
Irene Ávila Díaz

Morelia, Michoacán, México. Marzo 2015



AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante los dos años de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca mixta otorgada para la realización de una estancia en el extranjero.

A la Coordinación Científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, por los recursos económicos otorgados para el desarrollo de esta tesis, a través del proyecto "Estado de conservación actual de *Laelia Speciosa* (Orchidaceae) en México con énfasis en el estado de Michoacán".

Al programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas, Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás d Hidalgo.

Al Programa Integral de Fortalecimiento Institucional (PIFI) por el apoyo económico otorgado para la realización de una estancia al extranjero.

Al Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CRNS), Montpellier, Francia, por permitirme realizar una estancia de investigación durante dos meses.

Al Dr. Héctor Guillen Andrade coordinador general del Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Por la facilidades otorgadas con los diversos trámites durante la maestría.

ÍNDICE

I. RESUMEN GENERAL	1
SUMMARY	2
II. INTRODUCCIÓN GENERAL	3
2.1. Modelado de distribución de especies	4
2.2. Interacciones bióticas	6
2.3. Cambio climático.....	7
2.4. La familia Orchidaceae.....	8
III. ANTECEDENTES	9
IV. JUSTIFICACIÓN.....	11
V. OBJETIVO GENERAL.....	12
VI. CONTENIDO DE LA TESIS	12
CAPÍTULO I: Distribución y conservación de orquídeas epífitas: el caso de <i>Laelia speciosa</i> en México	13
RESUMEN	13
ABSTRACT	14
1. INTRODUCCIÓN.....	15
1.1. Interacciones bióticas en los modelos de distribución.....	18
1.2. Distribución de especies epífitas	19
2. OBJETIVOS.....	22
2.1. General.....	22
2.2. Particulares	22
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
3.1. Especie de estudio	23
3.2. Problemática ambiental de <i>Laelia speciosa</i>	23
3.3. Identificación y preferencia de hospederos	23
3.4. Modelación de la distribución de <i>Laelia speciosa</i>	24
3.4.1. Información de presencia.....	24
3.4.2. Selección de variables ambientales	25
3.4.3. Similitud climática entre <i>Laelia speciosa</i> y sus hospederos	25
3.4.4. Modelado de la distribución geográfica	26
3.4.5. Validación y obtención del modelo	27
3.4.6. Pérdida de hábitat	27
3.4.7. Cambios en el hábitat a futuro.....	27

3.4.8. Áreas naturales protegidas.....	28
4. RESULTADOS	29
4.1. Información de presencia.....	29
4.2. Identificación y preferencia de hospedero.....	29
4.3. Similitud climática entre <i>Laelia speciosa</i> y su principal hospedero	30
4.4. Modelo de distribución.....	32
4.5. Tasas de pérdida de hábitat.....	34
4.6. Cambios en el hábitat a futuro.....	36
4.7. Áreas Naturales Protegidas.....	36
4.8. Estado de conservación de <i>Laelia speciosa</i>	37
5. DISCUSIÓN.....	40
5.1. Preferencia de hospederos.	40
5.2. Modelo de distribución.....	41
5.3. Tasas de pérdida de hábitat.....	44
5.4. Escenarios futuros considerando tasas de pérdida de hábitat	45
5.5. Áreas Naturales Protegidas.....	46
6. CONCLUSIONES.....	47
7. LITERATURA CITADA.....	48
Apéndice 1.....	57
CAPÍTULO II: Distribución de <i>Laelia speciosa</i> bajo escenarios de cambio climático: la importancia de las especies hospederas.....	58
RESUMEN	58
ABSTRACT	59
1. INTRODUCCIÓN.....	60
1.1. Efectos del cambio climático sobre la distribución de las especies	61
1.2. Interacciones bióticas y cambio climático.....	62
1.3. ¿Cómo afectará el cambio climático a las plantas epifitas?	63
1.4. Distribución de especies, cambio climático y predictores bióticos	64
2. OBJETIVOS	66
2.1. General.....	66
2.2. Particulares	66
3. METODOLOGÍA.....	67
4. RESULTADOS	69
4.1. Distribución a 2050 y 2070	69
4.2. Comparaciones entre los modelos actuales y futuros de <i>Laelia speciosa</i>	71

5. DISCUSIÓN.....	77
5.1. Riesgo de extinción, interacciones y movimiento altitudinal.....	78
6. CONCLUSIONES.....	81
7. LITERATURA CITADA.....	82
Apéndice 1.....	89
CAPÍTULO III: Discusión y conclusiones generales.....	93
VII. DISCUSIÓN GENERAL.....	93
7.1. Modelos de distribución potencial de <i>Laelia speciosa</i>	93
7.2. Interacciones bióticas y distribución de especies.....	95
7.3. Estado de conservación de <i>Laelia speciosa</i>	96
VIII. CONCLUSIONES GENERALES.....	98
IX. LITERATURA CITADA.....	99

ÍDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Figura 1. Diagrama BAM tomado de Barve et al. 2011. Representa los tres factores considerados de importancia en la distribución de las especies. Donde G representa el espacio geográfico, A o G_A variables escenopoéticas, B variables bióticas, M área accesible, G_0 área ocupada y G_1 área invadible. Círculos solidos indican presencias y círculos blancos ausencias.	17
Figura 2. Preferencia de <i>Laelia speciosa</i> por árboles hospederos. a) Especies y porcentajes de los individuos de <i>L. speciosa</i> encontrados sobre las diferentes especies hospederas. b) Preferencia de <i>L. speciosa</i> por <i>Quercus deserticola</i>	29
Figura 3. Comparación entre pares de variables utilizadas en los modelos de distribución de <i>Laelia speciosa</i> (barras en color rojo) y <i>Quercus deserticola</i> (barras en color azul. A) Temperatura media del trimestre más cálido, B) Rango de temperatura anual, C) Temperatura media del trimestre más frío, D) Precipitación del mes más seco, E) Estacionalidad de la precipitación y F) Precipitación del trimestre más húmedo.	31
Figura 4. Proyecciones de la distribución de <i>Laelia speciosa</i> , considerando variables climáticas y la presencia de especie hospedera (<i>Quercus deserticola</i>), a) Modelo climático, b) Modelo hospedero continuo, c) modelo hospedero categórico y d) Modelo hospedero estricto.	33
Figura 5. Distribución de <i>Laelia speciosa</i> 1990-2010. En gris se muestra la distribución actual de <i>L. speciosa</i> y en rojo el área que perdió en 20 años.	35
Figura 6. Escenarios de tasas de cambio de la distribución de <i>Laelia speciosa</i> al año 2050 (miles de km^2).	37
Figura 7. Área Natural Protegida donde ha sido corroborada la presencia de <i>Laelia speciosa</i> . El gris corresponde a la distribución actual de <i>L. speciosa</i> y con rojo el área geográfica actualmente protegida dentro de la ANP Barranca de Meztlán.	39

CAPÍTULO II

Figura 1. Distribución de <i>Laelia speciosa</i> en diferentes escenarios de cambio climático para el 2050. A) Modelo climático optimista 2050, B) Modelo climático pesimista 2050, C) Modelo biótico optimista 2050, D) Modelo biótico pesimista 2050.	70
Figura 2. Distribución de <i>Laelia speciosa</i> en diferentes escenarios de cambio climático para el 2070. A) Modelo climático optimista 2070, B) Modelo climático pesimista 2070, C) Modelo biótico optimista 2070 y D) Modelo biótico pesimista 2070. para ambos años al igual que el modelo biótico.	72
Figura 3. Comparaciones entre los modelos actuales y del 2050 de la distribución de <i>Laelia speciosa</i> . En verde se muestra el área que potencialmente la especie ocupará en el 2050 (Ganancias relativas + Permanencias) y en rojo el área que perderá para ese año (Riesgo de extinción). A y B representan los escenarios optimistas, mientras que C y D representan los escenarios pesimistas.	74
Figura 4. Comparaciones entre los modelos actuales y del 2070 de la distribución de <i>Laelia speciosa</i> . En verde se muestra el área que potencialmente la especie ocupará en el 2050 (Ganancias relativas + Permanencias) y en rojo el área que perderá para ese año (Riesgo de	

extinción). A y B representan los escenarios optimistas, mientras que C y D representan los escenarios pesimistas..... 75

Figura 5. Rangos de temperatura mínima, máxima y promedio de la distribución actual de *Laelia speciosa* Los mapas de la izquierda muestran los rangos de temperatura mínima (A), máxima (C) y media anual (E) considerando la distribución predicha por el modelo climático actual. Los mapas de la derecha muestran los rangos de temperatura mínima (B), máxima (D) y media anual (F) considerando la distribución predicha por el modelo biótico actual..... 89

Figura 6. Rangos de temperatura promedio, mínima y máxima de la distribución de *Laelia speciosa* predicha por el escenario optimista-2050. Los mapas de la izquierda muestran los rangos de temperatura mínima (A), máxima (C) y media anual (E) considerando la distribución predicha por el modelo climático optimista-2050. Los mapas de la derecha muestran los rangos de temperatura mínima (B), máxima (D) y media anual (F) considerando la distribución predicha por el modelo biótico optimista-2050..... 90

Figura 7. Rangos de temperatura promedio, mínima y máxima de la distribución de *Laelia speciosa* predicha por el escenario pesimista-2050. Los mapas de la izquierda muestran los rangos de temperatura mínima (A), máxima (C) y media anual (E) considerando la distribución predicha por el modelo climático pesimista-2050. Los mapas de la derecha muestran los rangos de temperatura mínima (B), máxima (D) y media anual (F) considerando la distribución predicha por el modelo biótico pesimista-2050. 91

Figura 8. Rangos de temperatura promedio, mínima y máxima de la distribución de *Laelia speciosa* predicha por el escenario optimista-2070. Los mapas de la izquierda muestran los rangos de temperatura mínima (A), máxima (C) y media anual (E) considerando la distribución predicha por el modelo climático optimista-2070. Los mapas de la derecha muestran los rangos de temperatura mínima (B), máxima (D) y media anual (F) considerando la distribución predicha por el modelo biótico optimista-2070..... 92

ÍDICE DE TABLAS

CAPÍTULO I

Tabla 1. Modo de inclusión de la información de presencia, predictores climáticos y de hospederos a los modelos de distribución de <i>Laelia speciosa</i>	26
Tabla 2. Medidas de rendimiento del modelo aplicado a los modelos climáticos y considerando la interacción con el hospedero. Métodos de evaluación: Área bajo la curva (AUC) se basa en el grupo de datos de evaluación y la prueba binomial que se basa en el número de éxitos por encima del umbral de corte.....	32
Tabla 3. Área ocupada y porcentaje de ocurrencia en México de <i>Laelia speciosa</i> en los diferentes modelos predictivos.	34
Tabla 4. Distribución histórica, actual y futura que ocupa <i>Laelia speciosa</i> en diferentes estados y de todo México (total). La distribución histórica se muestra en km ² y la distribución en los siguientes años (1990, 2010, 2050) en porcentaje. La distribución para el 2050 se obtuvo con la tasa de pérdida de hábitat. En la última columna se muestra la media anual en porcentaje de la pérdida de hábitat del periodo de 1990 al 2010. En la categoría “Otros” se encuentra concentrada el área de 18 estados en los que se distribuye también la especie pero en menor proporción.....	36
Tabla 5. Determinación del estado de conservación de <i>Laelia speciosa</i> , de acuerdo con los criterios de la IUCN y la NOM-059-ECOL-SEMARNAT-2010.....	38
Tabla 6. Variables climáticas obtenidas de Worldclim (www.worldclim.org).....	57

CAPÍTULO II

Tabla 1. Cambios en la distribución de <i>Laelia speciosa</i> comparando modelos futuros a 2050.	69
Tabla 2. Cambios en la distribución de <i>Laelia speciosa</i> en el 2070.....	71
Tabla 3. Comparaciones de los modelos de distribución actual-futura de <i>Laelia speciosa</i> . Ganancias relativas son áreas nuevas de distribución de <i>L. speciosa</i> en el futuro. Permanencias: área actual que permanecerá en el futuro. Riesgo de extinción: indica aquellas áreas en donde actualmente está presente la especie y según las predicciones se perderá en el futuro. Cambio relativo neto obtenido mediante la suma de las ganancias relativas más permanencias menos la distribución actual. Nótese que las cantidades son porcentajes.	73
Tabla 4. Promedios de temperatura mínima, máxima y media anual de la distribución de <i>Laelia speciosa</i>	76

I. RESUMEN GENERAL

La diversidad biológica se ha visto amenazada por diversos factores antropogénicos, tales como la deforestación, el cambio de uso de suelo, la extracción intensiva de algunos productos y el cambio climático. Estos factores han ocasionado la pérdida de hábitat de muchas especies y la extinción de otras. El cambio climático ocasionado por el incremento de gases de efecto invernadero, también ha desestabilizado el funcionamiento de los ecosistemas y ocasionado la pérdida de especies. Debido a la problemática de riesgo a la que se enfrentan las especies, es necesario acelerar el conocimiento de esta diversidad y su distribución. Para esto, se han desarrollado herramientas y nuevas metodologías que son de gran utilidad para conocer los rangos geográficos que ocupan las especies y predecir los cambios en dicha distribución en un periodo de tiempo. Los modelos de distribución de especies son ampliamente utilizados en estudios de evolución, biogeografía, conservación, y cambio climático. Generalmente los modelos de distribución utilizan información de presencia de las especies y de variables climática y pocas veces incluyen información sobre interacciones bióticas. Sin embargo, se sabe que para muchas especies, su distribución puede estar influenciada por dichas interacciones. Para especies epífitas es posible que los hospederos sean un factor importante en definir los límites de su distribución. En este estudio, investigamos la distribución potencial de *Laelia speciosa*, una orquídea endémica en riesgo de México. En especial, identificamos la preferencia de la especie por árboles hospederos y esta información se incluyó en el desarrollo de modelos de distribución. Específicamente el modelo de distribución consideró i) utilizar únicamente variables climáticas y ii) variables climáticas más información de la distribución de los árboles hospederos como una aproximación a una interacción biótica. Además estudiamos el efecto de la pérdida de hábitat y el cambio climático sobre la distribución de la especie. Los resultados indican que *L. speciosa* presenta una preferencia por *Quercus deserticola* (96%), aunque también se presentó en otras cuatro especies arbóreas. La distribución actual de *L. speciosa* en México es de 79,815 km² lo que representa el 4% del total del territorio nacional. Del total de la distribución que ocupa la especie, solo el 0.6% se encuentra protegida. La tasa de pérdida de hábitat que experimentó *L. speciosa* en el periodo 1990-2010 fue de 0.6% por año. Es evidente que la especie enfrenta múltiples amenazas que la han llevado a la pérdida de más del 11% de su distribución en un periodo de 20 años. Además por otra parte, considerando dos escenarios de cambio climático (optimista y pesimista), se encontró que la especie reduciría su hábitat en un 9% y 100% para el 2070 respectivamente. El hábitat climático de la especie se encontrará en altitudes mayores que las actuales (200-400 m). Los resultados sugieren que la especie debe ser considerada en categorías de mayor riesgo, tanto en los lineamientos nacionales como internacionales. Los resultados obtenidos en este estudio deben de ser interpretados con precaución, ya que solamente se considera un indicador de una interacción biótica y es posible que otras interacciones pudieran también ser muy importantes en definir la distribución de la especie. Además debido a que este estudio no considera la extracción de individuos del medio silvestre es posible que se pueda estar subestimando los efectos negativos sobre la especie.

Palabras clave: epífita, hospederos, cambio climático, macroescala.

SUMMARY

Biodiversity is being threatened by different anthropogenic factors, such as deforestation, changes in land use, intensive extraction of some natural products and impacts from climate change. These factors have caused the loss of habitat for many species and the extinction of others. Climate change caused by the increase in greenhouse gases emission has also destabilized the ecosystems functions and caused species loss. Therefore it is essential to accelerate rate of knowledge of this biodiversity and how is distributed. Different authors have developed new tools and methodologies that are useful to explore the geographic ranges occupied by the species and predict changes in their distribution over a period of time. Species distribution models (SDM) are widely used in studies of evolution, biogeography, conservation, and climate change. Usually, distribution models use species occurrence data and climate variables and rarely include information on biotic interactions. However, it is widely known that for many species, their distribution may be influenced by these interactions. For epiphytic species is possible that hosts are an important factor in defining the limits of their distribution. In this study, we investigated the potential geographic distribution of *Laelia speciosa*, and endemic orchid of Mexico, considered at risk of extinction. Particularly, the preference of the species of host trees was identified and this information was included in the development of distribution models. Specifically, the models developed were: i) using only climatic variables and ii) climate variables more information on the distribution of host trees as an approximation to a biotic interaction. The effect of habitat loss and climate change on the distribution of the species was also studied. The results indicate that *L. speciosa* has a preference for *Quercus deserticola*, as 96% of the end were present in this host tree species; although it was found at four other tree species. The current distribution of *L. speciosa* in Mexico is 79,815 km², which represents 4% of the total national territory. Of the total distribution occupied by the species, only 0.6% is under a natural protected area. The rate of habitat loss experienced by *L. speciosa* in the period 1990-2010 was 0.6% per year. Clearly, the species faces multiple threats that have taken it to the loss of more than 11% of their distribution in a period of 20 years. Moreover, taking into account two climate change scenarios (optimistic and pessimistic) it was found that species could reduce the habitat in 9% and 100%, respectively, for 2070. The model predicted that in future climates the habitat of the species will be found 200-400 m above than the current altitude. The results suggest that the species should be considered in higher risk categories, both national and international guidelines. The results obtained in this study should be interpreted with caution because only considered one indicator of biotic interactions and other interactions may also be important in defining the distribution of the species. Also because this study does not consider the extraction of individuals in the wild, so it is heading possibly underestimating the negative effects on the species.

Keywords: epiphyte, host, biotic interactions, climate change, macroecological scales.

II. INTRODUCCIÓN GENERAL

En la actualidad la pérdida de la diversidad biológica ha ido en aumento debido a varios factores (Sala et al. 2000). Las causas más importantes son la deforestación y la fragmentación de los hábitats (Lambin et al. 2001, Velázquez et al. 2002). La degradación ha provocado la alteración de importantes cambios en la composición (SEMARNAT 2005, 2012). En México por ejemplo, las tasas de deforestación en los últimos 20 años, se estiman entre 155 y 775 mil hectáreas por año (Velázquez et al. 2002, FAO 2010, SEMARNAT 2012), entre los tipos de vegetación más afectados por esta causa, han sido los bosques templados, con tasas de deforestación del 1%, seguido de las selvas con el 2% de ha/año (Maser et al. 1995a, SEMARNAT 2012). Aunque en los últimos años este proceso ha disminuido (FAO 2009), es cierto que en algunas localidades aún continúa siendo preocupante (Vester et al. 2007, Ordoñez et al. 2008). La deforestación y la fragmentación no solo provocan la pérdida de los hábitats de innumerables especies, sino que además pueden modificar las condiciones para otras, lo que a largo plazo puede contribuir a la pérdida de la biodiversidad (Lambin et al. 1997, Brooks et al. 2002).

Por otra parte, las actividades antrópicas como la extracción intensiva, desorganizada y sin tecnología apropiada de algunos recursos forestales, también han puesto en grave peligro a diversas especies (CONABIO 1998). La extracción de flora y fauna silvestre, es considerada como el segundo factor con mayor impacto sobre la diversidad biológica, después de la pérdida de hábitat (Dirzo & Raven 2003). En las plantas en particular, esta actividad causa un efecto negativo sobre las poblaciones locales, causando la disminución o la extinción local de algunas poblaciones (Naranjo et al. 2009). Para algunas especies, esta actividad se lleva a cabo de manera incontrolable, especialmente para plantas con importancia económica y cultural. A pesar de que algunas especies tienen una gran capacidad de regeneración, la intensidad de extracción llega a ser muy alta lo que puede limitar su permanencia a largo plazo.

Conociendo la problemática de riesgo que enfrentan varias especies, es necesario realizar estudios que evalúen el estado de conservación de dichas especies, los cuales deben ser útiles en el diseño de políticas de conservación y aprovechamiento, especialmente para aquellas especies amenazadas o en peligro de extinción (López-Toledo et al. 2011). En este caso, los estudios de nicho ecológico y de distribución de especies pueden ser muy útiles (Franklin et al. 2009).

2.1. Modelado de distribución de especies

Existe un gran número de trabajos enfocados a conocer diferentes aspectos, tanto morfológicos como ecológicos de las especies, pero existen pocos enfocados al conocimiento de su rango de distribución o área total que ocupa una especie o un grupo de especies (Villaseñor & Téllez-Valdés 2004). Conocer el rango de distribución de las especies puede ser de gran utilidad para conocer aquellas de distribución restringida y las áreas más importantes que se necesitan proteger (Anderson & Martínez-Meyer 2004, Zimmermann et al. 2010).

En la actualidad se han desarrollado diferentes enfoques que permiten realizar modelos predictivos y así obtener la distribución de las especies. Estas herramientas han surgido de la necesidad de conocer con más detalle su distribución (Nix 1986). La mayoría de los diferentes enfoques para el modelado de la distribución de especies se basan en localidades de presencia obtenidas de colecciones científicas de referencia y variables ambientales. Con base en estas se genera un rango de distribución con las posibles condiciones favorables donde una especie puede potencialmente sobrevivir (Anderson et al. 2003, Villaseñor & Téllez-Valdés 2004).

Los herbarios contienen información muy importante, gracias a esos datos se puede conocer la distribución de varias especies (Sánchez-Cordero et al. 2001) y hacer proyecciones sobre el rango de distribución que pueden ocupar en diferentes periodos de tiempo (Anderson et al. 2003).

Los modelos de distribución de especies pueden ayudar a determinar dónde se encuentran las condiciones ambientales más adecuadas para que una especie prospere, en

función de parámetros documentados en colectas previas. Dichos modelos han demostrado ser útiles en estudios que evalúan patrones de distribución de organismos, como son los análisis biogeográficos, ecológicos o de conservación (Anderson et al. 2003, Elith et al. 2006). Además de que proveen información útil para resolver cuestiones ambientales urgentes (Anderson 2013).

Estos modelos pueden ser aplicados para evaluar la disponibilidad del hábitat y mapear la distribución potencial de las especies (Elith & Leathwick 2009). Con estos modelos se puede identificar el rango de condiciones ambientales, considerado como nicho ecológico de las especies *sensu* Grinnell, en el que estas pueden sobrevivir y reproducirse (Townsend-Peterson et al. 2011). Otras utilidades de los modelos, es su aplicación para predecir los cambios de la distribución de las especies influenciados por factores como la ocurrencia, dispersión y las condiciones asociadas con su nicho (Anderson 2013).

Utilizando datos de ocurrencia de las especies de interés, variables ambientales y mediante el uso de sistemas de información geográfica, se puede modelar el nicho ecológico y proyectarlo en un espacio geográfico que represente la distribución geográfica potencial de una especie (Anderson et al. 2003, Elith & Leathwick 2009). Sin embargo, este proceso estaría modelando únicamente los procesos abióticos de las especies y no toma en cuenta las interacciones bióticas (Meineria et al. 2012).

La distribución de las especies está determinada por la combinación de varias condiciones (Soberón & Peterson 2005); las tres más importantes a considerar se concentran dentro del espacio geográfico (G): 1) el espacio donde se encuentran las condiciones para la sobrevivencia de una especie (nicho fundamental), 2) el ambiente biótico y 3) el espacio accesible para la especie, esta combinación de condiciones permite estimar el nicho y la distribución de las especies (Townsend-Peterson et al. 2011).

Estos algoritmos (MaxEnt, GARP, BIOMOD, entre otros) se aproximan a modelar el rango de condiciones que las especies requieren para su persistencia (Soberon & Nakamura, 2009). Si se consideraran las condiciones favorables que una especie requiere (variables escenopoéticas) y las condiciones bióticas se estaría modelando algo parecido al

nicho realizado (Gaston 2003). El nicho ecológico que ocupa una especie, se define como el conjunto de las condiciones bióticas y abióticas, que los individuos de una especie requieren para sobrevivir. Hutchinson (1957) lo define como el hipervolumen multidimensional donde se encuentran las condiciones favorables para la sobrevivencia de la especie.

Las interacciones desempeñan un papel importante en la determinación de los rangos geográficos que puede ocupar una especie, como es el caso de la facilitación que ocurre entre las epífitas y los árboles soporte (Callaway et al. 2002), en donde los árboles pueden influir fuertemente en la distribución de las epífitas (Callaway et al. 2002, Wisz et al. 2012). Por lo que considerar las interacciones en el modelado de la distribución de este tipo de especies es muy importante (Araújo & Luoto 2007, Heikkinen et al. 2007). Por otro lado, las variables ambientales también juegan un papel importante en la distribución de las especies, algunas de las variables como la temperatura y la precipitación determinan en gran medida los rangos de distribución (Elith & Leathwick 2009). La importancia de considerar las interacciones y las variables ambientales puede ayudar a la obtención de modelos de distribución más certeros (Araújo & Luoto 2007).

2.2. Interacciones bióticas

La distribución de las especies está determinada por un rango de diferentes factores, incluido el clima, el suelo, dispersión de semillas y las interacciones bióticas (MacArthur, 1972). Las interacciones bióticas determinan los patrones de distribución de muchos organismos incluidas las plantas (Giannini et al. 2012).

Se sabe que las interacciones bióticas pueden limitar la distribución de algunas especies. Específicamente, es muy probable que aquellas que dependen de un hospedero, no podrían desarrollarse en la ausencia de éste, aunque las condiciones ambientales fueran las adecuadas (Townsend-Peterson et al. 2011, Meineria et al. 2012).

Considerar las interacciones bióticas en los modelos de distribución de especies (MDE) no es sencillo. Esto se limita aún más por el poco conocimiento de la ecología de las especies (Elith et al. 2010, Wisz et al. 2013). Varios autores han demostrado que el

poder predictivo de los MDE aumentó con la inclusión de estos predictores bióticos (Wisn et al. 2013). Se ha documentado en varios estudios espaciales con resoluciones finas, que las interacciones bióticas tienen un importante impacto sobre la distribución de las especies (Pearson & Dawson 2003, Hakkarainen et al. 2004), mientras que a macro escalas existen pocas evidencias (Heikkinen et al. 2007, Araújo & Luoto 2007).

2.3. Cambio climático

El cambio climático se traduce en el aumento de la temperatura causado por el incremento de las emisiones de gases de efecto invernadero. Este fenómeno es considerado uno de los problemas ecológicos con mayor impacto en los ecosistemas naturales (Pereira et al. 2010, Anderson 2013, Sletvold et al. 2013), además de que interviene en la pérdida y degradación de la riqueza de especies a nivel global y en la alteración de procesos químicos (Wilson 1999).

Los impactos del cambio climático pueden estar afectando directamente a los organismos en diferentes aspectos, por ejemplo, alteraciones en las tasas vitales, debido al aumento en la temperatura y en disponibilidad del agua (Sletvold et al. 2013). El grado de afectación de las especies dependerá en parte en su rango de distribución, si el rango de distribución de una especie es amplio entonces ésta será menos afectado por las fluctuaciones del cambio climático. Sin embargo si su rango de distribución es restringido, entonces es posible que la especie estará expuesta a los cambios en su distribución por las variaciones en el ambiente, y que por lo tanto, las poblaciones de estas especies pueden tender a la extinción (Gaston 1994).

El cambio climático puede afectar a las especies de varias formas: en su fisonomía, en el rango de distribución, moviéndose a mayores altitudes de acuerdo a las condiciones de temperatura que necesiten, cambiar su fenología la cual en muchas especies tiene una relación estrecha con la temperatura (Root et al. 2003). El incremento de la temperatura ha ocasionado que el número de especies en riesgo aumente y las especies experimenten cambios en su estructura y abundancia (Van Herk et al. 2002, Pereira et al. 2010).

Las epífitas representan el componente de la vegetación más sensible al clima en ciertos tipos de bosques (Benzing 1998). El lugar que ocupan dentro de la estructura del estrato arbóreo, representa una desventaja para estas especies y serían las primeras en dar indicios de los efectos del cambio climático en los bosques (Benzing 1998). Medir el efecto del cambio climático de las epífitas requiere información adicional sobre el microclima asociado a estas plantas y el de las plantas hospederas (Hsu et al. 2012).

2.4. La familia *Orchidaceae*

Entre las familias de plantas mejor representadas en el mundo, por su riqueza de especies se encuentra la familia *Orchidaceae* (Dressler 1981) con alrededor de 25000 especies (Dressler 2005). Esta familia, en México comprende alrededor de 1300 especies agrupadas en 157 géneros ocupando el tercer lugar a nivel nacional (Villaseñor 2004, Hagsater et al. 2005). Este grupo de plantas presenta una distribución cosmopolita y su diversidad se encuentra concentrada en los trópicos. La mayoría de estas especies son plantas epífitas, es decir, que necesitan un árbol o arbusto que utilizan como soporte para completar su ciclo de vida. Los hospederos son parte fundamental de las epífitas, ya que el soporte que proveen estos es esencial para la sobrevivencia de las epífitas, además de que su presencia depende completamente de la disponibilidad de los hospederos (Benzing 1998).

La familia *Orchidaceae* es uno de los taxa más vulnerables, a consecuencia de la pérdida de hábitat y a la extracción ilegal (Salazar-Chávez 1996, Chase et al. 2003, Hagsater et al. 2005). Como consecuencia de estas actividades antrópicas, alrededor de 180 especies de orquídeas se enlistan en la Norma de Especies en Riesgo (NOM-ECOL-2010). Dentro de este grupo de especies en riesgo se encuentra varias especies que son de gran importancia cultural y económica, además de que un gran número de este grupo de plantas son endémicas de México.

III. ANTECEDENTES

Laelia speciosa es una planta epífita, que crece sobre encinos, principalmente *Quercus deserticola* y *Quercus laeta*, de bosques caducifolios y abiertos, en altitudes que van desde 1250 a los 2500 msnm. Estas plantas pueden tolerar sequías severas y bajas temperaturas (0 °C). Su distribución se ve restringida a la presencia de sus especies hospederas. Es una especie endémica de México, su distribución se restringe a 10 estados del Centro-Sur de México que son Tamaulipas, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí, Aguascalientes, Jalisco, Guanajuato, Querétaro, Michoacán, Hidalgo y Guerrero (Halbinger & Soto 1997, Soto-Arenas & Solano Gómez 2007).

Laelia speciosa ha sido recolectada y comercializada ampliamente por su valor ornamental y cultural. En Michoacán, durante su época de floración se colecta en varias localidades del municipio de Morelia y los alrededores de Pátzcuaro y se vende informalmente en mercados y en las calles de estas ciudades. Se calcula que al año se extraen cerca de 6000 ejemplares de individuos reproductivos (Ávila & Oyama 2002). En los alrededores de la ciudad de Pátzcuaro, también se colecta para la producción de una pasta, que es utilizada para la elaboración de imágenes religiosas. Estos usos han llevado a *L. speciosa* a serios riesgos de conservación (Halbinger & Soto 1997, Hagsater et al. 2005, Ávila-Díaz 2007). Actualmente es considerada en la NOM-ECOL-2010 como especie sujeta protección especial.

Por la problemática de conservación que enfrenta y por la importancia económica y cultural de *Laelia speciosa* se han realizado diferentes estudios con la finalidad de determinar el estado de conservación y un manejo adecuado de esta especie. En seguida se citan algunos estudios sobre diferentes aspectos ecológicos de *L. speciosa*.

Hernández (1992) y Pérez-Pérez (2003) realizaron estudios demográficos que documentan la problemática de *Laelia speciosa*, ellos reportan que las poblaciones de *L. speciosa* se encuentran amenazadas por la extracción intensiva de los individuos reproductivos, esto impide el crecimiento y mantenimiento de algunas poblaciones locales. Además de que la especie presenta bajo éxito reproductivo por la limitación de la

polinización y por el tiempo que tardan los individuos para llegar a su etapa reproductiva (8-16 años).

Medina en el 2004, realizó un estudio sobre el éxito reproductivo de *Laelia speciosa*, en poblaciones conservadas y perturbadas en Michoacán, encontró diferencias significativas en la producción de frutos, las poblaciones perturbadas presentaron mayor número de frutos pero menor porcentaje de semillas viables, el cual fue similar al de las poblaciones conservadas. Concluye que mayor producción de frutos en sitios perturbados podría limitar el crecimiento y reproducción de la especie en el futuro.

Ávila-Díaz & Oyama 2007, evaluaron la diversidad y estructura genética en nueve poblaciones a lo largo de la distribución de *Laelia speciosa*, para identificar poblaciones que necesitan de mayor protección. Encontraron una diversidad genética alta y poca variabilidad entre poblaciones. Sin embargo encontraron alelos únicos en las poblaciones por lo que sugieren la conservación de toda el área de distribución.

Aguilar-Morales & López-Escamilla (2013) estudiaron la viabilidad de las semillas, mediante la germinación *in vitro* de semillas de *Laelia speciosa* colectadas en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo. Encontraron que las semillas de las cápsulas inmaduras germinaban mientras que las cápsulas maduras no germinaron.

Lemus 2013, realizó un experimento en el que probó diferentes sustratos en los que cultivo 236 segmentos de diferentes tamaños de *Laelia speciosa*, para simular la extracción de individuos de esta especie. Encontró que el sustrato en el que sobrevivió mas del 80% fue el tezontle. Mientras que el promedio de nuevos pseudobulbos fue independiente del sustrato.

IV. JUSTIFICACIÓN

Debido a la actual problemática ambiental que enfrenta muchas especies, se pretende realizar un estudio que sirva de protocolo para contribuir con información ecológica básica. Este protocolo puede ser de gran ayuda para desarrollar modelos de distribución de especies considerando variables climáticas e indicadores de interacciones bióticas. Además también puede contribuir en el desarrollo de estrategias de conservación, aprovechamiento y restauración. En este estudio se utilizó como modelo de estudio a *Laelia speciosa* una especie epífita de orquídea. Este estudio puede servir como modelo para otras especies con estas características.

Debido al hábitat muy restringido de *Laelia speciosa* no se conoce la extensión de su distribución geográfica, así como los factores ambientales que la determinan. Por otra parte, se sabe que la distribución geográfica de una especie epífita como *L. speciosa* puede estar restringida por las interacciones bióticas. Un indicador de estas interacciones bióticas puede ser la disponibilidad de especies de árboles hospederos (Halbinger & Soto 1997). Por esto, se espera que un modelo de distribución basado únicamente en variables ambientales, no refleje de manera efectiva la distribución de la especie. Por lo tanto, en este trabajo se pretende desarrollar un modelo de distribución de *L. speciosa* basado en variables ambientales, pero también en la distribución potencial de sus especies hospederas.

V. OBJETIVO GENERAL

Conocer el estado de conservación de *Laelia speciosa* mediante el estudio de la distribución geográfica potencial en México. Específicamente se desea obtener la distribución actual y futura de la distribución de la especie, mediante el uso de variables climáticas y escenarios futuros de los años 2050 y 2070. Además del clima se desea considerar la distribución de sus especies hospederas en los modelos.

VI. CONTENIDO DE LA TESIS

Esta tesis está estructurada en tres capítulos que consideran los aspectos fundamentales de la investigación. En el Capítulo I se presenta una evaluación del estado de conservación de *L. speciosa* mediante el desarrollo de un protocolo diseñado para especies altamente dependientes de interacciones bióticas. En este capítulo se desarrollaron diferentes modelos de la distribución de la especie, considerando variables climáticas y la distribución de sus especies hospederas. De los modelos resultantes, el que tuvo un mayor valor predictivo (>AUC), fue posteriormente utilizado para un análisis de pérdida de biodiversidad e identificación de áreas protegidas, que cubren la distribución actual de la especie. Considerando los resultados obtenidos, se clasificó la especie de acuerdo con los criterios de la UICN y el sistema de clasificación de la SEMARNAT-2010 para las especies en riesgo. Por otra parte, en el Capítulo II se desarrollaron modelos bajo escenarios de cambio climático para los años 2050 y 2070, con la finalidad de explorar los cambios sobre la distribución de especie en el futuro. Específicamente se utilizaron modelos optimistas y pesimistas de ambos años (2050 y 2070). En este capítulo se comparó la distribución actual y futura para detectar los cambios que probablemente sufrirá la especie en el futuro. Finalmente el Capítulo III representa la discusión general y las conclusiones generales, en donde se englobaron los resultados de los capítulos previamente mencionados.

CAPÍTULO I: Distribución y conservación de orquídeas epífitas: el caso de *Laelia speciosa* en México

RESUMEN

Los modelos de distribución de especies se han desarrollado con la finalidad de acelerar el conocimiento de los rangos geográficos de las especies. La distribución de las especies está limitada por múltiples factores (bióticos y abióticos) que interactúan de manera conjunta. En general en los modelos se utilizan variables climáticas sin considerar información ecológica adicional como las interacciones bióticas. Estas juegan un papel importante en determinar los límites geográficos de muchas especies. En muchos estudios la inclusión de interacciones bióticas ha mejorado el rendimiento de los modelos. El objetivo de este capítulo fue conocer el estado de conservación de *Laelia speciosa*, mediante el uso de modelos de distribución y considerando variables climáticas y la distribución de sus especies hospederas. Para epífitas es posible que los hospederos sean un factor importante. En este estudio investigamos la distribución y el estado de conservación de *Laelia speciosa*, una orquídea endémica en riesgo de México. En especial, modelamos el hábitat climático y como se vería influenciado si se consideran las especies hospederas. Se encontraron seis hospederos, sin embargo la especie presenta una preferencia por *Quercus deserticola* (90% de los individuos establecidos en esta especie). Se desarrollaron modelos climáticos, mas modelos que consideran clima, mas la distribución del hospedero, encontrando que la inclusión del hospedero mejoró la predicción de los modelos. Actualmente *L. speciosa* ocupa el 4% del territorio mexicano, de esta área solo el 0.6% se encuentra dentro de un ANP. De acuerdo con los criterios de la UICN la especie catalogada como VULNERABLE y de acuerdo con los criterios de MER la especie debe reubicarse a la categoría de AMENAZADA. Por esto es necesaria la implementación de estrategias de conservación, aprovechamiento y restauración de la especie en su medio natural.

Palabras clave: epífita, distribución actual, hospederos, categorías de riesgo.

ABSTRACT

In the last decade, species distribution models have been widely used to increase the knowledge of geographic range of species. Distribution of species is limited by multiple factors such as biotic and abiotic. In general, the species distribution models use only climatic variables without considering additional environmental information, such as biotic interactions. These may play an important role in determining the geographical limits of many species. Many studies including biotic interactions have improved the performance of the models. The aim of this chapter was to determine the conservation status of *Laelia speciosa*, using distribution models and considering climatic variables and the distribution of its host species. For epiphytes host trees may be a major factor in determining their distribution. We investigated the distribution and conservation status of *L. speciosa*, an endemic orchid at risk of Mexico. In particular, the climate habitat was modeled and explore whether if this distribution is influenced if the host species is included. Six hosts were found, but the *L. speciosa* showed a preference for *Quercus deserticola* (96% of individuals established in this species). Additionally to the climate model, a set of models including the distribution of the host trees were developed. It was found that the inclusion of the host improved the prediction of models. Currently, *L. speciosa* occupies 4% of Mexico and only 0.6% of this distribution is within a protected area. According to IUCN criteria categorized as *Vulnerable* species and according to the criteria of the Mexican Red List criteria (Method of Risk Evaluation=MRE) *L. speciosa* should be considered as *Threatened*. Thus, the implementation of conservation strategies, use and restoration of the species in its natural environment is urgent.

Keywords: epiphyte, current distribution, host, risk categories.

1. INTRODUCCIÓN

Los factores que determinan la distribución de las especies es una pregunta central en la ecología (Begon et al. 2006). La importancia del clima para explicar la distribución de especies de plantas y animales fue reconocida desde muy tempranamente. Por ejemplo, el clima en combinación con otros factores ambientales han sido muy utilizados para explicar los principales patrones de vegetación alrededor del mundo (Guisan & Zimmermann 2000). El estudio de las relaciones especies-ambiente representa el corazón de la modelación de la distribución geográfica de las especies. Esta modelación está basada generalmente en hipótesis de cómo los factores ambientales controlan la distribución de las especies y las comunidades (Guisan & Zimmermann 2000, Guisan & Thuiller 2005). Con base en esta idea se han desarrollado metodologías para modelar la distribución de las especies que pueda ser visualizado en un espacio geográfico determinado que representen un acercamiento al hábitat de las especies (Brown 1995).

En términos de conservación, uno de los principales intereses en conocer el hábitat de las especies, es estudiar los efectos que actividades antropogénicas tales como la deforestación, el cambio de uso de suelo, entre otros, que están provocando sobre la distribución y el hábitat de las especies. La pérdida de hábitats naturales ha provocado la reducción en el rango de distribución de muchas especies (Brooks et al. 2002), y se calcula que podría conducir a la extinción de varias especies en un futuro no muy lejano (Brooks et al. 1999). El acelerado deterioro de los ecosistemas y la pérdida de especies, ha llevado a la implementación de nuevas metodologías y al desarrollo de software que faciliten la toma de decisiones para la conservación de la diversidad biológica (Phillips & Dudík 2008, Elith et al. 2010, Franklin et al. 2010). Ejemplo de ello son los modelos de nicho ecológico (*sensu* Peterson et al. 2011), distribución de especies (MDE *sensu* Elith et al. 2010) y modelos de disponibilidad de hábitat (*sensu* Franklin 2010).

Estos modelos se emplean para estimar el rango de condiciones climáticas favorables que las especies necesitan para persistir en el tiempo, mediante la extrapolación

de los datos de presencia y/o ausencia en un espacio geográfico y en un tiempo determinado (Franklin 2010, Elith et al. 2010). Estas herramientas computacionales y métodos estadísticos han demostrado ser eficientes para modelar el área de distribución que ocupa una especie (Anderson et al. 2003, Elith et al. 2006). Estos modelos utilizan información sobre las variables bióticas y abióticas que posiblemente intervienen en la distribución (Pearson et al. 2007, Franklin 2010). Los resultados de la modelación dependerán de las variables que se utilicen como predictores, así como de la escala espacial del análisis (Soberón 2007).

En general, los modelos de nicho ecológico generalmente se realizan utilizando principalmente variables ambientales, y se hipotetiza que el resultado de estos modelos se acerca al nicho fundamental de una especie. El nicho fundamental es una subdivisión del nicho, el cual es definido como las condiciones ambientales que la especie requiere para existir (Hutchinson 1957). Esta es una definición de muchas otras que existen sobre el alcance que pudiera tener el nicho (Hutchinson 1957, Soberón 2007, Holt 2009). Una de las definiciones con amplia relevancia en estudios biogeográficos por su importancia que concede a las variables ambientales en la distribución de las especies, es la de Grinnell. “la mínima unidad de distribución espacial a la cual la especie está ligada por su estructura y limitaciones instintivas”. El concepto de Grinnell considera a las variables ambientales (no interactivas o escenopoéticas) en un espacio G, como las condiciones medioambientales que las especies necesitan para sobrevivir y cuya dinámica no se ve afectada por la presencia o ausencia de la especie (Townsend-Peterson et al. 2011). El espacio G es considerada una región del planeta que tiene una extensión y una resolución determinada.

Dentro de este espacio geográfico existe una combinación de factores que determinan la distribución de las especies en un tiempo determinado. Entre los factores más importantes se encuentran las variables escenopoéticas (A), las variables bióticas (B) y el área accesible para la especie (M). Estas tres variables se ilustran en el diagrama BAM propuesto por Soberón & Peterson en el 2005 (Figura 1). La región geográfica llamada A representa las condiciones ambientales que permiten a la especie sobrevivir y reproducirse, esta área se conoce como distribución potencial o nicho potencial (Peterson et al. 2012). La

región denotada con la letra B representa la relación que la especie sostiene con otras especies, en esta área hay presencia e influencia de competidores, depredadores y mutualistas. Finalmente la región M representa el área accesible de la especie que ha explorado desde su aparición. La interacción de estos tres factores delimita el área actualmente ocupada por la especie (G_0) y el área que puede estar accesible para ser colonizada (G_1).

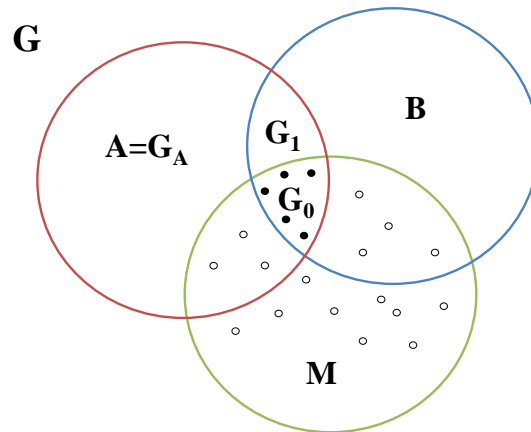


Figura 1. Diagrama BAM tomado de Barve et al. 2011. Representa los tres factores considerados de importancia en la distribución de las especies. Donde G representa el espacio geográfico, A o G_A variables escenopoéticas, B variables bióticas, M área accesible, G_0 área ocupada y G_1 área invadible. Círculos solidos indican presencias y círculos blancos ausencias.

Con el propósito de modelar el nicho de las especies se han desarrollado diferentes algoritmos como Bioclim, DOMAIN, GARP, GLM, GAM, MaxEnt, etc. Estos algoritmos buscan asociaciones entre los puntos de ocurrencia y los datos ambientales para identificar el rango de condiciones favorables que una especie requiere, estas condiciones son proyectadas en un espacio geográfico. En la actualidad existen mas de 15 algoritmos que se utilizan en estudios de distribución de especies (Soberón & Peterson 2005, Soberón & Nakamura 2009).

Uno de los algoritmos mas utilizados en macroecología es MaxEnt (Joppa et al 2013). MaxEnt se emplea para determinar la distribución de especies en estudios de conservación, biogeografía, ecología evolutiva, especies invasoras y cambio climático (Elith et al. 2011). MaxEnt modela la distribución de las especies mediante la asociación de las condiciones ambientales en los sitios de colecta. Específicamente MaxEnt relaciona las condiciones ambientales con la presencia de las especies para estimar las condiciones

ambientales adecuadas para la especie. Este modelo produce un mapa de probabilidades de distribución de 0 a 1, indicando total ausencia y presencia, respectivamente (Phillips et al. 2006).

1.1. Interacciones bióticas en los modelos de distribución

Se ha reconocido que la distribución de las especies depende de múltiples factores que interactúan de manera conjunta. Estos factores incluyen condiciones ambientales, interacciones bióticas con otras especies de la comunidad, así como la capacidad de dispersión de la especie, las perturbaciones en su entorno, su historia biogeográfica y su capacidad evolutiva (Guisan & Zimmermann 2000, Soberón & Peterson 2005).

En la mayoría de los estudios de distribución de especies se utilizan solo factores abióticos, sin considerar información ecológica adicional como las interacciones bióticas (Godsoe & Harmon 2012). Las interacciones bióticas juegan un papel importante en el establecimiento de los límites de la distribución de las especies (Case et al. 2005, Soberón 2007). Contar con información sobre el funcionamiento de las interacciones bióticas intra o interespecificas más importantes nos pueden ayudar a predecir mejor el nicho que una especie ocupa.

Las interacciones bióticas, tales como la depredación, la competencia, el mutualismo y la facilitación entre otras, afectan los patrones de distribución de las especies a través de varios mecanismos (Bascompte 2009, van Dam 2009). El grado de influencia de las interacciones sobre la distribución de una especie va a depender del tipo y de la intensidad de la interacción. Por esto, es indispensable el conocimiento sobre la ecología de la especie de estudio, para poder integrar los predictores abióticos y bióticos adecuados (Giannini et al. 2013, Wisz et al. 2013).

Varios estudios que han integrado interacciones bióticas como predictores de la distribución de especies han obtenido resultados positivos (Araújo & Luoto 2007, Giannini et al. 2013). Por ejemplo, Araújo & Luoto (2007) encontraron que incluir interacciones bióticas a los modelos de distribución mejora la calidad y la predicción de los modelos a

una escala macroecológica. Específicamente, encontraron que para el caso de la mariposa *Parnassius mnemosyne*, las interacciones bióticas son muy importantes y que al incluir la presencia de especies de plantas utilizadas por esta mariposa en el proceso de metamorfosis, mejora la predicción del modelo y aumenta su distribución. Por lo tanto, estos autores concluyen que dependiendo de la especie de estudio, las interacciones pueden ser importantes a escala macroecológica.

Recientemente se han incorporado algunas interacciones bióticas a los modelos de distribución de especies, como polinización, parasitismo, mutualismo y competencia, lo que en algunos casos mejora las distribuciones (Heikkinen et al. 2007, Meier et al. 2010b, Giannini et al. 2013). Sin embargo, esta inclusión implica el conocimiento de información adicional de la especie de estudio y muchas interacciones pueden ser difíciles de incluir en los modelos, por lo que esta inclusión aún representa un importante desafío (Araújo & Luoto 2007, Heikkinen et al. 2007). Por ejemplo, en muchas ocasiones no se conoce lo suficiente la dinámica de estas interacciones y se tiene que asumir que son constantes en el espacio y el tiempo (Wisz et al. 2013).

A pesar de que en varios estudios se ha comprobado la influencia de las interacciones bióticas sobre la distribución de algunas especies (Davis et al. 1998, Araújo y Luoto 2007, Engler & Guisan 2009, Gilman et al. 2010, Pellissier et al. 2012, Giannini et al. 2013), existen otros en los que no se ha detectado esta influencia (Bullock et al. 2000, Götzenberger et al. 2012). Éstos estudios sugieren modelar las interacciones bióticas a escalas locales para obtener evidencia de estos predictores sobre la distribución de las especies, debido a que se cree que al aumentar la escala, la evidencia de las interacciones es menos evidente (Willis & Whittaker 2002, Pearson & Dawson 2003, Pearson et al. 2004, Soberón 2007, Jablonski 2008).

1.2. Distribución de especies epífitas

Las plantas epífitas constituyen el 10% del total de las plantas vasculares de la flora del planeta (Kress 1986). Estas forman parte importante de la estructura de bosques tanto templados como tropicales. El microclima compuesto por condiciones ambientales peculiares, la arquitectura del hospedero (forofito) y la estructura del dosel, pueden

determinar de manera significativa la presencia o ausencia de algunas especies epífitas (Parker 1995). Además, el rango geográfico que las epífitas cubren, está fuertemente influenciado por la presencia y abundancia del hospedero (Callaway et al. 2002), ya que la disponibilidad del hospedero puede restringir su colonización (Hietz & Briones 1998). Las epífitas se benefician sustancialmente de las especies hospederas, ya que proveen un sustrato adecuado, brindan soporte y les permiten completar su ciclo de vida (Zotz 2005, Zotz & Bader 2009). En general la relación se podría definir como comensalista ó de facilitación en la que una población (epífitas) se beneficia y la otra no es afectada o beneficiada (hospederos: Begon et al. 2006, Callaway 2001, Vandermeer & Goldberg 2013). Ya que el principal papel del hospedero pareciera simplemente proveer un sustrato, se esperaría que la comunidad de epífitas de un sitio fuera altamente generalista. Sin embargo, muchos estudios correlativos han demostrado que las epífitas difieren en abundancia entre sus potenciales especies hospederas y que muchas características del hospedero tales como disponibilidad de luz en el dosel, rugosidad de la corteza, densidad de su follaje, inclinación, diámetro y resistencia de sus ramas, se correlacionan con la presencia y/o abundancia de las epífitas (Callaway 2001, Zotz & Andrade 2002), así como también los síndromes de polinización, mecanismos de dispersión (Engwald et al. 2000) y humedad del microhábitat entre otras (Zotz & Andrade 2002).

Además de las interacciones con el hospedero pueden existir otras interacciones bióticas que también pueden estar determinando dicha distribución. Por ejemplo, la mayoría de las orquídeas dependen de micorrizas para su germinación y por lo tanto pueden limitar su presencia (Rasmussen 1995, Zettler et al. 2003, Hågsater et al. 2005). La simbiosis de las plantas con las micorrizas se da principalmente para el intercambio de nutrientes (Smith & Read 2008). En el caso de las orquídeas esta simbiosis es obligada, por el tamaño de las semillas, que al ser diminutas carecen de reservas importantes, por lo que necesitan de la colonización de hongos para la germinación y crecimiento (Rasmussen 1995). Se ha encontrado que las micorrizas tienen una asociación filogenética con las plantas epífitas, la cual puede deberse a las condiciones adversas en las que habitan (Martos et al. 2012).

La finalidad de este estudio es estimar la distribución y estado de conservación en México de *Laelia speciosa* una orquídea epífita, endémica de México y ampliamente colectada por su particular belleza. Para tener la mejor estimación de la distribución de la especie en este capítulo se analiza la influencia de las especies hospederas sobre la distribución de *L. speciosa*. Esta especie está considerada en riesgo en parte por su alto valor ornamental y cultural, lo que produce una recolecta de plantas silvestres de grandes magnitudes, lo que amenaza su estado de conservación y persistencia a futuro (Halbinger 1993, Soto-Arenas 1996, Ávila-Díaz & Oyama 2007). Al igual que muchas otras especies, también es posible que *L. speciosa* presente reducciones en su rango de distribución debido a las altas tasas de deforestación de su hábitat, ya que los bosques de encino en los que habita representan uno de los tipos de vegetación con mayor impacto por la deforestación y el cambio de uso de suelo (Rzedowski 1978, Challenger 1998, INEGI 2001, Bocco et al. 2001).

Se espera que existirá una alta afinidad de *Laelia speciosa* por algunas especies hospederas, por las condiciones microambientales que requiere la especie como la humedad y la asociación con micorrizas para su germinación. Además, también se espera que las condiciones climáticas actuales de la distribución de las especies hospederas, incluirá aquellas de *L. speciosa*. Por lo tanto, es esperable que los modelos de distribución a escalas macroecológicas que consideren información de la presencia de las especies hospederas de *L. speciosa* tendrán mejor predicción que aquellos modelos que únicamente consideren condiciones climáticas, por la relación estrecha que pudiera sostener con especies específicas de hospederos y las condiciones ambientales que estas le brinden. Con base en el modelo mejor predicho en este capítulo, se estimará la distribución de *L. speciosa* así como su estado de conservación en México. Mediante este estudio se pretende generar información que permita tomar decisiones encaminadas a la conservación y el aprovechamiento de esta especie.

2. OBJETIVOS

2.1. General

Conocer el estado de conservación de *Laelia speciosa*, mediante el estudio de su distribución conocida en México, considerando condiciones climáticas y la distribución de sus especies hospederas.

2.2. Particulares

- Explorar la importancia de los árboles hospederos en la distribución de *Laelia speciosa* mediante el uso de modelos de distribución que consideran variables ambientales, así como la distribución de dichas especies hospederas.

- Evaluar el estado de conservación, con base en un estudio de pérdida de hábitat y la protección de la especie en áreas naturales protegidas de México.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Especie de estudio

Laelia speciosa (Orchidaceae) es una planta epífita raramente litófito. Se ha reportado su presencia en los estados de Durango, Zacatecas, Aguascalientes, Jalisco, Guanajuato, Michoacán, Querétaro, Hidalgo, San Luis Potosí y Tamaulipas (Hágsater et al. 2005). *L. speciosa* que forma grupos compactos individuales, de 12-40 cm de alto sin considerar la inflorescencia. Presenta pseudobulbos subglobosos a ovoides, ligeramente comprimidos, de 3-6 cm alto, 1.5-4 cm de ancho, 1.5 a 3.1 cm de espesor. Hojas 1-2, elíptica-lanceoladas, agudas, coriácea, ligeramente carnosas, color verde, a veces teñido de rojo púrpura, de 7.5-16 cm largo y 2-3.5 cm de ancho. La Inflorescencia es un racimo de 15-25 cm de largo con 2 a 4 flores. Flores muy grandes de 10-16 cm de diámetro, de color rosa o lila. Su fruto es una cápsula elipsoide, con 3 costillas muy prominentes y 3 crestas altas y bien definidas, de 4-5.1 cm de largo y 2.5-3.1 cm de ancho. Como especies hospederas de *L. speciosa* se reportan a *Quercus deserticola* y *Quercus laeta* (Halbinger & Soto 1997, Hernández-Apolinar 1992, Pérez-Pérez 2003).

3.2. Problemática ambiental de Laelia speciosa

Laelia speciosa ha sido colectada ampliamente por su valor ornamental y cultural, especialmente en los estados del Centro-Sur de México. Específicamente en varias localidades de la Meseta Tarasca en Michoacán, esta especie es colectada durante su época de floración, para su posterior venta. En los alrededores de la ciudad de Pátzcuaro y Morelia, además de la venta de ejemplares vivos, se recolecta para la producción de pasta de caña, que es utilizada para la elaboración de imágenes religiosas. Estos usos han llevado a *L. speciosa* a serios problemas de conservación (Ávila-Díaz & Oyama 2007).

3.3. Identificación y preferencia de hospederos

Para investigar la importancia de las interacciones bióticas en los modelos de distribución de plantas epífitas, se utilizó el caso de *Laelia speciosa* y las especies de árboles en las que puede hospedarse. Para esto se utilizaron los árboles hospederos como un indicador de

interacciones bióticas tales como comensalismo o facilitación. Para esto se exploró la especificidad que la especie tiene por los árboles en lo que puede hospedarse. Específicamente, para conocer la preferencia de *L. speciosa* por una especie hospedera de árbol, se muestrearon diez localidades dentro de su rango de distribución: cinco sitios en Michoacán, dos en Jalisco, dos en Hidalgo y uno en Guanajuato. Esto cubre de manera importante las localidades en las que la especie ha sido reportada. En cada sitio de estudio se trazó un cuadrante de 20 x 20 m al azar. En cada cuadrante se contaron y se enumeraron todos árboles (y/o arbustos) con un diámetro a la altura al pecho (DAP) >1 cm. De cada individuo se registró la especie y la presencia-ausencia de *L. speciosa*. Para todos los árboles/arbustos no identificados, se colectaron ejemplares de herbario para su posterior identificación taxonómica. Las identificaciones de árboles del género *Quercus* fueron identificados por la Dra. Susana Valencia de la Facultad de Ciencias de la UNAM. De los árboles registrados con presencia de *L. speciosa* se contó el número de individuos de esta especie por árbol o arbusto. Con esta información se obtuvo el porcentaje de individuos de *L. speciosa* por cada especie hospedera y el porcentaje de árboles con presencia de *L. speciosa*.

3.4. Modelación de la distribución de *Laelia speciosa*

3.4.1. Información de presencia

La información de las localidades de presencia de *Laelia speciosa* y sus especies hospederas se obtuvo de la revisión de los ejemplares botánicos en siete herbarios nacionales: el Herbario de la Asociación Mexicana de Orquideología (AMO), el Herbario Nacional (MEXU), el Herbario del Instituto Politécnico Nacional (ENCB), el Herbario del Instituto de Ecología-Pátzcuaro (IEB-Pátzcuaro), Herbario de la Universidad de Guadalajara (IBUG), Herbario del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Durango (CIIDIR-Durango) y el Herbario de la Facultad de Biología de la UMSNH (EBUM). Con la información obtenida se construyeron las bases de datos para *Laelia speciosa* y para las especies hospederas. Posteriormente se llevó a cabo una depuración cuidadosa de los datos, verificando que la información de cada ejemplar fuera correcta. Se eliminaron los registros con información incompleta, en

particular aquellos registros de los cuales no se contaba con datos de la localidad o coordenadas geográficas.

3.4.2. Selección de variables ambientales

De las 19 variables climáticas disponibles en Worldclim (www.worldclim.org; Apéndice 1) se seleccionaron aquellas que contribuyeran a explicar la distribución y que no presentaran multicolinealidad entre ellas y con esto reducir información redundante. Para esto se utilizaron dos criterios: i) variables con un valor de importancia mayor al 1% en un primer modelo preliminar de distribución. Estos valores de importancia se obtuvieron con base en un primer análisis de Jackknife en MaxEnt (Phillips et al. 2006) y ii) un análisis de correlación entre pares de variables. De los pares de variables con una correlación >0.80 se eliminó la que menor contribución tuviera a explicar la distribución de la especie (Elith et al. 2006). Para obtener la correlación entre pares de variables se aplicó una prueba de correlación utilizando el programa ENMTools ver. 1.3 (Warren et al. 2010). Este mismo procedimiento se realizó para seleccionar las variables de las especies de árboles hospederos. Las variables climáticas, fueron obtenidas directamente de la página de Worldclim. Cada variable es una capa generada mediante la interpolación de datos climáticos medidos mensualmente por las estaciones meteorológicas, con una resolución de 1 km^2 y se derivan principalmente de la temperatura y precipitación durante el periodo 1950-2000 (Hijmans et al. 2005).

3.4.3. Similitud climática entre *Laelia speciosa* y sus hospederos

Para conocer si el hábitat climático de *Laelia speciosa* está contenido en el de los hospederos, se obtuvieron los valores de las variables de cada sitio de colecta para *L. speciosa* y los hospederos. Esto se hizo para las variables que contribuyeran en mayor proporción a explicar la varianza en el modelo de distribución y que fueran similares entre *L. speciosa* y sus hospederos. Estos se compararon a través de un análisis de varianza, previa exploración de la normalidad y homogeneidad de varianzas. Estos análisis se realizaron en el programa estadístico R ver. 2.12.2 (R Development Core Team, 2012).

3.4.4. Modelado de la distribución geográfica

Para modelar la distribución de *Laelia speciosa*, se utilizó el programa MaxEnt. Los modelos fueron generados con la configuración predeterminada de MaxEnt (Phillips & Dudík 2008) y se corrieron utilizando el total de los datos de presencia. Se configuró el programa para que tomara el 75% de los datos para correr el modelo y el 25% para validarlo.

Para evaluar la importancia del hospedero en el modelo de distribución de *Laelia speciosa*, se exploraron diferentes maneras de incluirlo en la modelación. Se generaron cuatro modelos distintos para *L. speciosa* (Tabla 1).

- i) Modelo Climático: en este solo se utilizaron las variables climáticas no autocorrelacionadas y con una importancia >1%.
- ii) Modelo hospedero continuo: considera las mismas variables climáticas del anterior mas la probabilidad continua de presencia de la especie hospedera (obtenida previamente de un modelo de distribución).
- iii) Modelo hospedero categórico: considera las mismas variables climáticas, pero incluye la presencia del hospedero como una capa binaria (0 y 1), obtenida también a partir de su probabilidad de presencia.
- iv) Modelo hospedero estricto: considera las mismas variables climáticas, mas las localidades de presencia del hospedero como una capa en la modelación en MaxEnt.

Tabla 1. Modo de inclusión de la información de presencia, predictores climáticos y de hospederos a los modelos de distribución de *Laelia speciosa*.

	Climático	Modelo continuo	Modelo categórico	Modelo estricto
Datos de presencia	X	X	X	X
Variables climáticas	X	X	X	X
Hospederos	Sin	Probabilidad de presencia	Presencia-ausencia	Datos puntuales de presencia

Las salidas probabilísticas de MaxEnt se transformaron en predicciones binarias de 0 y 1, considerando el umbral de corte que maximiza la sensibilidad y la especificidad. Este criterio ha demostrado ser eficiente ya que produce predicciones con más precisión (Jiménez-Valverde & Lobo 2007).

3.4.5. Validación y obtención del modelo

Para validar los diferentes modelos producidos y seleccionar el mejor (Tabla 2), se utilizaron dos métodos: i) la curva de funcionamiento del receptor (ROC), utilizando el área bajo la curva ROC (AUC) como una medida descriptiva (Barve 2008, Girardello et al, 2009) y una prueba binomial para determinar si el modelo producido es mejor que el azar (Villaseñor et al. 2013).

El modelo que mejor predijo la distribución geográfica potencial de *Laelia speciosa* se sobrepuso en el el mapa de las regiones biogeográficas en las que ha sido corroborada la distribución de la especie (Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Eje Neovolcánico y Altiplano Sur) y se cortó con la función “clip” en ArcGIS 9.3 (ESRI 2009).

3.4.6. Pérdida de hábitat

Para analizar la pérdida de hábitat de *Laelia speciosa*, se utilizaron los mapas de uso de suelo de 1990 (Serie III) y 2010 (Serie IV) del Instituto Nacional de Geografía e Informática (INEGI 1994, 2012). Específicamente se seleccionarán aquellas áreas que representan alguna cobertura forestal (Bosque de encino, Bosque de coníferas, Bosque mesófilo, Selva perennifolia, Selva caducifolia, Selva subcaducifolia y Matorral xerófilo).

La cobertura forestal de vegetación dentro de cada estado que comprende la distribución, se calculó para cada uno de los años. Las tasas de pérdida de hábitat se estimaron con base en la tasas de deforestación (FAO 2010).

$$TPH = [1 - (1 - (CF_1 - CF_2 / CF_1))^{1/t}] 100 \quad \text{Fórmula 1}$$

En donde TPH es la tasa de pérdida de hábitat (% de pérdida de cobertura forestal/año), CF_1 y CF_2 son las coberturas forestales iniciales y finales respectivamente y t es el intervalo de tiempo en años.

3.4.7. Cambios en el hábitat a futuro

Para conocer las potenciales pérdidas/ganancias de hábitat de *Laelia speciosa*, se predijo el cambio que experimentará la cobertura forestal hasta el año 2050. Esta proyección se realizó considerando las tasas de pérdida de hábitat 1990-2010. La fórmula utilizada para calcular la tasa anual de cambio de la cobertura forestal (TCF) fue la siguiente:

$$TCF = (FC_2/FC_1)^{(1/t)} \quad \text{Fórmula 2}$$

Donde FC_1 y FC_2 son la cobertura forestal inicial y final del periodo de 1990-2010. Se calculó el cambio de cobertura forestal para el área de distribución total que ocupa *Laelia speciosa*, y para los estados con mayor y menor área ocupada (Otros) que incluye otros estados. Finalmente se proyectó el cambio de la cobertura forestal para cada año a partir del 2010 hasta el 2050 con la siguiente fórmula:

$$FC_t = FC_{2010} TCF^t \quad \text{Fórmula 3}$$

Donde FC_t es la cobertura forestal a un cierto tiempo, FC_{2010} es la cobertura forestal en el 2010, TCF es la tasa de cambio anual forestal (fórmula 2) y t es el tiempo.

3.4.8. Áreas naturales protegidas

Para estimar el grado de protección de *Laelia speciosa*, se traslapó el mapa de distribución potencial con el mapa de las áreas naturales protegidas de México (CONANP 2010). Se consideraron solo aquellas Áreas Naturales Protegidas en donde la presencia de la especie ha sido confirmada por colectas recientes o listados florísticos de los planes de manejo.

4. RESULTADOS

4.1. Información de presencia

Se contó con un total de 96 registros para *Laelia speciosa* y 226 para *Quercus deserticola* quien resultó ser la especie hospedera mas importante. Se encontró que *L. speciosa* puede distribuirse desde Durango hasta Oaxaca, su presencia se registra en 12 estados. En el caso de su hospedero *Q. deserticola* su distribución es mas amplia, se encontraron registros para 17 estados, esta especie se distribuye desde Sinaloa hasta Oaxaca.

4.2. Identificación y preferencia de hospedero

Se encontró que *Laelia speciosa* puede estar presente en seis especies diferentes de árboles hospederos que correspondieron a cuatro especies de *Quercus*, una especie de *Opuntia* sp (Cactaceae) e *Ipomea mucronoides* (Figura 2a). De estas especies, el 96% de los individuos de *L. speciosa* se encontraron hospedados en *Quercus deserticola*, mientras que el 90% de los individuos de esta especie presentaron al menos un individuo de *L. speciosa* (Figura 2b). Por lo que para los análisis de este estudio fue considerado únicamente a *Q. deserticola*.

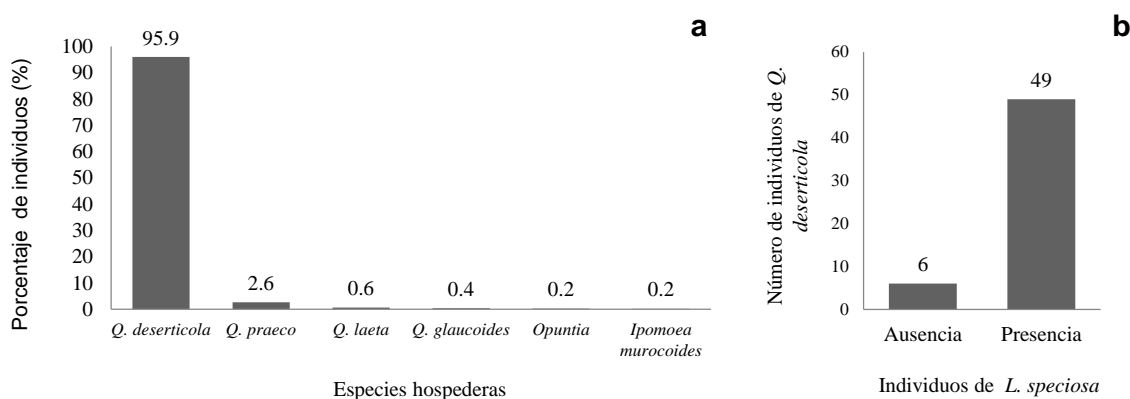


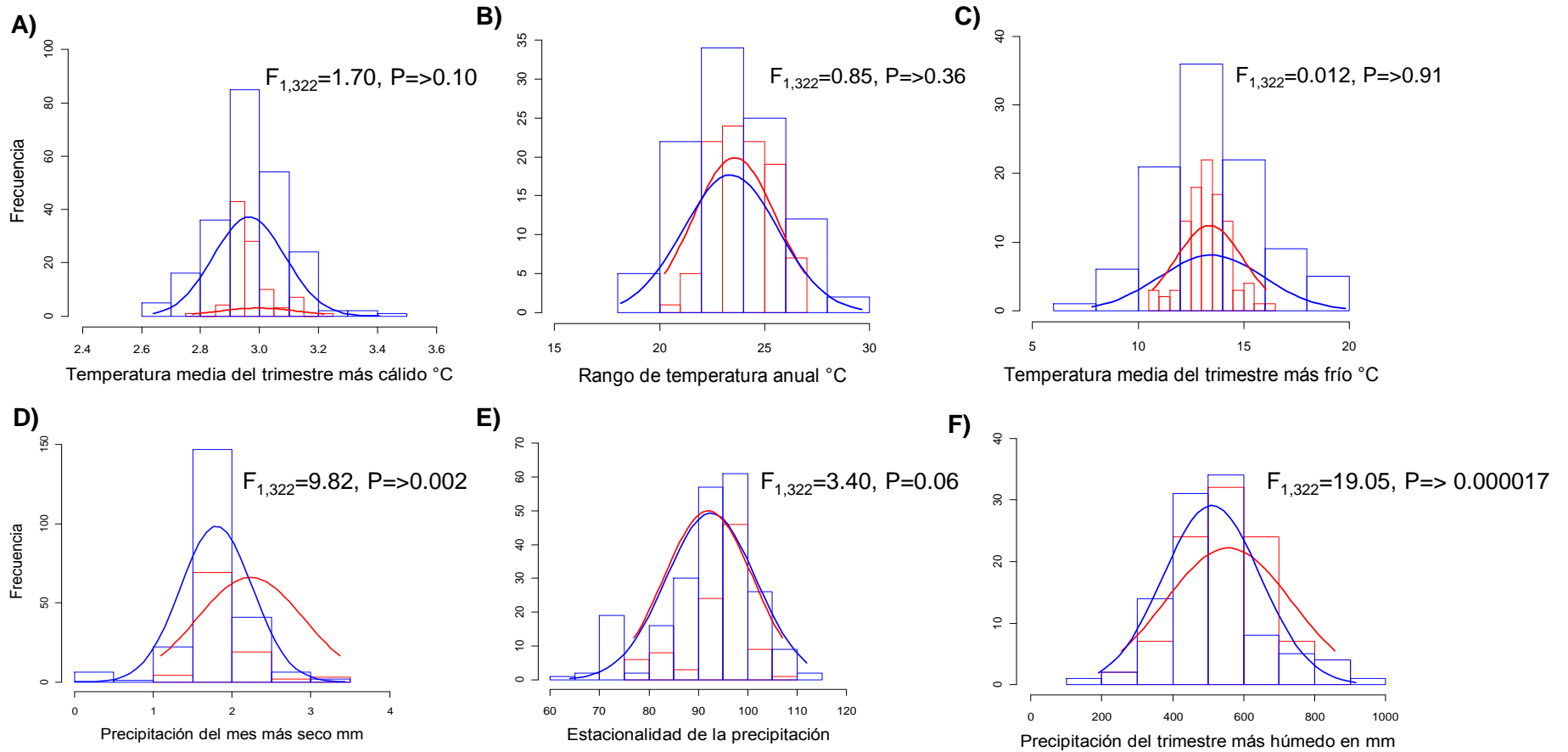
Figura 2. Preferencia de *Laelia speciosa* por árboles hospederos. a) Especies y porcentajes de los individuos de *L. speciosa* encontrados sobre las diferentes especies hospederas. b) Preferencia de *L. speciosa* por *Quercus deserticola*.

4.3. Similitud climática entre *Laelia speciosa* y su principal hospedero

Con base en los criterios de selección de variables, se obtuvieron nueve variables para *L. speciosa* y 10 para *Q. desertícola* (Ver Apéndice 1).

En la comparación entre variables climáticas de *Laelia speciosa* y *Quercus deserticola* (Figura 3), se encontró que las variables relacionadas con la precipitación si presentan diferencias entre las dos especies, mientras que las variables de temperatura (temperatura media del trimestre más cálido, rango de temperatura anual y temperatura media del trimestre más frío) son similares (16 ± 1.2 °C para *L. speciosa* y 15.8 ± 1.2 °C hospedero). Es decir, que *L. speciosa* comparte condiciones de temperatura similares a las de *Q. deserticola*, mientras que en el caso de la precipitación (precipitación de mes más seco, estacionalidad de la precipitación y precipitación del trimestre más húmedo) difieren los requerimientos entre ambas especies. Al parecer *L. speciosa* se encuentra en sitios con ligeramente mayor precipitación (media=222.4) que su hospedero (media=200.5). Esto puede estar explicando porque no en todos los sitios ocurren ambas especies. Hay sitios en los que está presente la especie hospedera pero no *L. speciosa*.

Figura 3. Comparación entre pares de variables utilizadas en los modelos de distribución de *Laelia speciosa* (barras en color rojo) y *Quercus deserticola* (barras en color azul). A) Temperatura media del trimestre más cálido, B) Rango de temperatura anual, C) Temperatura media del trimestre más frío, D) Precipitación del mes más seco, E) Estacionalidad de la precipitación y F) Precipitación del trimestre más húmedo.



4.4. Modelo de distribución

Debido a que *Quercus deserticola* representó la especie hospedera más importante para *Laelia speciosa*, esta fue la única especie incluida en los diferentes modelos (Figura 4).

De los tres métodos distintos utilizados para detectar la importancia del hospedero sobre la distribución de *Laelia speciosa*. Se encontró que la inclusión de la distribución del hospedero de manera continua mejora la predicción del modelo. Los otros dos modelos (Modelo hospedero categórico y Modelo hospedero estricto) en los que se integró la distribución del hospedero, la validación fue igual que el modelo climático (Tabla 2).

Tabla 2. Medidas de rendimiento del modelo aplicado a los modelos climáticos y considerando la interacción con el hospedero. Métodos de evaluación: Área bajo la curva (AUC) se basa en el grupo de datos de evaluación y la prueba binomial que se basa en el número de éxitos por encima del umbral de corte.

Modelo	Hospedero	AUC	P. binomial
Climático	No incluido	0.985	0.94 <0.001
Hospedero continuo	Distribución continua	0.988	1.00 <0.001
Hospedero categórico	Distribución categórica	0.985	0.94 <.001
Hospedero estricto	Presencias estrictas	0.985	0.94 <0.001

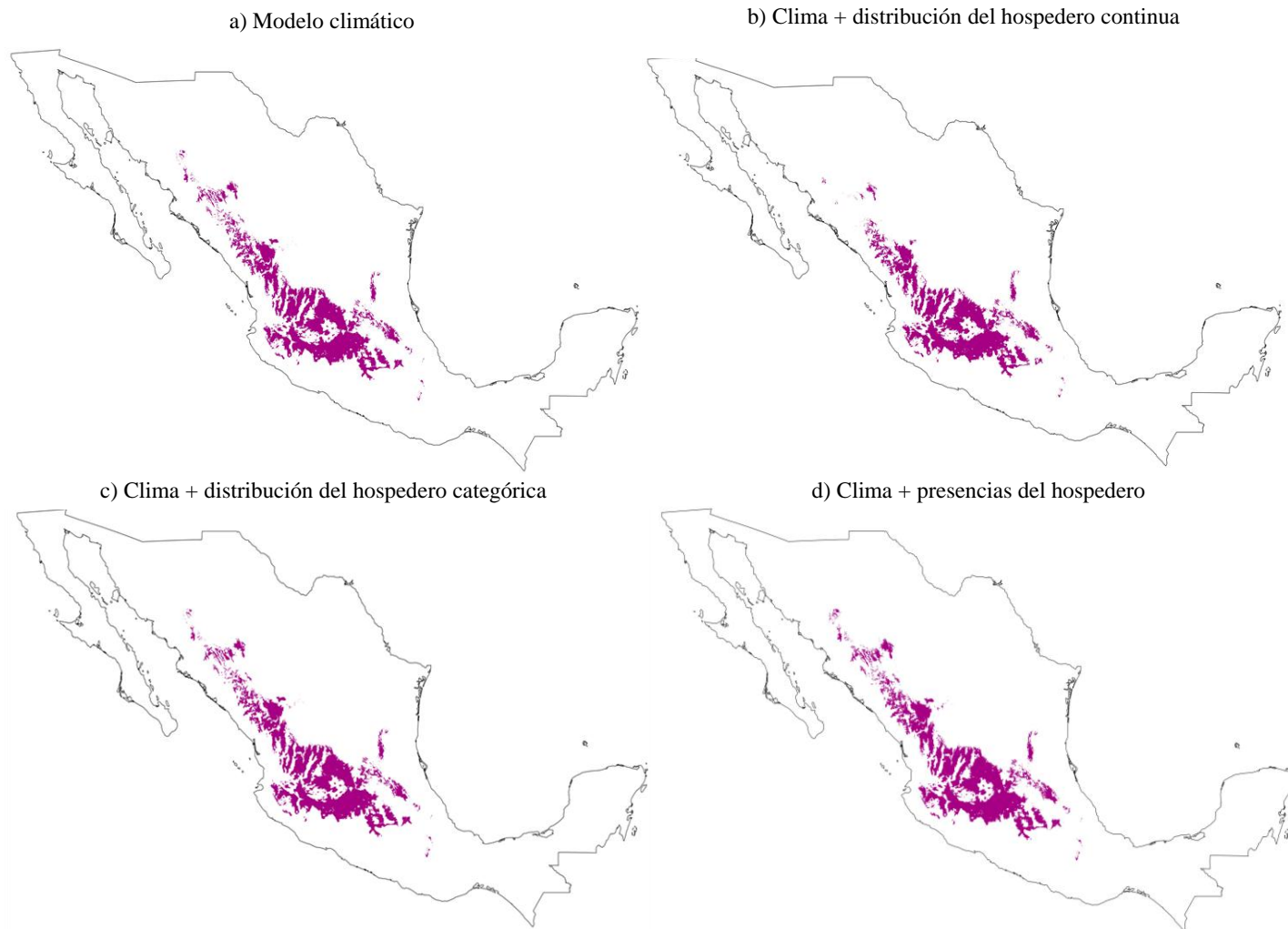


Figura 4. Proyecciones de la distribución de *Laelia speciosa*, considerando variables climáticas y la presencia de especie hospedera (*Quercus deserticola*), a) Modelo climático, b) Modelo hospedero continuo, c) modelo hospedero categórico y d) Modelo hospedero estricto.

El modelo que presentó mayor valor predictivo fue el modelo hospedero continuo, y este modelo predijo menor área de distribución. Este modelo predice que el área de ocurrencia de *L. speciosa* es del 6.66% (129,443.01km²) del territorio Mexicano. Por el contrario, el modelo que predijo la mayor área ocupada por *Laelia speciosa* es el modelo biótico estricto. Este modelo indica que la especie ocupa un 7.68% (149,306.38km²) de México (Tabla 3).

Tabla 3. Área ocupada y porcentaje de ocurrencia en México de *Laelia speciosa* en los diferentes modelos predictivos.

Modelos	Área ocupada (km ²)	Porcentaje de ocurrencia
Climático	139961.88	7.20
Hospedero continuo	129443.01	6.66
Hospedero categórico	142839.75	7.35
Hospedero estricto	149306.38	7.68

La distribución de *Laelia speciosa* se ha reducido, por ejemplo para 1990 la especie ocupaba el 4.6% (89,534 km²) del territorio Mexicano y actualmente la especie ocupa solo el 4% (79,815 km²). Según la predicción del modelo, este 4% se encuentra distribuido en 22 estados de la República Mexicana (Figura 4; Tabla 4). De esta distribución el 72% se encuentra concentrado en cuatro estados que son Jalisco, Durango, Michoacán y Guanajuato (Tabla 4).

4.5. Tasas de pérdida de hábitat

La distribución de *Laelia speciosa* se ha visto afectada por actividades antropogénicas que han provocado la disminución del área de distribución de la especie. En el tiempo considerado en este estudio (1990-2010), la especie perdió 9718.5 km² el cual equivale al 11%. Se estima que la especie perdió anualmente el 0.6% de su área de distribución (Figura 5).

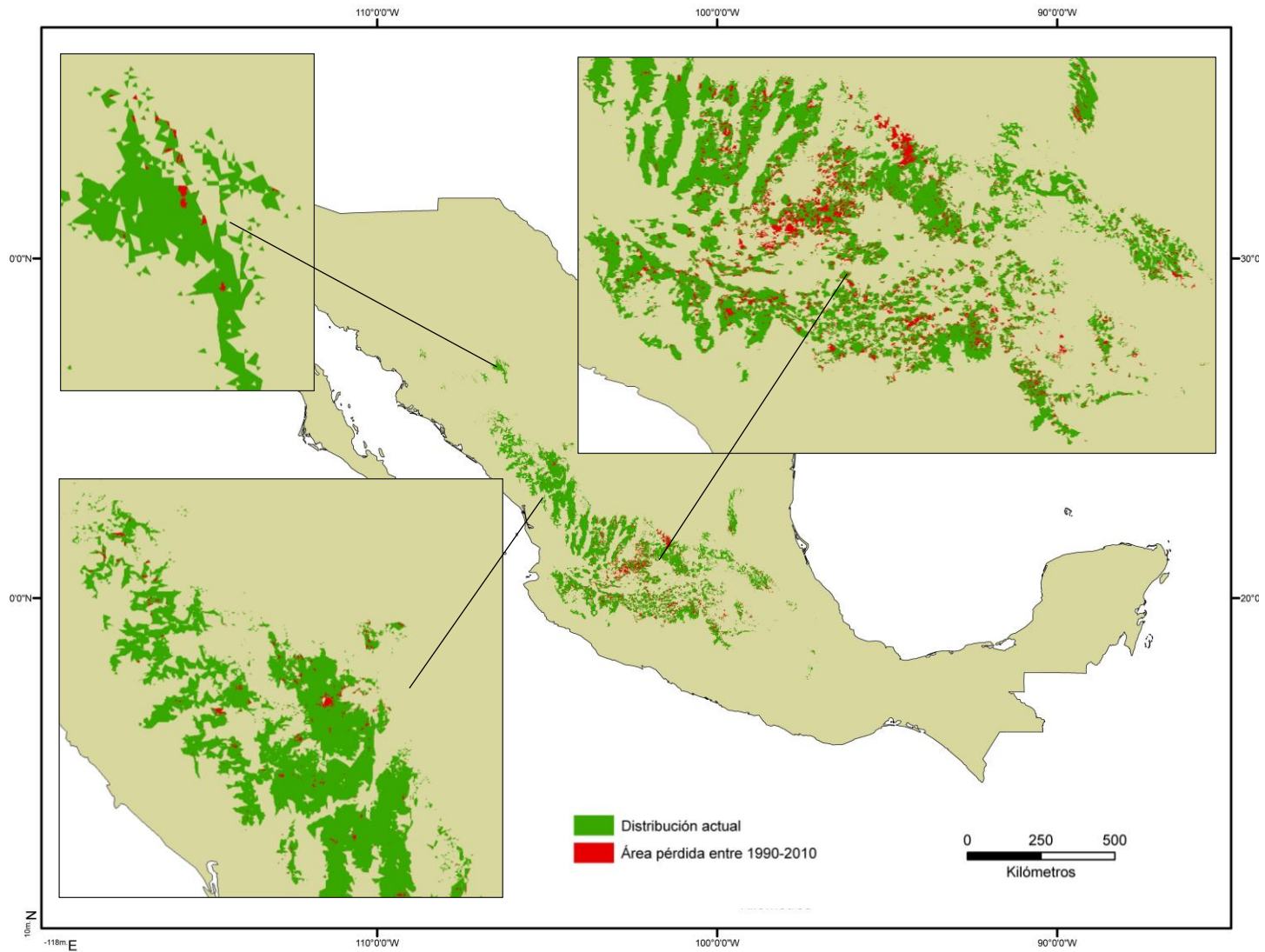


Figura 5. Distribución de *Laelia speciosa* 1990-2010. En gris se muestra la distribución actual de *L. speciosa* y en rojo el área que perdió en 20 años.

Los estados en los que fue más evidente fue la pérdida de hábitat de *Laelia speciosa* son el estado de Michoacán con una tasa del 1% por año, siguiendo Jalisco (0.9%) y Guanajuato (0.7%) (Tabla 4).

Tabla 4. Distribución histórica, actual y futura que ocupa *Laelia speciosa* en diferentes estados y de todo México (total). La distribución histórica se muestra en km² y la distribución en los siguientes años (1990, 2010, 2050) en porcentaje. La distribución para el 2050 se obtuvo con la tasa de pérdida de hábitat. En la última columna se muestra la media anual en porcentaje de la pérdida de hábitat del periodo de 1990 al 2010. En la categoría “Otros” se encuentra concentrada el área de 18 estados en los que se distribuye también la especie pero en menor proporción.

Entidad	Distribución Histórica (km ²)	1990 (%)	2010 (%)	2050 (%)	TPH 1990-2010 (%)
Jalisco	33784	71.4	60.2	42.8	0.9
Durango	20564	95.9	93.7	89.4	0.1
Michoacán	20362	54.0	44.6	30.5	1
Guanajuato	18015	56.5	49.0	36.8	0.7
Otros	36718	66.8	60.8	22.4	0.5
México	129443	69.2	61.7	38.0	0.6

4.6. Cambios en el hábitat a futuro

Para el 2050 la distribución de *L. speciosa* se reducirá en un 21% de su distribución actual. Según el modelo exponencial los estados que perderán mayor área son Michoacán 32%, Jalisco 29% y Guanajuato 25%. Según el modelo se estima que *L. speciosa* en el 2050 ocupará solo 63,428.4km² del territorio nacional. En todas las proyecciones realizadas la especie experimentará una disminución en su área de distribución (Figura 6).

4.7. Áreas Naturales Protegidas

El modelo de distribución de *Laelia speciosa* coincide con 30 áreas naturales protegidas. Sin embargo, solo se ha corroborado su presencia en el ANP “Barranca de Metztitlán” en el Estado de Hidalgo (Figura 7). El área total de la distribución que actualmente coincide con un área natural protegida es del 0.61% (485 km²).

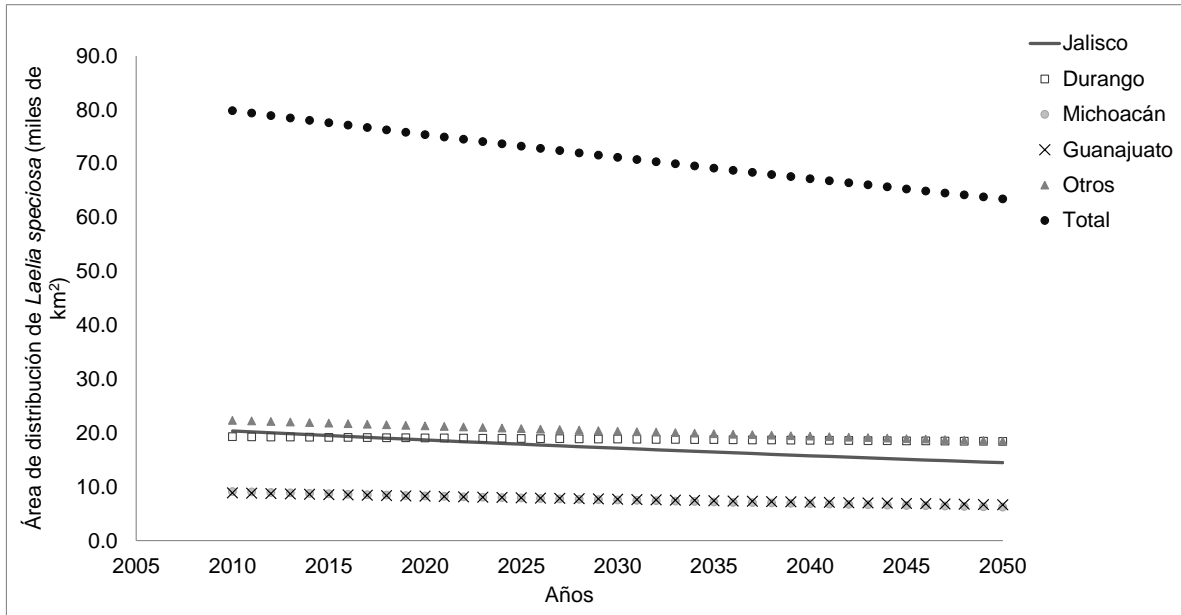


Figura 6. Escenarios de tasas de cambio de la distribución de *Laelia speciosa* al año 2050 (miles de km²).

4.8. Estado de conservación de *Laelia speciosa*

Tomando en cuenta los resultados obtenidos en esta tesis y siguiendo el Método de Evaluación de Riesgo de Extinción de las Especies Silvestres en México (MER), el cual considera cuatro criterios para clasificar a las especies dentro de alguna categoría de riesgo (SEMARNAT 2010), se obtuvo que *Laelia speciosa* cuenta con una distribución <5% del territorio mexicano y presenta un impacto antropogénico alto por las tasas de pérdida de hábitat que registra. Por esto la especie debe de ser reubicada en la categoría “Amenazada”, ya que esta categoría es considerada de mayor riesgo que la categoría en la que actualmente se encuentra (Tabla 5).

Otro sistema que evalúa el riesgo de extinción de las especies a nivel internacional es el de UICN, que cuenta con cinco criterios (reducción de la población, rango geográfico, individuos adultos, distribución restringida y análisis cuantitativo) para la clasificación de las especies según su riesgo de extinción. Considerando los criterios establecidos por la UICN, *Laelia speciosa* se clasificaría dentro de la categoría “Vulnerable” (Tabla 5), debido a que la especie presenta una pérdida de su área del 11% y se prevé que perderá más del

30% en menos de 100 años. Actualmente no se encuentra dentro de la lista roja de especies en riesgo de la UICN.

Tabla 5. Determinación del estado de conservación de *Laelia speciosa*, de acuerdo con los criterios de la IUCN y la NOM-059-ECOL-SEMARNAT-2010.

Criterios	UICN
A. Reducción de la población	11%
B. Rango geográfico	>20 000 km ²
C. Individuos adultos	>10000
D. Distribución restringida	—
E. Análisis cuantitativo	≥20%
Categoría UICN 2014	—
Categoría propuesta	<i>Vulnerable (VU)</i>

Criterios	SEMARNAT
A.- Amplitud de la distribución	4% (4)
B.- Estado del hábitat	Intermedio (2)
C.- Vulnerabilidad	Media (2)
D.- Impacto antropogénico	Alto (4)
Categoría SEMARNAT 2010	Sujeta a protección especial (Pr)
Categoría propuesta	Amenazada (A)

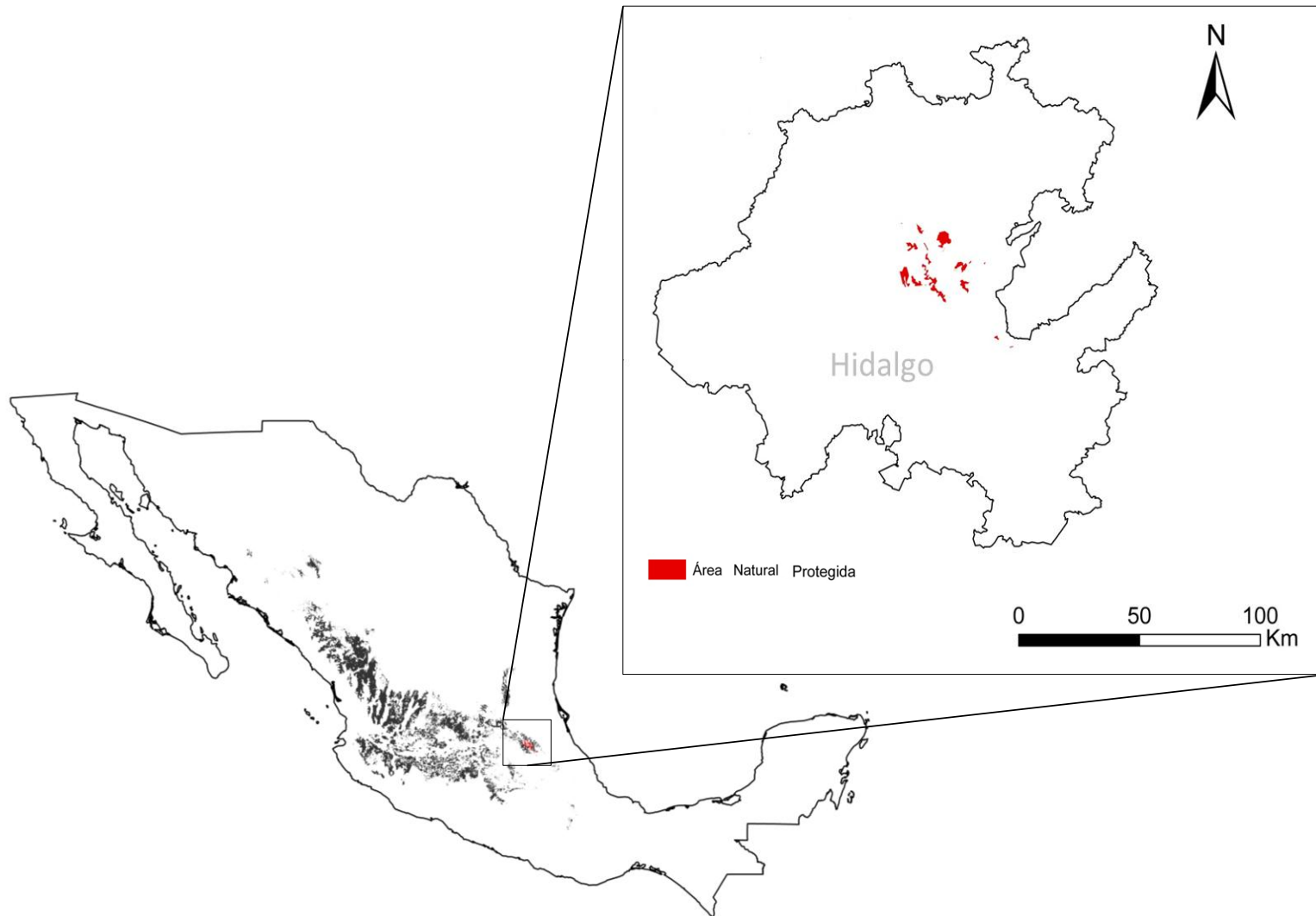


Figura 7. Área Natural Protegida donde ha sido corroborada la presencia de *Laelia speciosa*. El gris corresponde a la distribución actual de *L. speciosa* y con rojo el área geográfica actualmente protegida dentro de la ANP Barranca de Meztlán.

5. DISCUSIÓN

5.1. Preferencia de hospederos. Se ha reportado que las principales especies hospederas de *Laelia speciosa* son *Quercus deserticola* y *Quercus laeta* (Halbinger & Soto 1997, Hernández-Apolinar 1992). Esto fue corroborado en los estados de Michoacán, Guanajuato, Jalisco e Hidalgo. Sin embargo, no se visitaron las localidades de Durango y Aguascalientes, por lo que es posible que puedan existir otras especies hospederas. Estas especies presentan una corteza rugosa que pueden ofrecer microambientes para la germinación y posterior establecimiento de *L. speciosa*. En otros estudios se ha demostrado que la corteza de los árboles es importante para determinar la presencia específica de algunas especies de orquídeas o bromelias. Especialmente, las especies arbóreas de corteza rugosa soportan un mayor número de especies e individuos (Wyse & Burns 2011). Por ejemplo, en un estudio realizado por Wyse & Burns 2011 en los bosques maduros de la región de Auckland en Nueva Zelanda, encontraron que *Agathis australis* es la especie con mayor número de especies epífitas. Las características peculiares de la corteza de esta especie permiten que muchas plantas epífitas se establezcan en este árbol, en comparación con otras especies presentes en la misma área de estudio. En esta tesis se encontró que *Quercus deserticola* representa la especie más importante para *L. speciosa*, pues alrededor del 95% de los individuos censados se encontraron en dicha especie. Es interesante resaltar, que en un mismo sitio, con ambientes iguales y especies arbóreas con características similares a *Q. deserticola* (tales como *Quercus praeco*, *Quercus laeta* y *Quercus glaucooides*) no hayan presentado individuos de *L. speciosa*. Esto puede deberse a la presencia de otras interacciones o redes de interacciones. Por ejemplo, para muchas especies de orquídeas se sabe que tienen una estrecha relación con una alta diversidad de hongos simbióticos (Kottke & Suárez 2009, Ávila-Díaz et al. 2013), que a su vez podrían estar interactuando con las especies de árboles hospederas. Las orquídeas mantienen una simbiosis obligada con un gran número de micorrizas, por las condiciones microclimáticas favorables que les brindan para su sobrevivencia, y a la vez estas pueden estar intercambiando nutrientes con el hospedero (Rasmussen 1995, Smith & Read 2008, Martos

et al. 2012). Esto justificaría una vez más, el incluir únicamente esta especie de hospedero a la distribución de *L. speciosa*.

Un aspecto importante a resaltar es que el 90% de los árboles de *Quercus deserticola* tenía individuos de *Laelia speciosa*. El restante 10% no presentó a la especie, lo que podría deberse a la presencia y posible competencia con otras especies epífitas, incluyendo orquídeas, bromelias y musgos. De hecho, en algunos lugares la presencia de otras especies parecen restringir el establecimiento de *L. speciosa* en las ramas secundarias. Entre las epífitas presentes más importantes en *Q. deserticola* se encuentran *Laelia autumnalis*, *Prosthechea karwinskii* y varias especies de bromelias, líquenes y musgos. Algunas especies de líquen interactúan con los individuos de *L. speciosa* sobre el hospedero. Hernández-Apolinar (1997) encontró que el 96% de los individuos de *L. speciosa* estaban asociados a diferentes especies de líquen del género *Parmelia*. Por esto, sería recomendable estudiar desde un enfoque de redes, la relación de *Laelia* con las diferentes especies con las que parece interactuar.

Una desventaja en el estudio de los hospederos de *Laelia speciosa* es que los sitios muestreados (ocho), representan solamente una parte de su distribución total. Es posible que ésta no cubra el rango de variación en las condiciones ambientales y por lo tanto, sería importante incluir otras áreas, por ejemplo del norte de su distribución en los Estados de Aguascalientes y Durango. No obstante, el muestreo representa una parte importante de dicha distribución.

5.2. Modelo de distribución. La distribución de plantas superiores a escalas geográficas continentales, se encuentra limitada por varios factores, aunque se ha dicho que el macroclima, es el más importante (Huntley et al. 1995, Bakkenes et al. 2002, Pearson & Dawson 2003). Por ejemplo, en un estudio Huntley et al. (1995) encontró que el clima es un factor importante en la determinación de la distribución de ocho especies de plantas superiores en Europa. El estudio consistió en modelar la distribución actual y futura de cuatro árboles, tres hierbas y un helecho. Para el modelado utilizaron promedios anuales de precipitación, temperatura, nubosidad y una variable topográfica (elevación). En el caso particular de *Laelia speciosa*, el modelo que considera únicamente el macroclima tuvo una

buena validación. Sin embargo, el modelo que considera la especie hospedera obtuvo una validación aún mejor y una menor área de distribución. Es decir, en el caso de *Laelia speciosa*, debido a la alta especificidad con su hospedero, es muy importante considerar la distribución del hospedero en el modelo de distribución, ya que de no hacerlo se podría estar sobreestimando la distribución potencial de *L. speciosa* y su estado de conservación.

Se consideró a *Quercus deserticola* en este estudio, como un indicador de una fuerte interacción (comensalismo) dentro de los modelos, dada la alta especificidad de *Laelia speciosa* por esta especie. Es posible que *L. speciosa* y *Q. deserticola* tienen una relación muy estrecha y al parecer la presencia de este último determina la presencia de *L. speciosa*. Se ha encontrado que las especies que necesitan de otra especie para establecerse y completar su ciclo de vida, como es el caso de las plantas epífitas, la ausencia de potenciales hospederos puede tener una fuerte influencia en la distribución de la especie (Callaway et al. 2002b, Wisz et al. 2013). En varios estudios de distribución de especies en los que se han incluido interacciones bióticas, se ha encontrado que estas relaciones entre las especies juega un papel muy importante en la delimitación de los rangos de distribución y mejora la predicción de los modelos (Callaway et al. 2002b, Boulangeat et al. 2012, Meier et al. 2010, Meineri et al. 2012, Araújo & Luoto 2007). También se ha detectado que aquellos modelos que consideran una mayor cantidad de interacciones bióticas, resultan en mayor predicción (Araújo & Luoto 2007). Por ejemplo, Giannini et al. 2013, estudió dos grupos de interacciones (polinización y parasitismo) del género *Bombus*. En ese trabajo, se encontró que si la especie de estudio tiene interacciones fuertes y especializadas, entonces incluir la distribución de las especies interactuantes, mejora de manera importante la predicción del modelo de la especie. En nuestro caso, incluir un indicador de interacciones bióticas en la modelación de la distribución de *L. speciosa* mejoró la predicción del modelo. Sin embargo, también es importante como considerar al hospedero en la modelación, ya que cuando se incluyó la probabilidad de presencia de manera continua del hospedero *Q. deserticola* la validación fue mejor y se estima la menor área de distribución. Por el contrario, los otros dos modelos en los que se incluyó la variable biótica de manera binaria ó únicamente las presencias verdaderas de hospederos, resultan con menor validación y un

área de distribución muy grandes. En estos modelos el rango de presencia del hospedero es mayor y no estaría restringiendo la distribución de la especie.

La inclusión de la variable biótica (distribución del hospedero) al modelo de distribución de *Laelia speciosa*, indica que las relaciones entre hospedero y *L. speciosa* son detectables a resoluciones gruesas (nivel país). Araújo y Louto en el 2007 realizaron un estudio para ver el efecto de las interacciones bióticas a escalas macroecológicas, utilizando como modelo de estudio a la mariposa *Parnassius mnemosyne*. En dicho estudio encontraron que al incluir la presencia de la planta hospedera de esta mariposa al modelo, aumentaba su distribución, concluyendo que las interacciones bióticas son importantes a escalas macroecológicas. Esta importancia de las interacciones bióticas a macroescalas ha sido documentada recientemente en un estudio sobre las escalas geográficas de las interacciones bióticas en el que encontraron que las interacciones positivas como el mutualismo y el comensalismo pueden ser detectables a escalas globales. Sin embargo, aún existe una amplia controversia sobre la escala espacial a la cual las interacciones bióticas son identificables (Araújo & Rozenfeld 2014).

A pesar de que las orquídeas presentan una serie de interacciones bióticas complejas, debido a la relación que sostienen con polinizadores (Hágsater et al. 2005, Silva et al. 2010), así como con hongos endófitos formando relaciones simbióticas que permiten su germinación y posterior establecimiento (Rasmussen, 1995, Hágsater et al. 2005, Salazar 2009), esta relación podría ser más compleja, e incluir varias especies en una red de interacciones. Por ejemplo, con los árboles hospederos, hongos endófitos, polinizadores y compitiendo con otras especies epífitas (Zettler et al. 2003, Hágsater et al. 2005, Jersáková et al. 2006, Silva et al. 2010). Existen estudios en donde se documenta que las interacciones bióticas representan una compleja cadena de relaciones entre especies, que muy difícilmente se conoce y que se necesitarían de modelos muy complejos para poder representarlo, ya que además estas interacciones pueden variar en espacio y tiempo (Araújo & Luoto 2007, Heikkinen et al. 2007, Meier et al. 2010, Giannini et al. 2013, Wisz et al. 2013). Debido a la falta de conocimiento sobre las interacciones bióticas y de la importancia de las mismas, en este estudio, únicamente se incluyó en la modelación la

información de una especie de árbol hospedero (*Quercus deserticola*), basándose en el muestreo de diez sitios dentro de la distribución de la especie que incluyen los estados de Jalisco, Michoacán, Guanajuato e Hidalgo (ver sección 5.1).

Los resultados de esta tesis sugieren que las interacciones bióticas en los modelos de distribución son importantes y que pueden ser detectables a macroescalas geográficas. Sin embargo, es necesario contar con más conocimiento sobre las relaciones que sostiene la especie de estudio con otras especies, para obtener modelos aún más precisos (Araújo & Luoto 2007, Meier et al. 2010, Wisz et al. 2013). En el caso de *Laelia speciosa*, es necesario seguir explorando para obtener todos los posibles hospederos de la especie. Por ejemplo, se desconoce los hospederos de la especie en el norte de su distribución.

. La nueva tendencia de los modelos de distribución con interacciones bióticas sigue siendo un reto para estimar certeramente la distribución de las especies, debido a los múltiples factores que intervienen en la distribución y la complejidad de las relaciones con otras especies.

5.3. Tasas de pérdida de hábitat

La deforestación en México es una actividad frecuente, que ha provocado la pérdida de hábitat de muchas especies, disminuyendo sus rangos de distribución (Masera 1996, Brooks et al. 2002) y poniéndolas en riesgo (Velázquez et al. 2003). Los bosques templados ocupan el segundo lugar entre los tipos de vegetación más afectados por esta actividad, con tasas de deforestación del 1% por año (Masera et al 1995a). Dentro de este tipo de vegetación se incluyen los bosques de encino (Challenger 1998), que representan hábitats potenciales de *Laelia speciosa* (Halbinger & Soto 1997). La deforestación y otras actividades tales como la extracción intensiva de los individuos de *L. speciosa* como un recurso forestal no maderable han provocado la disminución del hábitat de la especie (Ávila-Díaz & Oyama 2007, Menchaca & Moreno 2011). *L. speciosa* es considerada una de las orquídeas más explotadas de México (Aguilar-Morales & López-Escamilla 2013), por su amplio aprovechamiento para uso ornamental y cultural (Halbinger 1993, Soto-Arenas 1996). Como consecuencia de la extracción de los individuos de esta especie y la pérdida de su hábitat, se encuentra en la lista de especies en riesgo por la Norma Oficial Mexicana en la

categoría “*Sujeta a protección especial*” (SEMARNAT 2010) y como especie “*Vulnerable*” por la UICN (Walter & Gillett 1998).

Se estima que *Laelia speciosa* perdió el 11% del total de su área de distribución entre 1990 y 2010, esto se debe a la pérdida de hábitat que ha sufrido la especie. Michoacán es uno de los estados en los que la extracción de los individuos de *L. speciosa* es más evidente (Ávila-Díaz & Oyama 2007). De acuerdo con los resultados de este estudio, *L. speciosa* en Michoacán se pierde anualmente 1% por año, estas cifras quizás se deban a que este estado registra tasas de deforestación altas con pérdidas de más de 50 mil hectáreas por año (Bocco et al. 2001).

Los bosques de encino ocupaban el 5.5% de la cobertura forestal total de México (Flores et al. 1971). Sin embargo, en los últimos 50 años estos bosques han experimentado una pérdida tanto en la cobertura como en la riqueza de especies (Rzedowski 1991, Challenger 1998), con una tasa anual de deforestación mayor al 0.95% (Maser et al. 1997). Los bosques de encino son talados por la importancia de su madera, principalmente para la construcción de casas y la elaboración de carbón (Galicia & García-Romero 2007).

El alto aprovechamiento de los bosques de encino (Maser et al. 1995a, SEMARNAT 2012), tienen importantes implicaciones en algunas poblaciones de *Laelia speciosa*, causando la fragmentación de las poblaciones, principalmente aquellas que se encuentran cerca de los asentamientos humanos. Es importante proteger el hábitat de la especie, ya que pequeños cambios en su hábitat pueden tener profundas consecuencias (Smethurst 2000, Jansky et al. 2002, Velázquez et al. 2003).

5.4. Escenarios futuros considerando tasas de pérdida de hábitat

Considerando que las tasas de pérdida de hábitat constantes, las proyecciones prevén que *Laelia speciosa* tendrá una importante pérdida de su distribución actual para el 2050. En el caso de los estados en los que se concentra la mayor área de distribución de *L. speciosa*, también se prevé una disminución de la distribución de esta especie, el más afectado será Michoacán. Es importante mencionar que estos resultados no toman en cuenta la extracción de los individuos de *L. speciosa*. Si se considerará la extracción en las predicciones, las

cifras pudieran ser aún más drásticas, debido a que los individuos que se extraen son principalmente reproductivos, lo que impide el crecimiento de las poblaciones y en algunos casos ocasiona la extinción local (Halbinger & Soto 1997). No existen estudios que sostengan que esto ocurra, pero si es importante que se tomen medidas para conservar a esta especie, a la cual se le ha atribuido un importante valor cultural, además de que como todas las especies juega un papel importante y único dentro del ecosistema.

5.5. Áreas Naturales Protegidas

Las Áreas Naturales protegidas (ANP's) se emplean principalmente para la protección de especies en riesgo o endémicas, con el propósito de conservarlas a largo plazo (Liu et al 2003, IUCN 2014). A pesar de que las ANP's tienen como objetivo la conservación de las especies, existen estudios en los que han encontrado que algunas ANP's funcionan de manera similar a áreas no protegidas (Wise et al. 2011). En México las Áreas Naturales Protegidas son escasas y la mayoría abarca extensiones de bosque pequeños, causando la fragmentación de los hábitats de muchas especies (DeFries et al. 2005, Challenger et al. 2009).

El área actualmente protegida de *Laelia speciosa* es del 0.6% del total de la distribución de la especie, el cual es un porcentaje bajo. Este porcentaje se debe a la pérdida de hábitat y la extracción principalmente. La presencia de esta especie se ha corroborado solo en un Área Natural Protegida que es Barranca de Meztlán, en el estado de Hidalgo. A pesar del valor cultural y económico que se le ha atribuido a esta especie, no existen áreas naturales protegidas dedicadas a su protección.

6. CONCLUSIONES

En este estudio, la inclusión de un indicador de una interacción biótica muy importante para *Laelia speciosa*, mejoró considerablemente la predicción de la distribución de la especie.

Es decir, para el caso de especies altamente dependientes de interacciones bióticas, se debe de incluir esta información en el desarrollo de los modelos de distribución para alcanzar modelos más cercanos a la realidad que a su vez ayuden a tomar las mejores decisiones en aspectos de conservación y/o aprovechamiento.

De acuerdo con los resultados, los estados en los que es urgente tomar medidas para su protección, debido a las altas tasas de pérdida de hábitat son los estados de Michoacán, Jalisco y Guanajuato donde la reducción en área de distribución de la especie es alta. Para contribuir en la conservación de *Laelia speciosa* es necesario promover el decreto de áreas naturales protegidas que incluyan partes de su distribución, ya que en la actualidad <1% se encuentra dentro de un área de protección. Particularmente, en los estados mencionados anteriormente, así como en el norte de la distribución, sería necesaria la identificación de áreas prioritarias para la conservación de esta y otras especies. Según la evaluación del estado de conservación, *L. speciosa* podría considerarse como una especie “Amenazada” (NOM-059-2010) y en la categoría “Vulnerable” (UICN). Por esto, es urgente el diseño de planes de manejo y conservación que consideren la regulación de la extracción de plantas durante la temporada de floración, así como acciones de conservación y/o restauración.

7. LITERATURA CITADA

- Aguilar-Morales, M.A. & López-Escamila, A.L. 2013. Germinación in vitro de *Laelia speciosa* (Kunth) Schltr., una herramienta para su conservación ex situ. Estudios científicos en el estado de Hidalgo y zonas aledañas, 1: 17-24.
- Anderson, R.P., Lew, D. & Peterson, A.T. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: Criteria for selecting models. *Ecological Modeling*, 162: 211-232.
- Araújo, B.M. & Luoto, M. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 743-753.
- Araújo, B.M. & Rozenfeld, A. 2014. The geographic scaling of biotic interactions. *Ecography*, 37: 406-415.
- Ávila-Díaz, I. & Oyama, K. 2007. Conservation genetics of an endemic and endangered epiphytic *Laelia speciosa* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 94: 184-193
- Ávila-Díaz, I., Garibay-Orijel, R., Magaña-Lemus, R.E. & Oyama, K. 2013. Molecular evidence reveals fungi associated within the epiphytic orchid *Laelia speciosa* (HBK) Schltr. *Botanical Sciences*, 91: 523-529.
- Bakkenes, M., Alkemade, J.R.M., Ihle, F., Leemans, R. & Latour, J.B. 2002. Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology*, 8: 390-407.
- Bascompte, J. 2009. Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7: 429-436.
- Bocco, G., Mendoza, M. & López, E. 2001. Regionalización ecológica, conservación de recursos naturales y ordenamiento territorial de la cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán. Universidad Nacional Autónoma de México/Instituto de Ecología, Morelia, Michoacán. 263 p.
- Brooks, T.M., Pimm, S.L. & Oyugi, J.O. 1999. Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conservation Biology*, 13: 1140-1150.
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Rylands, A.B., Konstant, W.R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G. & Hilton-Taylor, C.

2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, 16: 909-923.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, K.A., Spector, S. & Wu, W. 2008. Multi-scale analysis of species introductions: combining landscape and demographic models to improve management decisions about non-native species. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1639-1648.
- Boulangeat, I., Lavergne S., Van Es, J., Garraud, L. & Thuiller, W. 2012. Niche breadth, rarity & ecological characteristics within a regional flora spanning large environmental gradients. *Journal of Biogeography*, 39: 204-214.
- Bullock, J.M., Edwards, R.J., Carey, P.D. & Rose, R.J. 2000. Geographical separation of two *Ulex* species at three spatial scales: does competition limit species' ranges? *Ecography*, 23: 257-271.
- Callaway, R.M., Reinhart, K.O., Moore, G.W., Moore, D.J. & Penning, S.C. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*, 132: 221-230.
- Case, T.J., Holt, R.D., McPeck, M.A. & Keitt, T.H. 2005. The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos*, 108: 28-46.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Instituto de Biología/ Sierra Madre, México, D. F. 847 p.
- Challenger, A., R. Dirzo et al. 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad, en *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México, pp. 37-73.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2010. *Áreas Naturales Protegidas de México*. Escala 1:4000000. México.
- Davis, A.J., Jenkinson, L.S., Lawton, J.H., Shorrocks, B. & Wood, S. 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, 391: 783-786.
- DeFries, R. et al. 2005. Increasing isolation of protected areas in tropical forests over the past twenty years. *Ecological Applications*, 15: 19-26.

- Elith, J., Graham, C. & Species Modelling Group, N.C.E.A.S. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.
- Elith, L., Kearney, M. & Phillips, S. 2010. The art of modeling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 330-342.
- Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E & Yates, C.J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17: 43–57.
- Engwald, S., Schmit-Neuerburg, V. & Barthlott, W. 2000. Epiphytes in rain forest of Venezuela-diversity and dynamics of biocenosis-in Breckle, S.W. Schweizer, B. & U., Arndt (Eds): Results of worldwide ecological studies. Proceedings of the 1 st symposium by the A.F.W. Schimper-Foundation-from H. and E. Walter-Hohenheim, Ktober 1998-Stuttgart- Hohenheim, Verlag Günter Heimbach, 425-434.
- Engler, R. & Guisan, A. 2009. MIGCLIM: predicting plant distribution and dispersal in a changing climate. *Diversity and Distributions*, 15: 590-601.
- Environmental Systems Research Institute (ESRI). 2009. Arcview ver. 9.3. Redlands, CA.
- FAO. 2010. Global Forest Resources Assessment. Roma.
- Flores, M.J., Jiménez, X.M., Moncayo, F. & Takaki T. 1971. Memoria del mapa de tipos de vegetación de la República Mexicana. Secretaría de Recursos Hidráulicos. México, D.F. México. 59 pp.
- Franklin, J. 2010. Mapping species distribution. Spatial inference and prediction. Cambridge University Press, New York.
- Galicia, D., Stahle, D.W. & Therrell, M.D. 2005. Repeat photography in the ancient cross timbers of Oklahoma, USA. *Natural Areas Journal*, 25:176-182.
- Giannini, T.C., Chapman, D.S., Saraiva, A.M., Alves-dos-Santos, I. & Biesmeijer, J.C. 2013. Improving species distribution models using biotic interactions: a case study of parasites, pollinators and plants. *Ecography*, 36: 649-656.
- Gilman, S.E., Urban, M.C., Tewksbury, J., Gilchrist, G.W. & Holt, R.D. 2010. A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 325-331.
- Girardello, M., Griggio, M., Whittingham, M.J. & Rushton, S.P. 2009. Identifying important areas for butterfly conservation in Italy. *Animal Conservation*, 12: 20-28.

- Godsoe, W. & Harmon L.J. 2012. How do species interactions affect species distribution models? *Ecography*, 35: 811-820.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Brathen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K. & Zobel, M. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87: 111-127.
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modeling*, 135: 147-186.
- Guisan, A. & Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
- Halbinger, F. 1993. *Laelias de México*. Asociación Mexicana de Orquideología, A.C., México.
- Halbinger, F. & Soto, M.A. 1997. *Laelia speciosa* (H.B.K.) Schltr. In: Hágsater E., Soto, M.A., Greenwood, E., Dressler, R.L., Cribb, P.J., Rzedowski, J., Catling, P.M., Sheviak, C.J. & Chiang, F. [eds.], *Laelias of México*, Orquídea (Méx.), 15: 133-142. México City, México.
- Hágsater, E., Soto, M.A., Salazar, G.A., Jiménez, R., López, M.A. & Dressler, R. L. 2005. *Las orquídeas de México*. Instituto Chinoín, A.C., México, D.F.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Virkkala, R., Pearson, R.G. & Korber, J.H. 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macroscales. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 754-763.
- Hernández-Apolinar, M. 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (HBK) Schltr (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias-UNAM. 85 pp.
- Hietz, P. & Briones, O. 1998. Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia*, 114: 305-316.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.
- Holt, R.D. 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106: 19659-19665.

- Huntley, B., Berry, P.M., Cramer, W. & McDonald, A.P. 1995. Modelling present and potential future ranges of some European higher plants using climate response surfaces. *Journal Biogeography*, 22: 967-1001.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415–427.
- Instituto Nacional de Geografía e Informática (INEGI). 1994. Mapa de uso de suelo 1990. Escala 1:100000. México.
- Instituto Nacional de Geografía e Informática (INEGI). 2001. Vegetación de México.
- Instituto Nacional de Geografía e Informática (INEGI). 2012. Mapa de uso de suelo 2010. Escala 1:250000. México.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). 2014. IUCN Red List of threatened species, IUCN Species Survival Commission, Gland, Switzerland.
- IUCN Standards and Petitions Subcommittee. 2014. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 11. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee.
- Jablonski, D. 2008. Biotic interactions and macroevolution: Extensions and mismatches across scales and levels. *Evolution*, 62: 715-739.
- Jansky, L., Ives, J.D., Furuyashiki, L. & Watanabe, T. 2002. Global mountain research for sustainable development. *Global Environmental Change*, 12: 231-239.
- Jersáková, J., Johnson, S.D. & Kindlmann, P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews*, 81: 219-235.
- Jiménez-Valverde, A. & Lobo, J.M. 2007b. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta Oecologica*, 31: 361-369.
- Kissling, W.D., Dormann, C.F., Groeneveld, J., Hickler, T., Kühn, I., McNerny, G.J., Montoya, J.M., Römermann, C., Schiffers, K., Schurr, F.M., Singer, A., Svenning, J.-C., Zimmermann, N.E. & O'Hara, R.B. 2012. Towards novel approaches to modelling biotic interactions in multispecies assemblages at large spatial extents. *Journal of Biogeography*, 39: 2163-2178.
- Joppa, L.N., McNerny, G., Harper, R., Salido, L., Takeda, K., O'Hara, K., Gavaghan D. & Emmott, S. 2013. Troubling trends in scientific software use. *Science*, 340: 814-815.

- Kottke, I. & Suárez J. P. 2009. Mutualistic, root-inhabiting fungi of orchids—identification and functional types. In Proc. Second Scientific Conf. on Andean Orchids (eds Pridgeon A. M., Suárez J. P., editors.), 84-99 pp.
- Kress, W.J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana*, 9: 2-22.
- Liu, H.M., Kuhl, P.K. & Tsao, F.M. 2003. An association between mothers' speech clarity and infants' speech discrimination skills. *Developmental Science*, 6: 1-10.
- Martos, F., Munoz, F., Pailler, T., Kottke, I., Gonneau, C. & Selosse, M.A. 2012. The role of epiphytism in architecture and evolutionary constraint within mycorrhizal networks of tropical orchids. *Molecular Ecology*, 21: 5098-5109.
- Meineri, E. Skarpaas, O. & Vandvik, V. 2012. Modeling alpine plant distributions at the landscape scale: do biotic interactions matter?. *Ecological Modeling*, 231: 1-10.
- Menchaca, A.R.G. & Moreno, D.M. 2011. Conservación de orquídeas una tarea de todos. Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, Estado de México, 41 p.
- Masera, O., Bellon, M.R. & Segura, G. 1995a. Forest management options for sequestering carbon in Mexico. *Biomass and Bioenergy*, 8: 357-367.
- Masera, O. 1996. Deforestación y degradación forestal en México. Grupo Interdisciplinario de Tecnología Rural Apropiada, Pátzcuaro.
- Meier, E.S., Kienast, F., Pearman, P.B., Svenning, J.C., Thuiller, W., Araújo, M.B., Guisan, A. & Zimmermann, N.E. 2010b. Biotic and abiotic variables show little redundancy in explaining tree species distributions. *Ecography*, 33: 1038-1048.
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 30 de Diciembre de 2010.
- Parker, G.G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. En: Lowman, M.D. & Nadkarni N.M. (eds.), *Forest canopies*. Academic Press, San Diego, 73-106 pp.
- Pearson, R.G., Dawson, T.E., Berry, P.M. & Harrison, P.A. 2002. SPECIES: a Spatial Evaluation of Climate Impact on the Envelope of Species. *Ecological Modelling*, 154: 289-300.

- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12: 361-371.
- Pearson, R.G., Dawson, T.E. & Liu, C. 2004. Modelling species distributions in Britain: a hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography*, 27: 285-298.
- Pellissier, L., Pradervand, J.N., Pottier, J., Dubois, A., Maiorano, L. & Guisan, A. 2012. Climate-based empirical models show biased predictions of butterfly communities along environmental gradients. *Ecography*, 35: 1-9.
- Pérez-Pérez, M.A. 2003. Demografía de *Laelia speciosa* (HBK) Schltr. (Orchidaceae) bajo diferentes condiciones de manejo en la zona centro-norte del estado de Michoacán. Tesis de maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Anderson, R.P., Pearson, R.G., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. & Araújo, M.B. 2012. *Ecological Niches and Geographic Distributions: A Modeling Perspective*. Princeton University Press, Princeton.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190:231-259.
- Phillips, S.J. & Dudík, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161-175.
- R Development Core Team. 2012. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.R-project.org>.
- Rasmussen, H.N. 1995. *Terrestrial orchids. From seed to mycotrophic plant*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F. 432 p.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*, 14:3-21.
- Salazar, G.A. 2009. Orquídeas. en A. Lot (ed.), *Biodiversidad del Ecosistema Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel*. Libro conmemorativo de 25° aniversario de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 153-169 pp.

- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2010. Informe de la Situación del Medio Ambiente en México. México.
- Silva, A.I., Ferreira, A.W.C., Lima, M.I.S. & Soares J.J. 2006. Networks of epiphytic orchids and host trees in Brazilian gallery forests. *Journal of Tropical Ecology*, 26: 127-137.
- Smethurst, D. 2000. Mountain Geography. *The Geographical Review*, 90:35-56.
- Smith, S.E. & Read, D.J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, San Diego, California.
- Soberón, J.M. & Peterson, A.T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10.
- Soberón, J.M. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10: 1115-1123.
- Soberón, J. & Nakamura, M. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106: 19644-19650.
- Soto-Arenas, M.A. 1996. Mexico (Regional account), en IUCN/SSC Orchid Specialist Group. *Orchids. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Gland, 53-58 pp.
- Townsend-Peterson, A., Soberón, J., Pearson, R., Martinez-Meyer, E. & Bastos-Araujo, M. 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press, 281 pp.
- Van Dam, N. M. 2009. How plants cope with biotic interactions. *Plant Biology*, 11:1-5.
- Velázquez, A., Bocco, G., Romero, F.J., & Vega, A.P.R. 2003. "A Landscape Perspective on Biodiversity Conservation" *Mountain Research and Development*, 23:240-246.
- Villaseñor, R.J.L., López-Mata, L., Cruz-Cárdenas, G., Ortiz, E. & Cadena, Y.J. 2013. *Modelación de la riqueza y distribución potencial del bosque húmedo de montaña. Manual de Procedimiento para Modelación*. 36 pp.
- Walter, K.S. & Gillett, H.J. [eds] 1998. 1997 IUCN Red List of Threatened Plants. Compiled by the World Conservation Monitoring Centre. IUCN-The World Conservation Union, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. Ixiv. 862 pp.

- Warren, D.L., Glor, R.E. & Turelli, M. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33: 607-611.
- Wiens, J.J. 2011. The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 366: 2336-2350.
- Willis, K.J. & Whittaker, R.J. 2002. Species diversity—Scale matters. *Science*, 295: 1245-1248.
- Wisz, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., Dormann, C.F., Forchhammer, M.C., Grytnes, J.A., Guisan, A., Heikkinen, R., Høye, T.T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M.-C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N.M., Termansen, M., Timmermann, A., Wardle, D.A., Aastrup, P. & Svenning, J.-C. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, 88: 15-30.
- Wyse, V.S & Burns, R.B. 2011. Do host bark traits influence trunk epiphyte communities?. *New Zealand Journal of Ecology*, 3: 296-301.
- Zettler, L.W., Sharma, J. & Rasmussen, F.N. 2003. Micorrhizal diversity. In Dixon K., Cribb P., Kell S., Barrett R. (eds) *Orchid conservation*. Natural History publication, Kota Kinabalu, Sabak, Malaysia, 185-203 pp.
- Zotz, G. & Andrade, J.L. 2002. La ecología y la fisiología de las epifitas y lashemiepifitas. Capítulo 12: 271-296. En: M.R. Guariguata & G.H. Catan (Eds.) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Libro Universitario Regional, Costa Rica.
- Zotz, G. 2005. Vascular epiphytes in the temperate zones-a review. *Plant Ecology*, 176: 173-183.
- Zotz, G. & Bader, M. 2009. Epiphytic plants in a changing world: Global change effects on vascular and non-vascular epiphytes. *Progress in Botany*, 70: 147-170.

Apéndice 1.

Tabla 6. Variables climáticas obtenidas de Worldclim (www.worldclim.org).

Variable	Descripción	<i>L. speciosa</i>	<i>Q deserticola</i>
Bio1	Temperatura media anual		
Bio2	Rango de temperatura diurno medio (Temp. Máxima–Temp. Mínima)	✓	
Bio3	Isotermalidad (Bio2 / Bio7) (* 100)	✓	
Bio4	Estacionalidad de temperatura (desviación estándar * 100)		✓
Bio5	Temperatura máxima del mes más caliente		
Bio6	Temperatura mínima del mes más frío		✓
Bio7	Rango de temperatura anual (Bio5-Bio6)	✓	
Bio8	Temperatura media del trimestre más húmedo	✓	
Bio9	Temperatura media del trimestre más seco		✓
Bio10	Temperatura media del trimestre más cálido	✓	✓
Bio11	Temperatura media del trimestre más frío	✓	
Bio12	Precipitación anual		✓
Bio13	Precipitación del mes más húmedo		
Bio14	Precipitación del mes más seco	✓	✓
Bio15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)	✓	✓
Bio16	Precipitación del trimestre más húmedo	✓	
Bio17	Precipitación del trimestre más seco		✓
Bio18	Precipitación del trimestre más cálido		✓
Bio19	Precipitación del trimestre más frío		✓

CAPÍTULO II: Distribución de *Laelia speciosa* bajo escenarios de cambio climático: la importancia de las especies hospederas

RESUMEN

Se ha documentado en diferentes estudios que la distribución de las especies está fuertemente influenciada por el clima y la heterogeneidad ambiental. Sin embargo existen otros factores como las interacciones bióticas que también influyen en los límites geográficos de las especies. Los factores que determinan la distribución se verán afectados por el cambio climático y se prevén que estos cambios sean aún mas drásticos en el futuro. Por esto, se esperan fuertes impactos en la distribución de las especies. Debido a esta problemática, el objetivo de este capítulo fue la exploración de diferentes escenarios climáticos a futuro sobre la distribución de *Laelia speciosa*, una orquídea epífita endémica de México. El modelado se realizó en MaxEnt, utilizando proyecciones optimistas y pesimistas de cambio climático (Modelos de Circulación General HadGEM2) para los años 2050 y 2070, además de la inclusión de la distribución de especies hospederas. Se obtuvieron dos modelos de cada escenario, el modelo climático y biótico. Finalmente se hicieron comparaciones entre la distribución actual y los escenarios 2050 y 2070. De acuerdo con los resultados obtenidos la distribución de *L. speciosa* de verá afectada drásticamente por el cambio climático. En casi todas las proyecciones la especie perderá área de distribución, específicamente el escenario pesimista-2050 prevé una reducción del 29%. Para el 2070 en el escenario optimista climático y biótico el área de distribución de la especie se reducirá en un 9 y 3%. El escenario pesimista-2070 prevé una pérdida total de las condiciones que actualmente requiere la especie. Por el contrario, el escenario optimista-2050 prevé un aumento tanto en el modelo climático como biótico de 11 y 20% respectivamente. Las condiciones idóneas para la especie en el futuro se encontrarían en altitudes 200 a 400 m mas que las actuales. Bajo este escenario, las áreas actualmente protegidas no estarían cubriendo la distribución futura, por lo que sería necesaria promover y planear nuevas áreas de protección.

Palabras clave: epífita, interacciones bióticas, riesgo de extinción, macroescala.

ABSTRACT

Several studies have showed that the distribution of species is strongly influenced by climate and environmental heterogeneity. However there are other factors such as biotic interactions that also influence the geographical limits of the species. The factors that determine the distribution will be affected by climate change and it is predicted that these changes will be even more dramatic in the future. Therefore, the impacts on the distribution of species will be important. The objective of this chapter was to explore changes in the future climate on the distribution of *Laelia speciosa*, an epiphytic endemic orchid from. The modeling was performed in Maxent, using optimistic and pessimistic projections of climate change (HadGEM2 General Circulation Models) for 2050 and 2070. The distribution of most important host tree species was also included and two models of each scenario (climatic and biotic model) were obtained. Finally, the comparisons between current distribution and future scenarios (2050 and 2070) were also performed. It was found that the distribution of *L. speciosa* will be drastically affected by climate change. In almost all projections species reduced its range; specifically the pessimist-2050 scenario projected a reduction of 29%. Under the optimistic-2070 scenario climatic and biotic models predict reduction of the species distribution in only 9 and 3%. However, the pessimistic-2070 scenario project a total loss of the habitat required by the species. In contrast, the optimist-2050 scenario projected an increase of 11 and 20% in both climatic model and biotic, respectively. The conditions for the species in the future would be at higher altitudes (200-400 m above) more than the contemporary altitude. Under this scenario, existing protected areas will not cover the future distribution and therefore it would be necessary to promote and plan new protected areas for the protection of this and other species

Keywords: epiphyte, biotic interactions, risk of extinction, macroecological scales.

1. INTRODUCCIÓN

El cambio climático o calentamiento global es un término utilizado para referirse al aumento o los cambios de la temperatura y la precipitación, así como la ocurrencia de eventos climáticos extremos (Gian-Ret et al. 2002, IPCC 2014). Esto como consecuencia de las actividades humanas, que han ocasionado cambios en la composición de la atmósfera (Thompson & Ziska 2014). Las crecientes concentraciones de gases de efecto invernadero como el dióxido de carbono (CO₂), metano (CH₄) y óxido nitroso (N₂O), han alterado los procesos ecosistémicos y la productividad de los organismos (IPCC 2014). Estos cambios afectan a la biodiversidad en todos sus niveles. Por ejemplo, a nivel de individuo estos efectos han afectado la fenología y fisiología de muchas especies (Hughes 2000, IPCC 2002, Walther et al. 2002, 2005, Peterson et al. 2005, Root et al. 2005). De la misma manera, han provocado la extinción de algunas especies y han alterado el rango de distribución de otras, y por lo tanto la composición de especies y las interacciones entre estas. Algunas especies han sido afectadas en la disminución de su tamaño, estructura y dinámica. Por ejemplo, Tylianakis et al. 2007 realizó un estudio sobre el efecto que ocasiona la modificación del hábitat sobre las estructuras tróficas, encontraron diferencias altamente significativas entre los hábitats, una de las especies estudiadas *Anthidium* sp. presentó mayor abundancia en sitios modificados, este aumento estaría impulsando cambios en las estructuras tróficas. También a nivel ecosistémico se ha documentado la alteración de los ciclos de nutrientes, flujos de agua, y composición de especies (Zotz 2013).

Los efectos del cambio climático repercuten en la diversidad biológica (Lovejoy 2008). Los efectos son más evidentes en las especies nativas y los ecosistemas (Kozlov 2008, Tylianakis et al. 2008, Araújo 2009). Las especies se enfrentarán a diferentes problemas ante las variaciones del clima. Por ejemplo, la limitación de recursos hídricos, debido a las largas temporadas de sequía por el desequilibrio de las estaciones, afectará los procesos metabólicos y reproductivos de las especies (Burkett et al. 2005). También la limitación de recursos como humedad y luz alterará el ciclo de vida de muchas especies (Gutiérrez & Trejo 2014).

Los requerimientos de las especies vegetales de algunas condiciones y recursos como la temperatura, humedad y luz son necesarios para completar su ciclo de vida (germinación, florecer y fructificación). Si estas variables son alteradas impiden que las especies se desarrollen de forma adecuada, por el rango de tolerancia que cada especie demanda (Dawson & Spannagle 2009). Probablemente, varias de estas especies serán incapaces de adaptarse fuera de su ambiente en los que sobrevivirán solo aquellas especies resistentes y de fácil adaptación (Hughes 2000, Parmesan 2006).

1.1. Efectos del cambio climático sobre la distribución de las especies

El cambio climático ha afectado el rango de distribución de un gran número de especie, restringiendo algunos sitios y haciendo disponibles nuevos áreas en otros rangos geográficos con condiciones climáticas favorables para su sobrevivencia. Estos cambios pueden ocurrir a una velocidad elevada a la que muchas especies no podrán adaptarse (Wiens & Graham 2005, Gavilán 2008). La velocidad de adaptación de las especies dependerá de diferentes factores o de las características de las mismas (Steffen et al. 2009).

Las especies que presentan escasa capacidad dispersiva estarán ante un riesgo mayor de extinción. Sin embargo, no serían las únicas (Benito et al. 2009), ya que la interacción que se da entre las especies y el clima es bastante estrecho (Araújo et al. 2005a). Estos cambios de la temperatura y la precipitación afectarán principalmente a especies de altitudes extremas (Crossman et al. 2011) y aquellas con distribución climática restringida, ocasionando la disminución del rango de distribución o la extinción local (Gutiérrez & Trejo 2014).

Los efectos del cambio climático sobre las especies no serán uniformes, por lo que se prevé que la migración ocurra a diferentes velocidades (IPCC 2014). Por lo tanto, es probable que se modifique la composición de la mayoría de los ecosistemas actuales, ya que muy difícilmente todas las especies que componen dichos ecosistemas serán capaces de desplazarse y adaptarse (Walther et al. 2002, Gavilán 2008). En escenarios de cambio climático las especies podrían reducir, aumentar o mantener sus rangos de distribución (Thomas et al. 2004, Kozlov 2008, Araújo 2009, García-Valdés et al. 2013).

1.2. Interacciones bióticas y cambio climático

Las interacciones bióticas como la depredación, competencia y mutualismo son fundamentales para el mantenimiento y permanencia de la diversidad biológica (Bascompte et al. 2006, Ives & Carpenter 2007). Sin embargo, estas interacciones pueden cambiar por efectos del cambio climático. Por ejemplo, una revisión exhaustiva realizada por Tylianakis et al. (2008) encontró una gran variabilidad en los efectos entre los estudios tanto de la frecuencia, intensidad, así como la direccionalidad. En algunos casos, se han detectado efectos multitróficos, incrementos de la intensidad y frecuencia de la herbivoría lo que provoca el aumentando de la densidad de patógenos en plantas y animales (Tylianakis et al. 2008, Blois et al. 2013).

Los factores que causan el calentamiento global afectan de distintas formas a las interacciones bióticas. Por ejemplo, el aumento de CO₂ y N provocan cambios directos sobre las tasas de crecimiento de las plantas y/o alteran las concentraciones químicas (proporción C:N) lo que puede afectar la fenología y fisiología de las especies y por lo tanto una gran variedad de interacciones bióticas en la que las plantas estén involucradas (Tylianakis et al. 2008). Además, el aumento de la temperatura puede afectar la relación entre especies en varios niveles tróficos (Tylianakis et al. 2007, 2008). Por ejemplo, Yeates et al. 1997 en un experimento realizado con nematodos, los cuales fueron sometidos a diferentes concentraciones de CO₂ por 60 días, encontraron que al aumentar las concentraciones de CO₂ disminuyeron los nematodos bacterianos y aumentaron los nematodos omnívoros y depredadores. Otro ejemplo son los cambios en la fenología de las plantas causado por el cambio climático, este puede afectar hasta el 50% de las especies polinizadoras dentro de una red trófica (Memmott et al. 2007).

Por otra parte, se cree que las especies altamente dependientes de otras especies (especialistas), tendrán mayor probabilidad de sufrir cambios, cuando las especies con las que interactúan se vean afectadas por el cambio climático. Por lo tanto, se esperarían cambios, específicamente reducciones, en la distribución futura de dichas especies (Araújo & Luoto 2007, Van der Putten et al. 2010).

1.3. ¿Cómo afectará el cambio climático a las plantas epífitas?

Las epífitas son consideradas como un grupo amenazado por el cambio global, ya que los hábitats que albergan la mayoría de estas especies (p.e. bosques tropicales), son los más afectados (Zotz & Bader 2009). La variación de la temperatura y la precipitación principalmente tiene un efecto directo sobre estas especies, ya que estas son dependientes de los nutrientes provenientes de la atmósfera, haciéndolas altamente sensibles a los cambios (Benzing 1990, Cach-Pérez et al. 2013). Las epífitas son consideradas buenos indicadores del cambio climático, por su extraordinaria dependencia de la atmósfera para la captación de nutrientes y el agua que necesitan, esto las hace particularmente sensibles a la humedad (Benzing 1990, Helliker & Griffiths 2007, Cach-Pérez et al. 2013).

Las epífitas se enfrentan a condiciones adversas del ambiente, por ejemplo las que crecen sobre las copas de los árboles, están expuestas a fuertes vientos, sequías pronunciadas, escasez de nutrientes y radiación intensa. La respuesta que han tenido estas especies ante estos cambios son la modificación morfológica, ecológica y fisiológica (Zotz & Andrade 2002, Gutschick & BassiriRad 2003). Por ejemplo, un estudio realizado por Vaz y colaboradores en el 2004, midieron los efectos del aumento de la temperatura sobre *Psymorchis pusilla* (Orquidaceae), esta especie crece en temperaturas de 27°C. Cuando la especie crecía *in vitro* a temperaturas mayores (3°C mas que a la que normalmente crece), *P. pusilla* reduce su biomasa en un 30% y la formación de su espiga floral se reduce hasta en un 50%. Por otro lado, el aumento del CO₂, provoca alteraciones fisiológicas a varias especies epífitas, provocando cambios en la fotosíntesis, debido a la reducción de agua y nutrientes, esto afecta al crecimiento, carboxilación de enzimas y cambios en la acidificación nocturna (Li et al. 2002). La morfología de las epífitas se modifica en la reducción o aumento de estomas, la densidad de los estomas depende de la radiaciones solares, si esta aumenta o disminuye provoca una variación en el número de estomas y tricomas (Cach-Pérez 2008). La densidad de los tricomas afectan la absorción de agua, nutrientes, transpiración foliar y en el fotoperíodo. Altas densidades de tricomas impiden la radiación solar sobre las hojas (Larcher 2003). El aumento o disminución de tamaño es otro cambio morfológico que ha sido ocasionado por los cambios en el ambiente. El aumento de tamaño favorece a muchas epífitas para evitar los déficits hídricos de las sequías, mientras

que los tamaños pequeños se consideran como tolerantes a sequías por la reducción de la conductancia estomática (Zotz & Hietz, 2001).

1.4. Distribución de especies, cambio climático y predictores bióticos

Para minimizar los impactos del cambio climático sobre los ecosistemas y promover la conservación de la diversidad biológica, es fundamental conocer y cuantificar esta diversidad para poder dar seguimiento de su dinámica (Balmford & Bond 2005). Para esto el modelado de la distribución de especies puede proporcionar un medio útil para predecir los cambios en la distribución de las especies, identificando áreas prioritarias para su conservación (Guisan & Thuiller 2005). Los modelos de distribución de especies que consideran cambio climático son utilizados para estimar los cambios en la extensión de la distribución de las especies en el futuro. Además de estos cambios, también se pueden explorar las condiciones en las que las especies potencialmente podrán sobrevivir. Los resultados de estos modelos pueden ser de utilidad en la tomar de decisiones de conservación (Hijmans & Graham 2006, Fitzpatrick & Hargrove 2009, Van der Putten et al. 2010, Wilson & Roberts 2011).

A pesar de que estos modelos son muy prometedores en la predicción de la dirección de la distribución de las especies en el futuro, a menudo, estas herramientas sólo incluyen variables abióticas y no toman en cuenta información adicional como las interacciones bióticas o su dinámica (Austin 2002, Thuiller et al. 2008). Las interacciones bióticas con el cambio climático se desestabilizan, ya que las especies pueden cambiar sus rangos individualmente a medida que emigran a diferentes velocidades y/o en direcciones diferentes (Davis & Shaw 2001, Shuttle et al. 2007). Para obtener predicciones completas y robustas de los futuros impactos del cambio climático sobre la distribución de las especies, se requiere de la consideración de muchos factores que influyen en la vulnerabilidad de las especies ante los cambios, como por ejemplo las interacciones bióticas, potencial de adaptación, entre otros. (Williams et al 2008). Recientemente se han integrado algunas variables bióticas para predecir los cambios en la distribución en el futuro, como polinizadores, competidores y depredadores (Wintle & Bardos 2006, Heikkinen et al, 2007).

Es importante considerar factores adicionales al clima, porque estos factores pueden tener respuestas diferentes a los cambios ambientales, y también podrían estar influyendo en la determinación de los rangos geográficos de las especies en el futuro. Por ejemplo, los individuos los cambios en el clima podrían llevar a la ruptura de las interacciones entre las especies actuales y la formación de otras nuevas (Hughes 2000, Preston et al. 2008, Van der Putten et al. 2010). Tales cambios podrían no ser detectables por los modelos de distribución de especies, si solo se consideran factores abióticos, como el clima, el cual está asociado a la distribución actual de las especies (Araújo & Luoto 2007, Preston et al. 2008).

Debido a la crisis ambiental que se enfrentan las especies es necesario contar con predicciones futuras de la distribución de las especies. Sin embargo, existen pocas técnicas o metodologías que ayuden a la comprensión de los cambios que pudieran experimentar la distribución de las especies en el futuro (Eltih et al. 2010). Con este estudio se pretende identificar los efectos del cambio climático sobre la distribución de *Laelia speciosa*, una planta epífita endémica de México. Para esto se consideran diferentes escenarios de cambio climático y la distribución futura de sus hospederos. Debido a que *L. speciosa* es una especie altamente dependiente del hospedero y que su hábitat climático actual se encuentra contenido dentro del hospedero. Es importante que en el desarrollo de modelos de distribución futura, se considere la distribución de las especies hospederas y no solamente el hábitat climático, esto debido a que se cree que las especies altamente dependientes de otras, tendrán un impacto mayor si las especies con las que interactúan son afectadas por el cambio climático, esto se verá reflejado en la reducción de su distribución futura de la especie. No considerar a los hospederos para estimar la distribución de *L. speciosa* se podría estar sobreestimando su distribución. Por otro lado debido a la forma de vida de esta especie, las condiciones futuras tales como el aumento de la temperatura y la reducción en la precipitación, tienen efectos directos sobre la especie, por su dependencia directa de los nutrientes de la atmósfera. Por esto, se espera una disminución de la distribución de *L. speciosa*. También, se espera que en la comparación de los modelos contemporáneos con aquellos futuros que únicamente consideran el clima, la magnitud de pérdida del área de distribución será menor que aquellos que además de considerar el clima, consideren también la distribución futura de los hospederos.

2. OBJETIVOS

2.1. General

Obtener diferentes escenarios de cambio climático de la distribución de *Laelia speciosa*, mediante el uso de variables climáticas y los hospederos para detectar los cambios en su distribución para los años 2050 y 2070.

2.2. Particulares

- Proyectar los cambios en la distribución de *L. speciosa* tomando en cuenta el cambio climático y sus especies hospederas, en dos escenarios: pesimista y optimista para el 2050 y 2070.
- Comparar la distribución actual de *L. speciosa* con los escenarios del 2050 y 2070.
- Obtener los rangos altitudinales de *L. speciosa* para el 2050 y 2070.
-

3. METODOLOGÍA

Los modelos obtenidos para la distribución actual de *Laelia speciosa* y su hospedero *Quercus deserticola* (Capítulo I), fueron proyectados utilizando cuatro escenarios de cambio climático: pesimista y optimista 2050 y 2070. Las capas climáticas de cada escenario fueron obtenidos de la página de WordClim, Estas capas fueron realizadas a partir de modelos climáticos globales (GCM) de cuatro vías de concentración representativas (RCP), las cuales describen los posibles climas futuros, dependiendo de los gases de efecto invernadero que se vayan a emitir. Los RCPs son equilibrados con una amplia gama de posibles cambios en el futuro por las actividades antropogénicas y la emisión de gas de efecto invernadero (IPCC 2002).

En este estudio se utilizaron los escenarios de RCP2.6 y RCP8.5 Wm^{-2} para el 2050 y 2070 de la CMIP5 (*Coupled Model Intercomparison Project Phase 5*). El RCP2.6 supone que las emisiones globales anuales de los gases de efecto invernadero serán de 2.6 Wm^{-2} (medidas en CO₂-equivalentes) alcanzará su máximo entre 2010-2020, con la disminución de las emisiones sustancialmente a partir de entonces. El RCP8.5 supone que las emisiones seguirán aumentando en todo el siglo XXI, este escenario pronostica hasta 8.5 Wm^{-2} para el 20100 (IPCC 2013).

Las variables utilizadas para modelar la distribución de la especie en los escenarios anteriormente mencionados fueron nueve, previamente seleccionadas (ver Tabla 1 del Capítulo I). Las variables utilizadas fueron las siguientes: 1) Rango de temperatura diurno medio, 2) Isothermalidad, 3) Rango de temperatura anual, 4) Temperatura media del trimestre más húmedo, 5) Temperatura media del trimestre más cálido, 6) Temperatura media del trimestre más frío, 7) Precipitación del mes más seco, 8) Estacionalidad de la precipitación y 9) Precipitación del trimestre más húmedo.

Las proyecciones se realizaron en el programa MaxEnt (MAXENT ver. 3.3.1; Phillips et al. 2006). MaxEnt ha demostrado tener un buen desempeño en las proyecciones de escenarios climáticos futuros (Hijmans & Graham 2006, Kearney et al. 2010). Además de que solo requiere datos de presencia (Elith et al. 2006, Guisan et al. 2007).

Para correr los modelos MaxEnt fue parametrizado con la configuración predeterminada (Phillips & Dudík 2007). Se corrieron dos modelos por cada uno de los cuatro escenarios. En el primer modelo solo se consideraron variables climáticas, mientras que en el segundo, además del clima se integró como una capa más la distribución modelada del hospedero *Quercus deserticola*, se consideró solo esta especie por la preferencia que tiene *Laelia speciosa* por este árbol hospedero (90%). En las proyecciones donde se incluyó la distribución del hospedero, se asumió que la preferencia que actualmente sostiene *L. speciosa* con *Q. deserticola* seguirá igual en el futuro. Por lo que el modelo climático de *Q. deserticola* se ponderó a 0.90. Las salidas probabilísticas de MaxEnt de *L. speciosa* fueron procesados en ArcGis 9.3, en donde se transformaron en predicciones binarias de 0 y 1, considerando el umbral de corte que maximiza la sensibilidad y la especificidad, también utilizada para los modelos actuales. Este criterio ha demostrado ser eficiente ya que produce predicciones con más precisión (Jiménez-Valverde & Lobo 2007). Posteriormente se obtuvo el área de cada modelo.

Con la finalidad de obtener el área que probablemente perderá y ganará *Laelia speciosa* según los diferentes escenarios (2050 y 2070), se realizaron restas entre los modelos climático y biótico presentes y futuros, utilizando la función “Minus” de ArcGis 9.3. Los mapas resultantes fueron analizados para obtener las ganancias relativas (presencias que actualmente son ausencias), permanencias, riesgo de extinción (número de píxeles que en el presente son presencias y en el futuro ausencias) y cambio relativo neto (ganancias relativas + permanencias - la distribución actual).

Finalmente se traslapo el mapa de elevación de México para obtener los rangos altitudinales de la especie en 2050 y 2070, esto con la finalidad de obtener la dirección de desplazamiento de la especie.

4. RESULTADOS

Los resultados de los modelos desarrollados indican que en la mayoría de estos se observará una reducción del área de distribución potencial de *Laelia speciosa* tanto para escenarios optimistas, como pesimistas en ambos periodos de estudio (2050 y 2070). Sin embargo, en el escenario optimista-2050 proyecta un aumento de la distribución.

4.1. Distribución a 2050 y 2070

Se obtuvieron cuatro diferentes escenarios de la distribución de *Laelia speciosa* para el 2050 (Figura 1). Los escenarios optimistas tanto climático como biótico, prevén que la distribución de *L. speciosa* expandirá su rango de distribución hasta en un 11% y 20% respectivamente, mientras que los escenarios pesimistas que consideran que las concentraciones de CO₂ aumentarán 8.5 veces más que las actuales para el 2050 prevén que la especie reducirá su área de distribución en un 29% si solo se considera el clima y un 24% cuando se integra al hospedero (Tabla 1).

Los modelos de 2070 tanto para los escenarios optimistas-climático y optimista-biótico resultaron en una disminución de un 9, mientras que el segundo fue 3 veces menos (3%). En el caso de los escenarios pesimistas tanto climático como biótico), ambos preveen la extinción total de la especie para este period (Tabla 2).

Tabla 1. Cambios en la distribución de *Laelia speciosa* comparando modelos futuros a 2050.

Modelo	Escenario	Presente (%)	Futuro (%)	Cambio neto (%)
Climático	Optimista	7.20	8.00	11.12
Biótico		6.66	7.98	19.77
Climático	Pesimista	7.20	5.12	-28.94
Biótico		6.66	5.05	-24.09

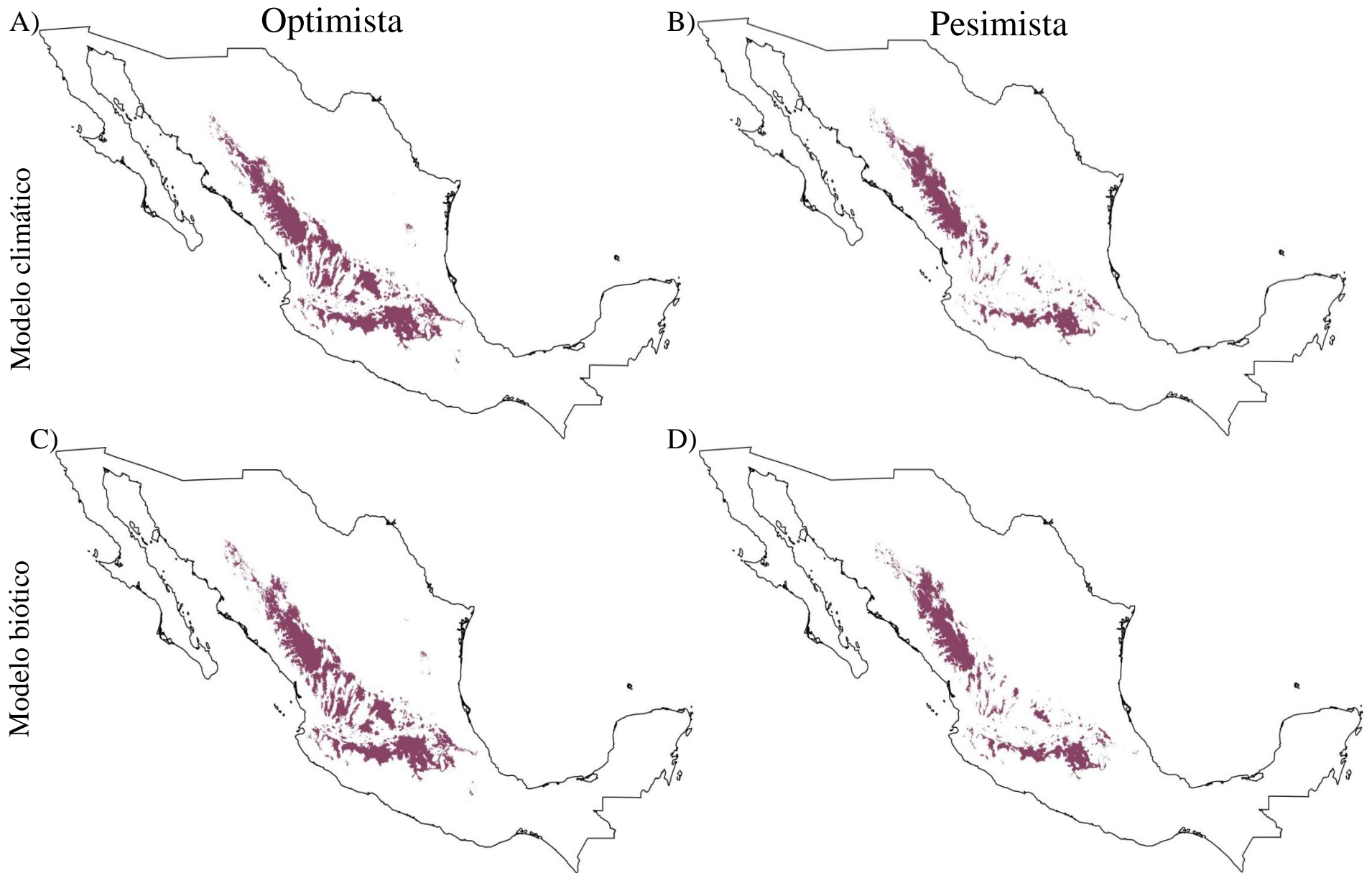


Figura 1. Distribución de *Laelia speciosa* en diferentes escenarios de cambio climático para el 2050. A) Modelo climático optimista 2050, B) Modelo climático pesimista 2050, C) Modelo biótico optimista 2050, D) Modelo biótico pesimista 2050.

Tabla 2. Cambios en la distribución de *Laelia speciosa* en el 2070

Modelo	Escenario	Presente (%)	Futuro (%)	Cambio neto (%)
Climático	Optimista	7.20	6.55	-9.09
Biótico		6.66	6.47	-2.88
Climático	Pesimista	7.20	0.00	-100.00
Biótico		6.66	0.00	-100.00

4.2. Comparaciones entre los modelos actuales y futuros de *Laelia speciosa*

La distribución de *Laelia speciosa* en todos los escenarios futuros disminuye en extensión y además amplía sus rangos altitudinales sobre el nivel del mar (Tabla 3). En los cuatro escenarios hay un cambio relativo neto en el área de distribución que actualmente ocupa. Los escenarios pesimistas preveen una reducción mas drástica de la distribución de *L. speciosa*, prediciendo como se mencionó anteriormente una pérdida total para el 2070 (Figura 3 y 4).

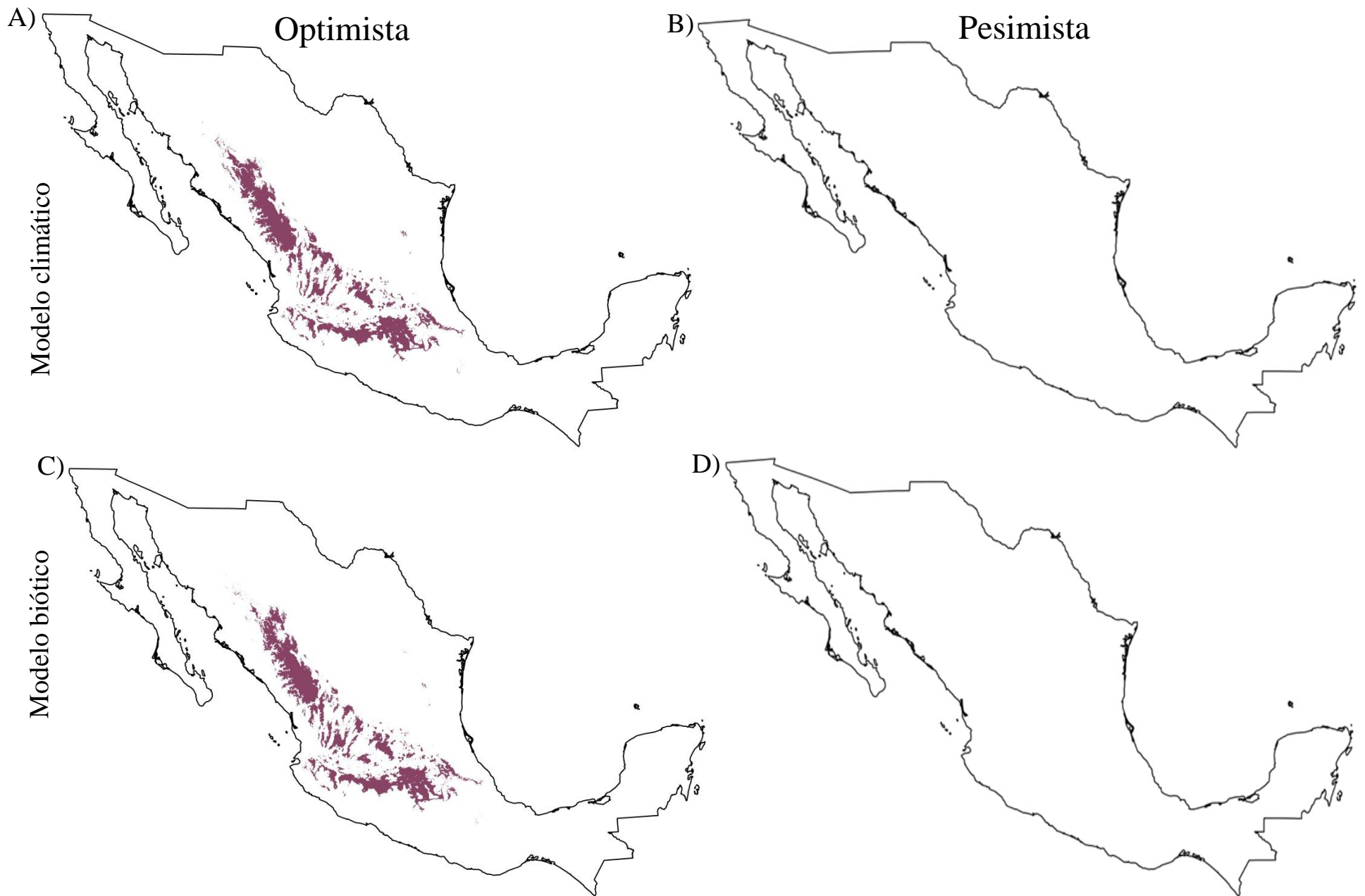


Figura 2. Distribución de *Laelia speciosa* en diferentes escenarios de cambio climático para el 2070. A) Modelo climático optimista 2070, B) Modelo climático pesimista 2070, C) Modelo biótico optimista 2070 y D) Modelo biótico pesimista 2070, para ambos años al igual que el modelo biótico.

Por otro lado, se detectó un riesgo de extinción importante, especialmente en el centro de la distribución (región biogeográfica del eje neovolcánico y Altiplano Sur) se detectó una reducción de aproximadamente el 60%, mientras que el norte detectó una reducción de área muy bajo (región sierra madre occidental: 5%) y por el contrario se detectaron ganancias relativas muy grandes (Tabla 3).

Tabla 3. Comparaciones de los modelos de distribución actual-futura de *Laelia speciosa*. Ganancias relativas son áreas nuevas de distribución de *L. speciosa* en el futuro. Permanencias: área actual que permanecerá en el futuro. Riesgo de extinción: indica aquellas áreas en donde actualmente está presente la especie y según las predicciones se perderá en el futuro. Cambio relativo neto obtenido mediante la suma de las ganancias relativas más permanencias menos la distribución actual. Nótese que las cantidades son porcentajes.

Comparación	Ganancias relativas (%)	Permanencias (%)	Riesgo de extinción (%)	Cambio relativo neto (%)
Año 2050				
Clima actual – Cima futuro	97.74	10.79	89.21	8.52
Biótico actual – Biótico futuro	101.29	11.02	88.98	12.31
Clima actual – Cima futuro	67.05	8.57	91.43	-24.37
Biótico actual – Biótico futuro	67.86	8.54	91.46	-23.60
Año 2070				
Clima actual – Cima futuro	76.88	9.31	90.69	-13.81
Biótico actual – Biótico futuro	79.15	9.33	90.67	-11.51
Clima actual – Cima futuro	0.00	0.00	100.00	-100.00
Biótico actual – Biótico futuro	0.00	0.00	100.00	-100.00

De acuerdo con los escenarios del 2050 y 2070 *Laelia speciosa* aumentará su rango altitudinal de distribución entre 200 y 400 msnm por arriba de los rangos contemporáneos. Comparando con los modelos actuales la especie ocupa rangos altitudinales que va desde los 800 a los 3400 msnm. Según el modelo optimista-2050 y 2070 la especie ocupará un rango altitudinal que va de los 600 msnm hasta 3800, mientras que el pesimista-2050 prevé un rango menos amplio (1000-3800 msnm).

COMPARACIONES: PRESENTE Y FUTURO 2050

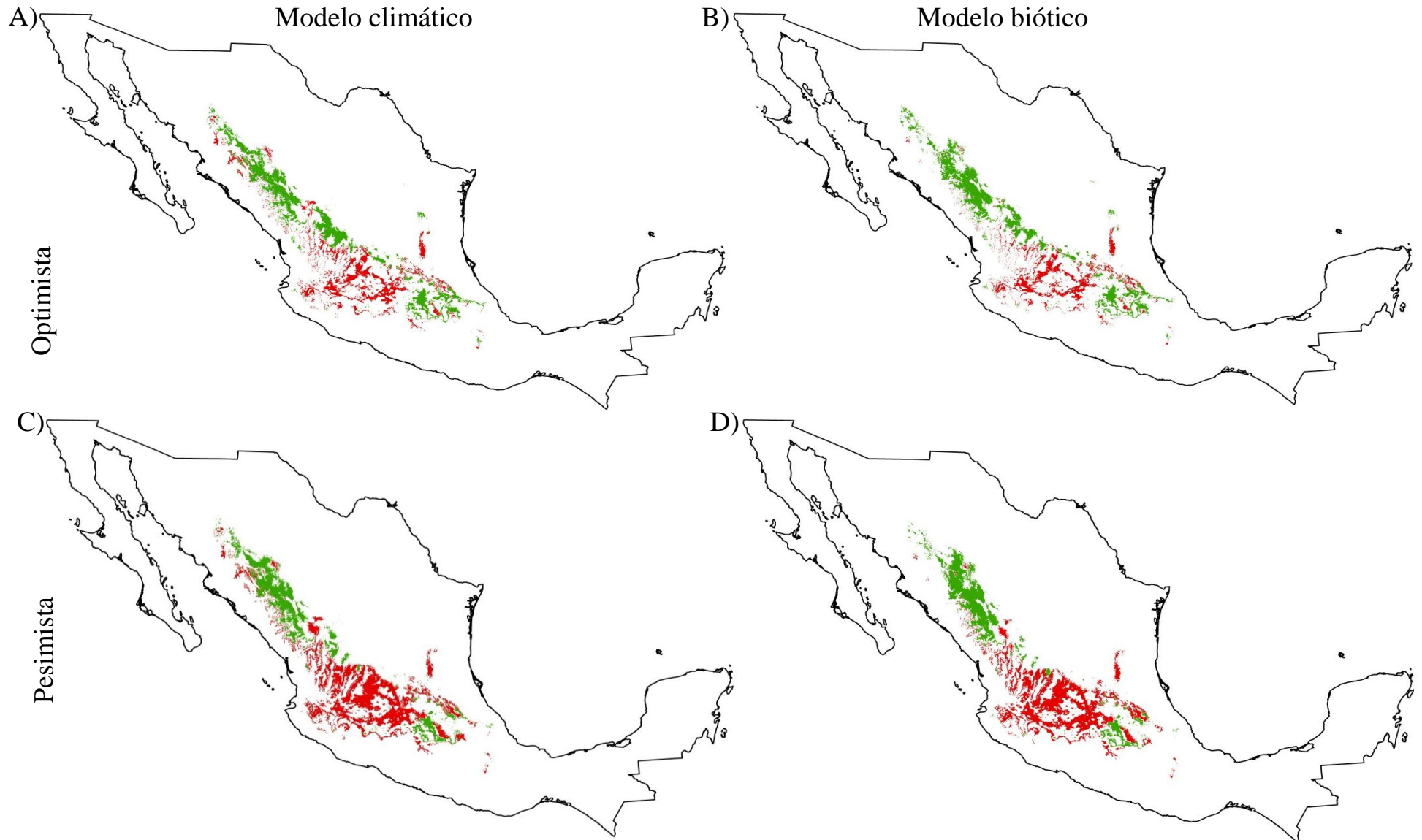


Figura 3. Comparaciones entre los modelos actuales y del 2050 de la distribución de *Laelia speciosa*. En verde se muestra el área que potencialmente la especie ocupará en el 2050 (Ganancias relativas + Permanencias) y en rojo el área que perderá para ese año (Riesgo de extinción). A y B representan los escenarios optimistas, mientras que C y D representan los escenarios pesimistas.

COMPARACIONES: PRESENTE Y FUTURO 2070

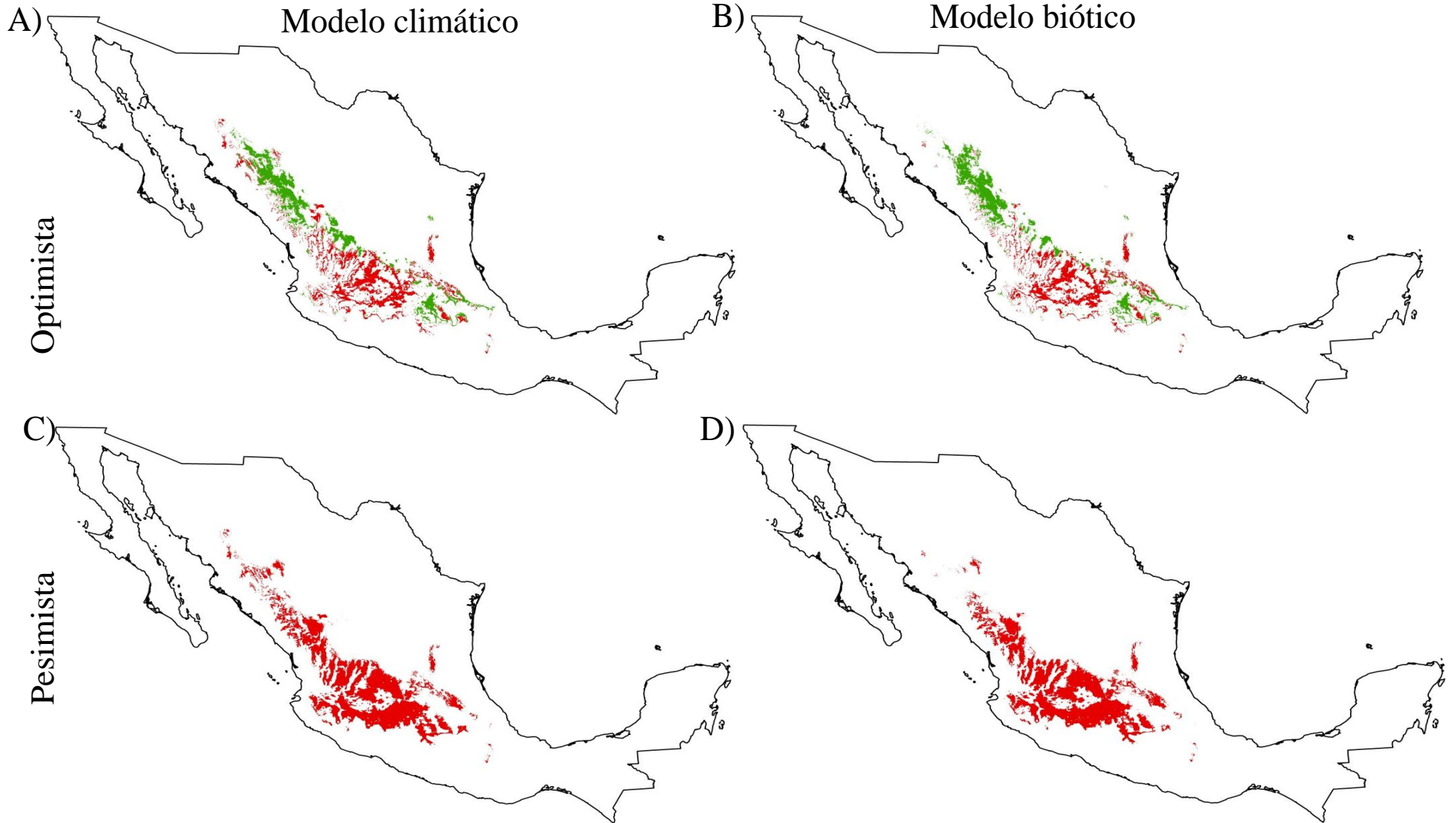


Figura 4. Comparaciones entre los modelos actuales y del 2070 de la distribución de *Laelia speciosa*. En verde se muestra el área que potencialmente la especie ocupará en el 2050 (Ganancias relativas + Permanencias) y en rojo el área que perderá para ese año (Riesgo de extinción). A y B representan los escenarios optimistas, mientras que C y D representan los escenarios pesimistas.

A pesar de que la especie ampliará sus rangos de distribución este desplazamiento será a zonas donde las temperaturas sean similares a las actuales (Tabla 4). El rango de temperatura en el que actualmente se distribuye, aumentará solo 1 °C aproximadamente, esto si se toma en cuenta la temperatura media anual. En el caso de la temperatura mínima solo aumentará menos de 0.5 °C y la temperatura máxima en proyectada será similar a la actual (Tabla 4; Apéndice 1).

Tabla 4. Promedios de temperatura mínima, máxima y media anual de la distribución de *Laelia speciosa*

Modelo	Temperatura mínima	Temperatura máxima	Temperatura promedio anual
Climático actual	4.3	28.1	16.1
Biótico actual	4.6	28.8	16.0
Climático optimista-2050	4.7	28.8	16.9
Biótico optimista-2050	4.9	28.3	16.6
Climático pesimista-2050	4.8	28.6	16.9
Biótico pesimista-2050	5.1	28.3	17.1
Climático optimista-2070	4.6	28.5	16.8
Biótico optimista-2070	4.8	28.1	16.9

5. DISCUSIÓN

La distribución de *Laelia speciosa* proyectada en diferentes escenarios de cambio climático optimistas y pesimistas, prevén la reducción del rango de distribución de la especie. La distribución de las especies (tanto contemporánea como futura) está condicionada por diferentes factores como el clima y las interacciones bióticas. Se ha descrito que el clima, especialmente la temperatura juega un papel importante en los rangos de distribución de las especies. Por ejemplo, la reducción de la luz condiciona la fotosíntesis (Benzing 1998, Lambers et al. 1998). Por lo tanto, si en escenarios futuros existen cambios en las condiciones climáticas en general, podría esperarse, como consecuencia, que las especies sigan una de tres alternativas: adaptarse, migrar o extinguirse, lo cual dependerá, en gran medida, de la rapidez con los que se presenten los cambios en el clima (Dawson et al. 2011).

La reducción del rango de distribución de las especies, se puede deber a que las interacciones interespecíficas afectan las tasas de colonización a través de la alteración de las tasas de crecimiento de la población local y las tasas de desplazamiento espacial o por la alteración de otros parámetros demográficos (Svenning et al. 2014). Se ha propuesto que en relaciones interespecíficas de pares de especies, algunas de éstas pueden tener menor habilidad para colonizar nuevos hábitats (Urban et al. 2012). Para el caso de *L. speciosa* se podría hipotetizar que: i) el hospedero debería de ser más hábil para colonizar nuevos ambientes, y así permitir a *L. speciosa* la colonización de nuevas áreas y ii) *L. speciosa* se adapte a nuevas especies de hospederos disponibles. Los modelos futuros obtenidos predicen nuevas áreas de distribución respecto al modelo contemporáneo. Sin embargo existen otros factores que pueden impedir la colonización de estas nuevas áreas. Entre estos factores se encuentra la capacidad de dispersión, la probabilidad de adaptación, la asociación con otras especies como con hongos micorrízicos y de la disponibilidad de hospederos (Dunn et al. 2009, Urbina et al. 2012, Alfaro et al. 2014).

Existen otros factores que pueden también ser determinantes en la respuesta al cambio climático, tales como las interacciones bióticas que pueden restringir la distribución de la especie focal. Para el caso de muchas orquídeas, se han documentado relaciones muy

estrechas. Por ejemplo, la orquídea *Angraecum sesquipedale* presenta una especificidad única con su polinizador *Xanthopan morgani praedicta* lo que es resultado de un proceso co-evolutivo durante miles de años (Arditti et al. 2012). Otro ejemplo es la relación de muchas orquídeas con hongos micorrízicos. En un estudio realizado al sur de Ecuador con cuatro especies de orquídeas epifitas (*Stelis hallii*, *S. superbiens*, *S. concinna* y *Pleurothallis lilijae*), se encontró que la presencia del hongo micorrízico *Tulasnella sp* en la raíz de estas orquídeas es necesaria para su crecimiento y mantenimiento (Suárez et al. 2006). Las interacciones bióticas conducen procesos evolutivos y ecológicos clave y median respuestas de las especies al cambio climático. De la misma manera, el cambio climático puede afectar la dirección, frecuencia e intensidad de las interacciones. La comprensión de la complejidad de la interacción entre el clima y las interacciones bióticas, es esencial para anticipar cómo las especies responderán a los cambios. El cambio climático ha perturbado los ecosistemas y las interacciones tróficas en diferentes escalas de tiempo, provocando extinciones y la creación de comunidades transitorias dominadas por especies e interacciones generalistas (Blois et al. 2013).

5.1. Riesgo de extinción, interacciones y movimiento altitudinal

De la comparación de los modelos actuales y futuros se desprende un dato importante que es el riesgo de extinción de la especie. De todas las estimaciones obtenidas, quizás esta métrica es a la que se debe poner más atención, ya que nos puede dar información de lo que potencialmente se podría perder en un futuro considerando escenarios de cambio climático.

Lo observado indica que los mayores riesgos de extinción se encuentran en el centro de la distribución de la especie (el Eje Neovolcánico y Altiplano Sur), mientras que al norte (Sierra Madre Occidental) se detecta una expansión. Dos posibles explicaciones no excluyentes de porque se detecta mayor riesgo de extinción de *L. speciosa* en el centro y no en el norte pueden ser las siguientes: i) en el norte de su distribución de la especie, en recientes exploraciones indican que muy probablemente su especialización con *Quercus deserticola* no existe. Ya que no se ha detectado la presencia de este hospedero y se puede encontrar hospedada en otras especies de este género aún no identificadas (*obs. pers*). ii) la segunda explicación se relaciona con la altitud a la que se puede distribuir en los escenarios futuros. Las montañas del centro (Eje Neovolcánico) donde actualmente se distribuye *L.*

speciosa son altitudes bajas y especie se encuentra en la parte alta, por lo tanto bajo escenarios de cambio climático no tendrían la oportunidad de ampliar sus rangos hacia altitudes mayores y por lo tanto tendería a la extinción. Por ejemplo, la mayoría de las áreas del Eje Neovolcánico en donde se encuentra actualmente distribuida la especie, las montañas solo llegan hasta 2600 m. y las montañas de mayor altitud se encuentran mas lejanas (alrededor de 60 km) y se necesitaría que *L. speciosa* tuviera una habilidad de dispersión muy alta para la colonización de otras áreas en donde se encuentra el hábitat climático propicio. Por el contrario, en áreas más al norte, la especie se distribuye en áreas mas bajas (Sierra Madre Occidental) en el Estado de Durango y al Sur de Sinaloa, por lo tanto tendrían un rango altitudinal mas amplio para colonizar. Además las montañas con altitudes similares se encuentran relativamente a poca distancia de las poblaciones actuales (2-5 km). Por esto se podría pensar que el riesgo de extinción será menor. La altitud está correlacionada con la temperatura y otras variables climáticas (Begon et al 2006). Especialmente se detectó que las nuevas áreas (Ganancia relativa) hacia donde el modelo proyecta la distribución, la temperatura potencial en el futuro es similar al actual. Esto también podría contribuir a explicar la extinción en el centro y la ampliación de la distribución en el norte de la distribución.

Si bien los modelos prevén la colonización de *Laelia speciosa* hacia altitudes mayores, una limitante seria su capacidad de dispersión, por la respuesta que pudieran tener sus polinizadores en el futuro. Se conocen solo dos especies de polinizadores para esta especie, *Bombus pennsylvanicus sonorus* y *Bombus ephippiatus* (Medina 2004). Aunque *Laelia speciosa* pudiera ser capaz de dispersarse lo suficientemente rápido como para permanecer en un clima adecuado, las interacciones con los polinizadores podrían impedir la colonización de estas nuevas áreas.

Por otro lado, el escenario pesimista-2070 prevé la extinción total de la especie. Una primera explicación podría ser debido al gran incremento de CO₂ (8.5 veces mayor que en la actualidad) y al aumento de la temperatura (2.0-3.5 °C). Otra posible explicación podría ser que en el futuro el rango de expansión de las especies se vea limitado por las interacciones. Probablemente para este año *Laelia speciosa* puede no ser capaz de dispersarse a la misma velocidad con que ocurran los cambios. Otra opción es que la especie pueda adaptarse a los cambios a la misma velocidad que ocurran pero la(s)

especie(s) con la que interactúa (hospedero, polinizadores, micorrizas) no. Esto provocaría que aunque la especie se adapte, la ausencia del hospedero podría impedir la colonización de nuevas áreas (Urban et al. 2013), ya que las especies pueden cambiar sus rangos individualmente a medida que emigran a diferentes velocidades y/o en direcciones diferentes (Davis & Shaw 2001, Suttle et al. 2007).

En este aspecto se puede proponer que para aquellas especies altamente dependientes de interacciones especializadas, es fundamental considerar información de dichas interacciones en los modelos, como indicadores de dicha relación, ya que de no incluir esa información podríamos estar subestimando riesgos de extinción de las especies (Urban et al. 2013, Svenning et al. 2014), porque se cree que las distribuciones bajo cambio climático son más sensibles a la inclusión de interacciones bióticas (Araújo & Luoto 2007, Meier et al. 2010, Hof et al. 2012). Es importante considerar que estas conclusiones están basadas únicamente en este estudio con una especie asumiendo una interacción. Es decir, estas consideraciones se deben de tomar con precaución y primero se debe de conocer el sistema de estudio y las diferentes especies con las que interactúa la especie focal, e identificar las más especializadas para ser incluidas. Las interacciones menos especializadas pueden aportar menos información a los modelos (Araújo & Luoto 2007, Gianini et al. 2013). Sin embargo, un marco claro para la incorporación de las interacciones entre especies en las proyecciones de cambio climático sigue siendo difícil de alcanzar (Angert et al. 2013).

6. CONCLUSIONES

Laelia speciosa se verá afectada por los cambios de temperatura, si el cambio climático es mínimo la especie puede verse favorecida. Esta posibilidad tiene muy bajas probabilidades de ocurrir, ya que se prevé que las concentraciones de CO₂ aumenten y con ello la temperatura también aumente a un ritmo acelerado.

Los modelos prevén un desplazamiento de la distribución de la especie a altitudes mayores, esto solo será posible si ambas especies (hospedero y *Laelia speciosa*) tienen la misma respuesta ante el cambio climático, si eso no ocurre *L. speciosa* puede extinguirse a menos de que se adapte a nuevos hospederos. Sin embargo, estaría limitada a la presencia de otras interacciones como los polinizadores, micorrizas, entre otros.

Los resultados obtenidos deben ser interpretados con precaución, ya que estos modelos a pesar de su importancia solo nos brindan aproximaciones del impacto que pudiera tener la especie en el futuro debido a cambio climático. Para obtener predicciones más realistas de los efectos del cambio climático sobre la distribución de las especies se necesita conocer el funcionamiento de las redes de interacciones que en ocasiones pueden ser muy complejas y aún no existen las metodologías apropiadas, para representar dicha complejidad.

7. LITERATURA CITADA

- Anditti, J., Elliott, J., Kitching, J.I. & Wasserthal T.L. 2012. 'Good Heavens what insect can suck it' – Charles Darwin, *Angraecum sesquipedale* and *Xanthopan morgani praedicta*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 169: 403-432.
- Angert, L.A., LaDeau, L.S., & Ostfeld, S.R. 2013. Climate change and species interactions: ways forward. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1297: 1-7.
- Alfaro, R.I., Fady, B., Vendramin, G.G., Fleming, R.A., Sáenz-Romero, C., Lindig-Cisneros, R.A., Murdock, T. Vinceti, B., Navarro, C.M., Skoppa, T., Baldinelli, G., El-Kassaby, Y.A. & Loo, J. 2014. The role of forest genetic resources in responding to biotic and abiotic factors in the context of anthropogenic climate change. *Forest Ecology and Management*, p. 1-12.
- Araújo, B.M. & Luoto M. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 743-753.
- Araújo, M. 2009. Climate change and spatial conservation planning. *Spatial conservation prioritisation: quantitative methods and computational tools* (ed. by A. Moilanen, K.A. Wilson and H.P. Possingham), pp. 172–184, Oxford University Press, Oxford.
- Araújo, M.B, Thuiller W, Williams P.H. et al. 2005a. Downscaling European species atlas distributions to a finer resolution: implications for conservation planning. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 17-30.
- Araújo, M.B. & Luoto, M. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 743-753.
- Austin, M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157: 101-118.
- Balmford, A. & Bond W. 2005. Trends in the state of nature and their implications for human well-being. *Ecology Letters*, 8: 1218-1234.
- Bascompte, J., Jordano, P. & Olesen, J.M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312: 431-433.
- Bascompte, J., Melián, C.J. & Sala, E. 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 5443.

- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. 2006. *Ecology From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Benito, B.M., Martínez-Ortega M.M., Muñoz L.M., Lorite J. & Penas J. 2009. Assessing extinction-risk of endangered plants using species distribution models: a case study of habitat depletion caused by the spread of greenhouses. *Biodiversity and Conservation*, 9: 2509-2520.
- Benzing, D.H. 1990. *Vascular Epiphytes*. New York: Cambridge University Press 353 pp.
- Benzing, D.H., 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: The significance of resident epiphytes. *Climatic Change*, 39: 519-540.
- Blois, J.L. et al. 2013. Climate change and the past, present, and future of biotic interactions. *Science*, 341: 499-504.
- Burkett, V.R., Wilcox, D.A., Stottlemeyer, R., Barrow, W., Fagre, D., Baron, J., Price, J., Nielsen J. & Co-authors. 2005. Nonlinear dynamics in ecosystem response to climate change: Case studies and policy implications. *Ecological Complexity*, 2: 357-394.
- Cach-Pérez, M.J., Andrade J.L., Chilpa-Galván N., Tamayo-Chim M., Orellana R. & Reyes-García C. 2013. Climatic and structural factors influencing epiphytic bromeliad community assemblage along a gradient of water-limited environments in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 6: 283-302.
- Grossman, E.E., George, D.A., & Angela, Lam. 2011. Shallow stratigraphy of the Skagit River Delta, Washington, derived from sediment cores: U.S. Geological Survey Open File Report 2011-1194, 123 p.
- Davis M.B. & Shaw R.G. 2001. Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science*, 292: 673-79.
- Dawson, B. & Spannagle, M. 2009. *The complete guide to climate change*. Routledge, New York. 436 p.
- Dawson, I.K., Vinceti, B., Weber, J.C., Neufeldt, H., Russell, J., Lengkeek, A.G., Kalinganire, A., Kindt, R., Lillesø, J.P. B., Roshetko, J., Jamnadass, R. 2011) Climate change and tree genetic resource management: maintaining and enhancing the productivity and value of smallholder tropical agroforestry landscapes. A review. *Agroforestry Systems*, 81, 67-78.

- Dunn, R.R., Sanders, N.J., Guénard, B. & Weiser, M.D. 2009. Geographic gradients in the diversity, abundance, size, and ecological consequences of ants. *Ant Ecology*, L. Lach C. Parr and K. Abbot, editors (Invited). Oxford University Press.
- Elith, J., Graham, C. & Species Modelling Group, N.C.E.A.S. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.
- Elith, L., Kearney, M. & Phillips, S. 2010. The art of modeling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 330-342.
- Fitzpatrick, M. & Hargrove, W. 2009. The projection of species distribution models and the problem of non-analog climate. *Biodiversity and Conservation*, 18: 2255-2261.
- García-Valdés, R., Zavala, M.A., Araújo, M.B. & Purves, D.W. 2013. Chasing a moving target: projecting climate change-induced changes in nonequilibrium tree species distributions. *Journal of Ecology*, 101: 441-453.
- Gavilán, R. G. 2008. La vegetación de alta montaña. In *Avances en biogeografía*, M. Redondo, M. Palacios, F. López, T. Santamaría & D. Sánchez (eds.). Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Geografía e Historia, Madrid. p. 165-174.
- Giannini, T.C., Chapman, D.S., Saraiva, A.M., Alves-dos-Santos, I. & Biesmeijer, J.C. 2013. Improving species distribution models using biotic interactions: a case study of parasites, pollinators and plants. *Ecography*, 36: 649-656.
- Gian-Reto, W., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 339-395.
- Guisan, A. & Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8:993-1009.
- Guisan, A., Graham C.H., Elith, J., Huettmann, F. & the NCEAS Species Distribution Modelling Group. 2007. Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. *Diversity and Distributions*, 13: 332-340.
- Guitérrez, E. & Trejo I. 2014. Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 179-188.
- Gutschick, V.P. & BassiriRad, H. 2003. Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist*, 160: 21-42.

- Heikkinen, R.K., Luoto M., Virkkala R., Pearson R.G. & Korber, J.H. 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macroscales. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 754-763.
- Helliker, B.R. & Griffiths H. 2007. Toward a plant-based proxy for the isotope ratio of atmospheric water vapor. *Global Change Biology*, 13:723-733.
- Hijmans, R.J. & Graham, C.H. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*, 12: 2272-2281.
- Hof, R.A., Jansson, R. & Nilsson, C. 2012. How biotic interactions may alter future predictions of species distributions: future threats to the persistence of the arctic fox in Fennoscandia. *Diversity and Distributions*, 18: 554-562.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 56-61.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2002. Cambio climático y biodiversidad. Documento técnico V del IPCC. H. Gitay, A. Suárez, R. Watson y D. Dokken (eds.). Ginebra. 85 p.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). CAMBIO CLIMÁTICO. 2013. Bases físicas. Contribución del Grupo de trabajo I al Quinto Informe de Evaluación del IPCC.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). CAMBIO CLIMÁTICO. 2014. Impactos, adaptación y vulnerabilidad. Parte A: Aspectos mundiales y sectoriales. Parte B: Aspectos regionales. Contribución del Grupo de trabajo II al Quinto Informe de Evaluación del IPCC.
- Ives, A.R. & Carpenter, S.R. 2007. Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 317: 58-62.
- Jiménez-Valverde, A. & J.M. Lobo. 2007b. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta Oecologica*, 31: 361-369.
- Kearney, M.R., Wintle, B.A. & Porter, W.P. 2010. Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change *Conserv. Lett.*, 3, 203-213.
- Kozlov, M. 2008. Losses of birch foliage due to insect herbivory along geographical gradients in Europe: a climate-driven pattern? *Climatic Change*, 87: 107-117.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. & Pons, T.L. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, Berlin, 540 p.

- Larcher, W. 2003. Physiological plant ecology (Ecophysiology and stress physiology of functional groups). 4th edition. ISBN 3-540-43516-6 Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York, 504 p.
- Lovejoy, S., Tuck, A.F., Hovde, S.J. & Schertzer, D. 2008c. Do stable atmospheric layers exist?, *Geophysical Research Letters*, 35: 1-4.
- Medina, N.D. 2004. Éxito reproductivo en dos poblaciones de *Laelia speciosa* (HBK) Schltr. (Orchidaceae), en Michoacán, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, UMSNH. 41 p.
- Meier, P.S., Purshouse, R. & Brennan, A. 2010. Policy options for alcohol price regulation: the importance of modelling population heterogeneity. *Addiction*, 105: 383-93.
- Memmott, J., Craze, P.G., Waser, N.M. & Price, M.V. 2007. Global warming and the disruption of plant–pollinator interactions. *Ecology Letters*, 10: 710-717.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary response to recent climatic change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 37:637-669.
- Peterson, A.T., H. Tian, E. Martínez-Meyer, J. Soberón y V. Sánchez-Cordero. 2005. Modeling ecosystems shifts and individual species distribution shifts. In *Climate change and biodiversity*, T. Lovejoy y L. Hannah (eds.). Yale University Press, Connecticut. p. 211-228.
- Phillips, S.J. & Dudík M. 2007. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161-17.
- Preston L.J., Benedix G.K., Genge M.J., Sephton M.A. 2008. A multidisciplinary study of silica sinter deposits with applications to silica identification and detection of fossil life on Mars. *Icarus*, 198: 331-350.
- Root, T., D. MacMynowski, M. Mastrandrea y S. Schneider. 2005. Human-modified temperatures induce species changes: Joint attribution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102:7465-7469.
- Steffen, W., Burbidge A., Hughes L. et al. (eds.). 2009. *Australian's Biodiversity and Climate Change*. Melbourne: CSIRO Publishing.
- Suárez, J. Weiß, M., Abele, A., Garnicab, S., Oberwinklerb, F. & Kottke, I. 2006. Diverse tulasnelloid fungi form mycorrhizas with epiphytic orchids in an Andean cloud forest. *Mycological Research*, 110: 1257-1270.

- Shuttle, K.B., Thomsen, A.M. & Power, M.E. 2007. Species Interactions Reverse Grassland Responses to Changing Climate. *Science*, 315: 640-642.
- Svenning, J.C. et al. 2014. The influence of interspecific interactions on species range expansion rates. *Ecography*, 37: 1198-1209.
- Thomas, C.D., et al. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145-148.
- Thompson J.P and Ziska L.H. Editors: Ziska, L.H. and Dukes, J.S. 2014. Communicating the dynamic complexities of climate and ecology: species invasion and resource changes. Pp.9-21 in Book: *Invasive Species and Global Climate Change*. CABI, Wallingford, UK. 368 pp.
- Thuiller W., Albert C., Araujo M.B., Berry P.M., Cabeza M., et al. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: future challenges. *Perspect. Plant Ecology, Evolution and Systematic*, 9:137-52.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J. & Wardle, D.A. 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11: 1351-1363.
- Tylianakis, J.M., Tscharrntke, T. & Lewis, O.T. 2007. Habitat modification alters the tructure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature*, 445: 202-205.
- Urban, M. C. et al. 2013. Moving forward: dispersal and species interactions determine biotic responses to climate change. *Annals of the New York Academy Of Sciences*, 1297: 44-60.
- Urbina, S., L. Adán & Vidal, E. 2012. Architecture in the Coastal Desert. *Andean Past* 10: 289-294, Ithaca, Nueva York.
- Van der Putten, E., Franken, Y. J. & de Jongh, J. 2010. Geographical distribution. In: *The Jatropha handbook*. General data on *Jatropha*. Eindhoven, The Netherlands: FACT-Foundation, p. 4.
- Van der Putten, W.H., M. Macel & M.E. Visser. 2010. Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 365: 2025-2034.
- Vaz A.P.A., Figueiredo-Ribeiro R.D.L. & Kerbauy G.B. 2004. Photoperiod and temperature effects on in vitro growth and flowering of *P. pusilla*, an epiphytic orchid. *Plant Physiology and Biochemistry*, 42: 411–415.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002 Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389-395.

- Walther, G., S. Beibner y A. Burga. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science*, 16: 541-548.
- Wiens, J.J. & Graham, C.H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic*, 36: 519-539.
- Williams K.D. Ingram W.J. Gregory J.M. 2008. Time variation of effective climate sensitivity in GCMs. *Journal of Climate*, 21: 5076-5090.
- Wilson, C.D. & Roberts, D. 2011. Modelling distributional trends to inform conservation strategies for an endangered species. *Diversity and Distributions*, 17: 182-189.
- Wintle, B.A. & Bardos, D.C. 2006. Modeling species-habitat relationships with spatially autocorrelated observation data. *Journal of Applied Ecology*, 16: 1945-1958.
- Yeates, G.W., Tate, K.R. & Newton, P.C.D. 1997. Response of the fauna of a grassland soil to doubling of atmospheric carbon dioxide concentration. *Biology and Fertility of Soils*, 25: 307-315.
- Zotz, G. & Hietz, P. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany*, 52: 2067-2078.
- Zotz, G. & Andrade J.L. 2002. La ecología y la fisiología de las epifitas y las hemiepifitas. Capítulo 12: 271-296. En: M.R. Guariguata & G.H. Catan (Eds.) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial Libro Universitario Regional, Costa Rica.
- Zotz, G. & Bader M.Y. 2009. Epiphytic plants in a changing world: global change effects on vascular and non-vascular epiphytes. *Progress in Botany* 70:147-170.
- Zotz, G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171: 453-481.

Apéndice 1. Mapas de los rangos de temperatura de la distribución actual y futura de *Laelia speciosa*.

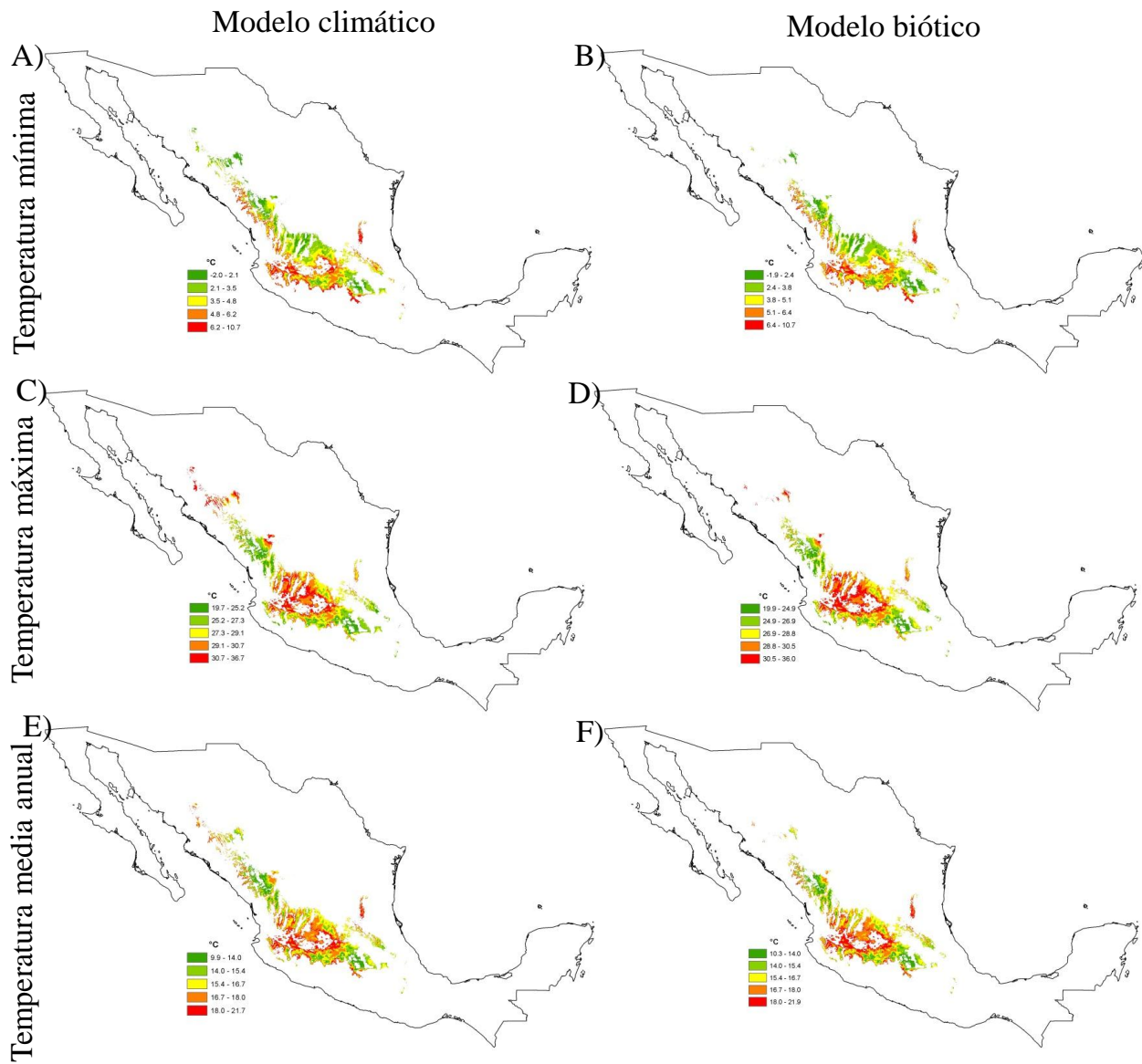


Figura 5. Rangos de temperatura mínima, máxima y promedio de la distribución actual de *Laelia speciosa*. Los mapas de la izquierda muestran los rangos de temperatura mínima (A), máxima (C) y media anual (E) considerando la distribución predicha por el modelo climático actual. Los mapas de la derecha muestran los rangos de temperatura mínima (B), máxima (D) y media anual (F) considerando la distribución predicha por el modelo biótico actual.

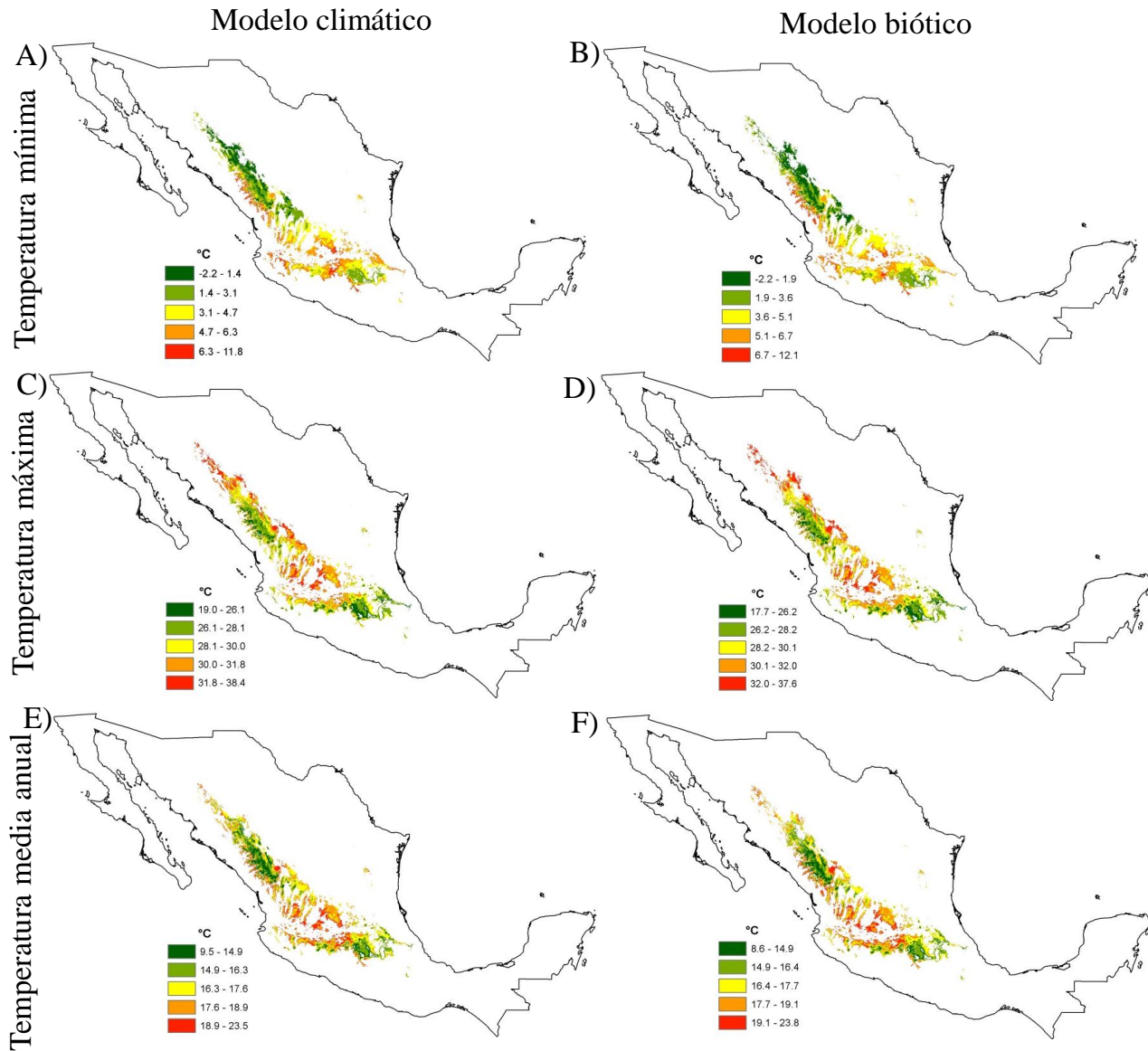


Figura 6. Rangos de temperatura promedio, mínima y máxima de la distribución de *Laelia speciosa* predicha por el escenario optimista-2050. Los mapas de la izquierda muestran los rangos de temperatura mínima (A), máxima (C) y media anual (E) considerando la distribución predicha por el modelo climático optimista-2050. Los mapas de la derecha muestran los rangos de temperatura mínima (B), máxima (D) y media anual (F) considerando la distribución predicha por el modelo biótico optimista-2050.

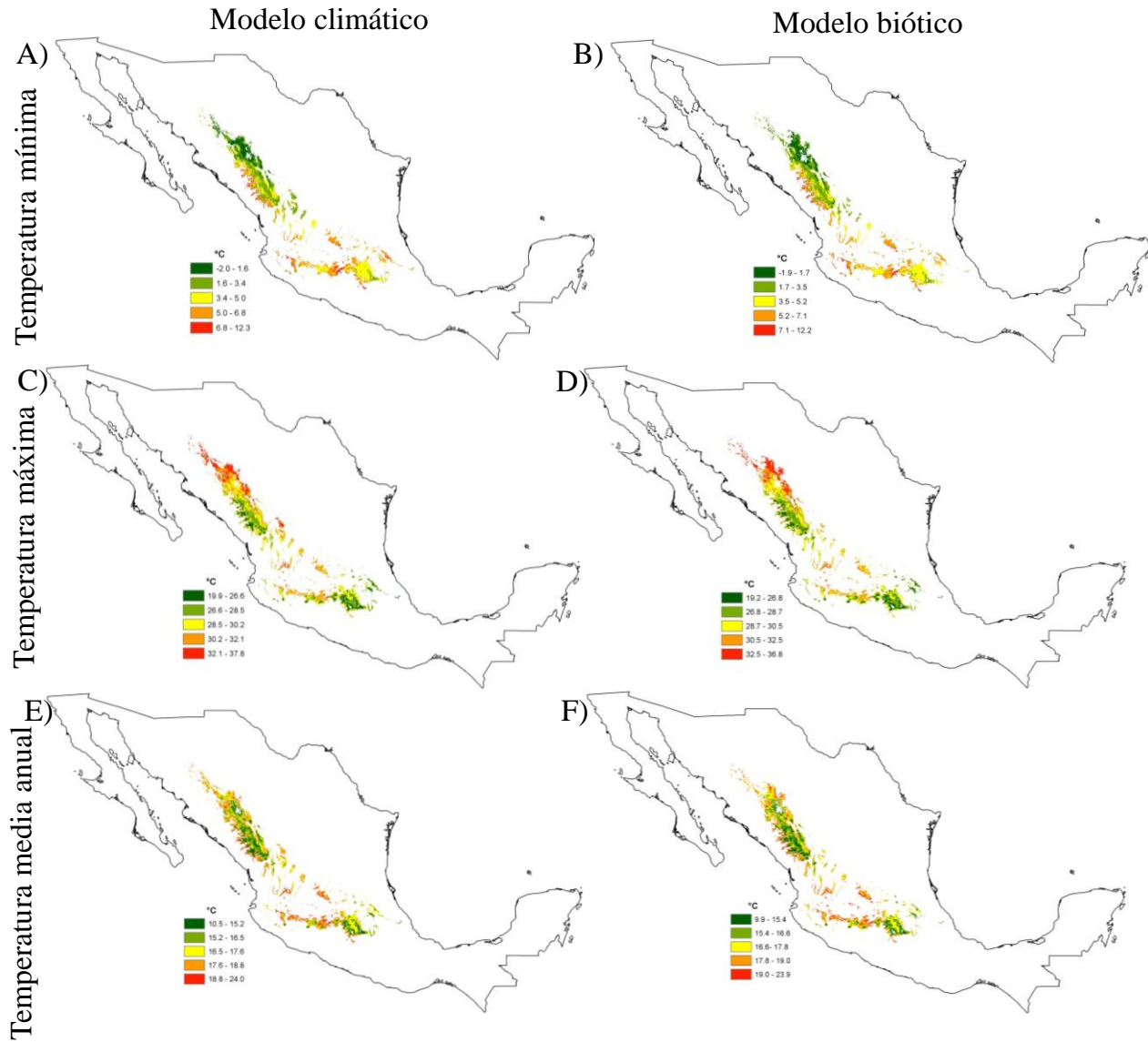


Figura 7. Rangos de temperatura promedio, mínima y máxima de la distribución de *Laelia speciosa* predicha por el escenario pesimista-2050. Los mapas de la izquierda muestran los rangos de temperatura mínima (A), máxima (C) y media anual (E) considerando la distribución predicha por el modelo climático pesimista-2050. Los mapas de la derecha muestran los rangos de temperatura mínima (B), máxima (D) y media anual (F) considerando la distribución predicha por el modelo biótico pesimista-2050.

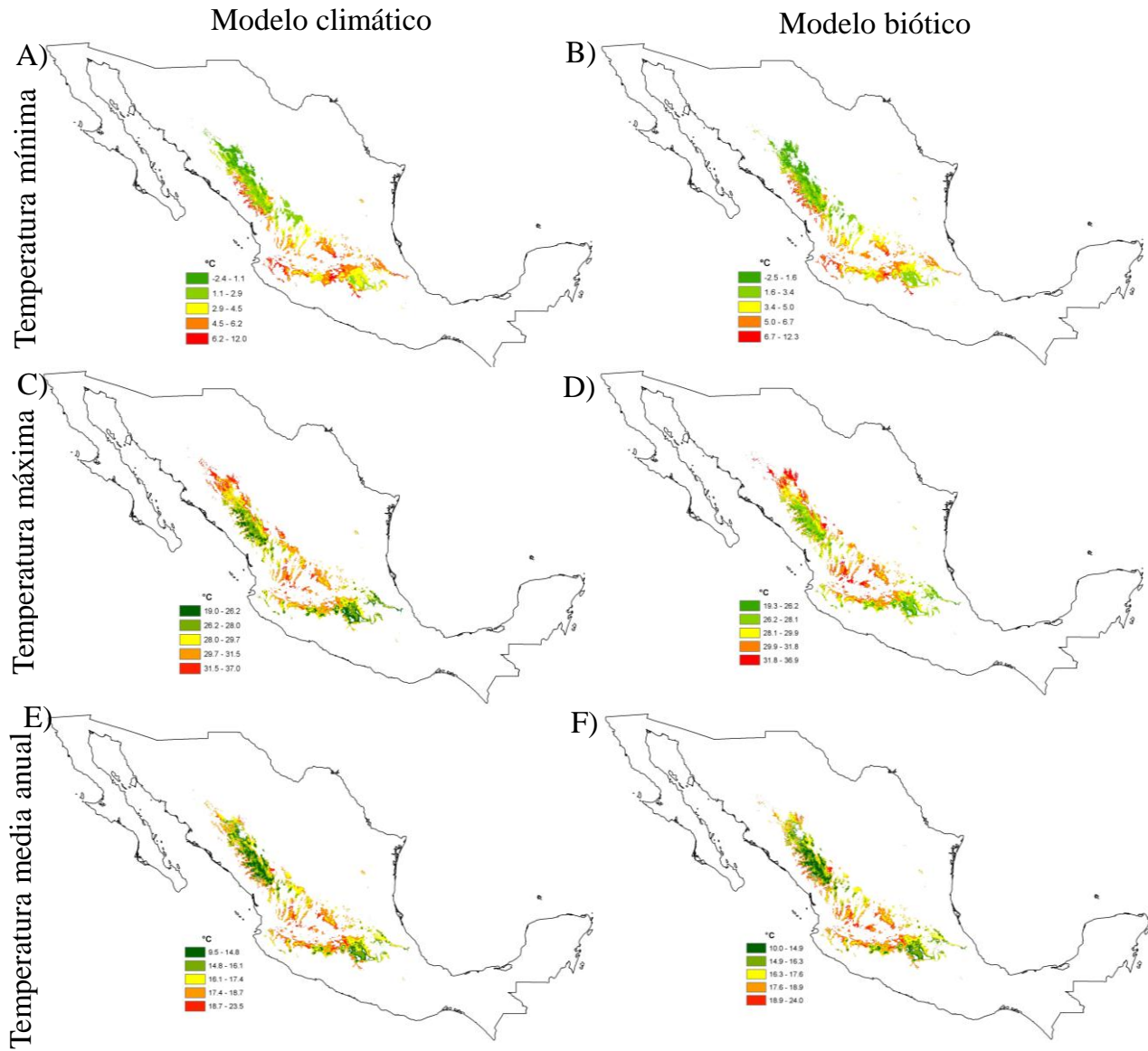


Figura 8. Rangos de temperatura promedio, mínima y máxima de la distribución de *Laelia speciosa* predicha por el escenario optimista-2070. Los mapas de la izquierda muestran los rangos de temperatura mínima (A), máxima (C) y media anual (E) considerando la distribución predicha por el modelo climático optimista-2070. Los mapas de la derecha muestran los rangos de temperatura mínima (B), máxima (D) y media anual (F) considerando la distribución predicha por el modelo biótico optimista-2070.

CAPÍTULO III: Discusión y conclusiones generales

VII. DISCUSIÓN GENERAL

Las orquídeas son un grupo altamente específico en sus requerimientos ecológicos y muy vulnerable ante las alteraciones antropogénicas (Murguía & Lee 2007). Debido a lo atractivo de las flores de algunas especies, las poblaciones silvestres están en constante explotación por la extracción ilegal. Esta actividad más la deforestación y cambio de uso de suelo son los principales factores que afectan la distribución de las orquídeas y la dinámica de algunas poblaciones (Ávila-Díaz & Oyama 2007, Flores-Escobar et al. 2008). A pesar del deterioro constante de las poblaciones de orquídeas existen pocos estudios que aborden el conocimiento de su distribución. Este es el caso de *Laelia speciosa*, una orquídea epífita, endémica de México. Esta especie es considerada como una de las orquídeas con flores más atractivas, lo que hace que sus poblaciones naturales sean altamente explotadas. Debido a esto es considerada una especie sujeta a protección especial (SEMARNAT 2010). A pesar de esto no existen estudios de ecología básica que aborden la distribución actual y futura de esta especie. Por lo que en esta tesis aporta elementos para determinar la distribución contemporánea y futura de la especie y con base en esta evaluación se explora el estado actual de conservación de *L. speciosa*. Esta aproximación puede ser aplicada a otras especies con características similares.

7.1. Modelos de distribución potencial de *Laelia speciosa*

La distribución de *Laelia speciosa* puede ser descrita con base en información climática, sin embargo, la inclusión de la distribución de la especie hospedera aumenta significativamente la validación de los modelos. En otros estudios en los que se ha probado incluir la distribución de una especie interactuante, también se ha encontrado una mejor validación en los modelos que solo considerando el clima (Araújo & Luoto 2007). Además, es importante mencionar que también es fundamental decidir la manera en que se incluye la

distribución del hospedero, ya que la variación puede ser muy grande si se considera la distribución de manera continua ó binomial o simplemente las presencias del hospedero. De los métodos en los que se incluyó la distribución del hospedero, el que resultó con mayor precisión fue aquel en el que se utiliza la probabilidad de presencia. En otros estudios también se han evaluado diferentes métodos de como incluir las variables bióticas, obteniendo diferentes resultados (Araújo & Luoto 2007, Heikkinen et al. 2007, Hof et al. 2012, Giannini et al. 2013, Wisz et al. 2013).

Por otra parte, también es necesario conocer la historia natural de la especie de estudio, y si ésta tiene relaciones muy especializadas con otras especies, será necesario incluir información de dichas especies en los modelos de distribución. En el caso de *Laelia speciosa* se encontró que tiene una alta dependencia por el árbol hospedero. Especialmente *Quercus deserticola* representa el más importante a lo largo de su distribución. Se reconoce que es necesario llevar a cabo más estudios que nos permitan conocer las interacciones de *L. speciosa* con otras especies, tales como polinizadores, micorrizas, etc. Con este estudio, se apoya la idea de que las interacciones bióticas si son evidentes a escalas macroecológicas y que además aquellas interacciones que son más estrechas, pueden determinar los patrones de distribución de especies, que solo considerando interacciones débiles y/o generalizadas (Araújo & Luoto 2007, Hof et al. 2012, Blois et al. 2013, Giannini et al. 2013).

Respecto a la distribución futura de *Laelia speciosa*, bajo escenarios de cambio climático, su distribución será afectada de manera importante. De acuerdo con los escenarios optimistas y pesimistas para los años 2050 y 2070, la especie disminuirá su distribución considerablemente. Esto debido a que las concentraciones de CO₂ aumentarán y con ello la temperatura será 2 a 3 grados mas altas. Las temperaturas idóneas para *L. speciosa* se recorrerán hacia altitudes mayores, por lo que en zonas de altitudes bajas (p.e. en el centro de la distribución), la especie no tendrá área disponible para colonizar (“área invadible” *sensu* Soberón & Peterson 2005) y por lo tanto, el modelo predice su desaparición de estas áreas.

En un solo caso, se encontró un aumento en la distribución de la especie (Modelo optimista-2050). Según el quinto informe del Panel Intergubernamental del Cambio Climático (PICC) bajo este escenario, la temperatura media anual aumentará de 0.4 a 1.6

°C. Este escenario (RCP2.6 *sensu* PICC 2014) considera aumentos en la concentración de CO₂ de 2.6 veces con respecto a la contemporánea. De acuerdo con el mismo PICC este escenario presenta un valor de confianza bajo, es decir es muy poco probable que ocurra, debido al continuo aumento en el uso de combustibles fósiles (PICC 2014).

7.2. Interacciones bióticas y distribución de especies

Las interacciones bióticas son muy importantes para algunas especies y como se demostró en el primer capítulo de esta tesis, de no considerarlas se podría sobreestimar la distribución de la especie focal. Aún más, para modelar la distribución a futuro de una especie con relaciones altamente especializadas, es fundamental también incorporar la información de las especies interactuantes. Este tipo de modelos utilizando variables climáticas e interacciones bióticas pueden ayudar a planificar la conservación y reducir el impacto antropogénico en el futuro de las especies (Hof et al. 2012). Esta tesis explora la importancia de una interacción, sin embargo, es importante reconocer que pueden existir otras interacciones que definan aún más la distribución. Para el caso de *Laelia speciosa* en algunos sitios en Michoacán se ha descrito una polinización limitada que llevan a cabo dos especies de abejorros (*Bombus pennsylvanicus sonorus* y *Bombus ephippiatus*; Medina 2004). Es decir, sería muy importante conocer más esta relación a lo largo de su rango de distribución y explorar la posibilidad de incluirla en los modelos. También es probable que la relación con hongos micorrízicos sea muy importante y en realidad se debería de conocer la red de interacciones entre las especies. De esta manera, las predicciones a futuro podrían ser más acertadas y quizás más dramáticas.

Basándose en los resultados, si el aumento de la temperatura continúa, la especie tendería a extinguirse para el año 2070. Según el escenario pesimista-2070, *Laelia speciosa* se verá drásticamente afectada. Es posible que esta desaparición se deba al aumento de la temperatura y a la ausencia de la especie hospedera. Como se ha dicho anteriormente, el cambio climático ocasionará desajustes en los sistemas biológicos tales como la desincronización entre los ciclos de especies con las que interactúa y cambios drásticos en las condiciones ambientales, entre otros (Walther et al. 2002). Los cambios ambientales parecen estar ocurriendo tan rápido que es posible que no permitan la adaptación de las

especies, o la colonización de nuevas zonas que presenten las condiciones favorables para su desarrollo. Se ha dicho que estos cambios podrían provocar potencialmente la pérdida de muchas especies (Araújo & Rahbek 2006, Mateo et al. 2011). Un modelo presentado por en el quinto informe del PICC muestra las velocidades máximas a las que las que diferentes grupos de especies pudieran desplazarse para el periodo de 2050-2090. En este modelo, se muestra que en un escenario de altas concentraciones de gases de efecto invernadero (RCP8.5) los árboles no serán capaces de colonizar nuevas áreas (IPCC 2014). Para el caso de las especies epífitas, como *L. speciosa*, esto podría ocasionar escasez de hospederos, lo que podría estar explicando la tendencia a desaparecer en el escenario pesimista-2070.

También es importante considerar la capacidad de adaptación, y de dispersión de las especies ya que esto permitirá complementar las predicciones de los modelos y decir si estas son viables o no. Como se mencionó anteriormente, en el caso de *Laelia speciosa* los modelos a futuro predicen que las áreas propicias se encontrarán a altitudes 200-400 m mayores que las actuales. Sin embargo, debido a que no se conoce la habilidad de dispersión (p.e. distancia) no es posible decir si *L. speciosa* podría colonizar nuevas áreas a estas altitudes.

7.3. Estado de conservación de *Laelia speciosa*

El estado de conservación de *Laelia speciosa* se ha visto afectado tanto por la pérdida de hábitat, como por la extracción de individuos en poblaciones silvestres. De acuerdo con las tasas de pérdida de hábitat encontradas en esta tesis, la especie perdió durante el periodo 1990-2010 el 11% de su distribución. Así como en el caso de *L. speciosa*, la deforestación es uno de los factores principales de la pérdida de hábitat de muchas especies (Brooks et al. 2002, Velázquez et al. 2003) (Halbinger & Soto 1997, Ávila-Díaz & Oyama 2007, Menchaca & Moreno 2011) por lo que será importante disminuir esta tendencia.

Por otra parte, la extracción de individuos reproductivos de poblaciones silvestres, representa otro factor que afecta el estado de conservación de la especie. *Laelia speciosa* es considerada una de las orquídeas más explotadas en México (Ávila & Oyama 2007, Menchaca & Moreno 2011, Téllez-Velasco 2011, Campos-Rojas & Muñoz-Pérez 2012) y

en muchas áreas la extracción ilegal ha ocasionado la extinción local de algunas poblaciones (Hernández 1992, Pérez-Pérez 2003). Por esto, será importante llevar a cabo los estudios necesarios para identificar áreas en las que se pueda llevar a cabo un manejo integral de la especie.

A pesar de los problemas evidentes de conservación que presenta la especie, esta se encuentra clasificada en una categoría de bajo riesgo (Protección Especial). Para el caso de *Laelia speciosa*, como para muchas otras especies, esto se debe principalmente a la poca información o a que esta se encuentra muy dispersa, lo cual ocasiona que muchas especies en riesgo no cuenten con programas de conservación. En el caso de *L. speciosa* a pesar de que es una especie endémica y que es muy importante culturalmente, no existen suficientes Áreas Naturales Protegidas (ANPs) para su conservación dentro de su área de distribución. En México las ANP's son escasas y las que existen abarcan son insuficientes, conservando solo fragmentos de la distribución de algunas especies (DeFries et al. 2005, Challenger et al. 2009).

Con base en criterios de dos sistemas de clasificación del estado de conservación de las especies (NOM-ECOL-2010 y UICN), se encontró que *Laelia speciosa* debe considerarse como una especie "Amenazada". Como primer paso, se propone el cambio de categoría en ambos sistemas, ya que actualmente se encuentra en categorías de menor riesgo. Además, es urgente el diseño de planes de aprovechamiento, conservación y restauración que consideren la regulación de la extracción de plantas durante la temporada de floración y/o la reintroducción de individuos en sitios con alta extracción y/o en los que la población se ha extinguido localmente.

VIII. CONCLUSIONES GENERALES

La inclusión de la probabilidad de presencia del hospedero mejoró significativamente la predicción de los modelos, por lo que para el desarrollo de modelos de especies altamente dependientes de interacciones bióticas, es fundamental integrar información adicional de la biología de las especies. Los resultados de este estudio, además apoyan la idea de que las interacciones bióticas sí pueden ser detectadas a escalas macroecológicas y determinar la distribución de las especies.

Con base en el análisis del estado de conservación de la especie se sugiere tomar medidas urgentes para la protección de la especie, principalmente en los estados que registraron mayor pérdida de hábitat, tales como Michoacán, Jalisco y Guanajuato. Por otra parte, es necesario identificar áreas prioritarias para la conservación de esta y otras especies, ya que actualmente la especie prácticamente no cuenta áreas naturales protegidas para su conservación. Relacionado con este aspecto, *Laelia speciosa* debe ser considerada como una especie “Amenazada” en la NOM-059-SEMARNAT-2010 y en la categoría “Vulnerable” por la UICN. Esto hace urgente el diseño de planes de manejo y conservación que consideren la regulación de la extracción de plantas durante la temporada de floración, el manejo de poblaciones silvestres ya sea con fines extractivos, de conservación y/o restauración.

De acuerdo con los diferentes escenarios optimistas y pesimistas para los periodos 2050 y 2070 la especie se verá fuertemente afectada por los cambios de temperatura, por lo que se deben tomar medidas para proteger las poblaciones actuales y asegurar su persistencia en el futuro. Finalmente, se recomienda tomar con precaución los resultados presentados en este estudio ya que están limitados a la consideración de dos factores (clima y distribución del hospedero), pero existen otras interacciones que podrían mejorar la predicción de los modelos.

IX. LITERATURA CITADA

- Anderson, R.P., Lew, D. & Peterson, A.T. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: Criteria for selecting models. *Ecological Modeling*, 162: 211-232.
- Anderson, R.P. & Martínez-Meyer, E. 2004. Modeling species' geographic distributions for conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation*, 116: 167-179.
- Anderson, R.P. 2013. A framework for using niche models to estimate impacts of climate change on species distributions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1297: 8-28.
- Araújo, M.B. & Rahbek, C. 2006. How does climate affect biodiversity. *Science*, 313: 1396-1397.
- Araújo, B.M. & Luoto M. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 743-753.
- Ávila-Díaz, I. & Oyama, K. 2007. Conservation genetics of an endemic and endangered epiphytic *Laelia speciosa* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 94: 184-193
- Benzing, D.H. 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climatic Change*, 39: 519-540.
- Blois, J.L. et al. 2013. Climate change and the past, present, and future of biotic interactions. *Science*, 341: 499-504.
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Rylands, A.B., Konstant, W.R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G. & Hilton-Taylor, C. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, 16: 909-923.
- Campos-Rojas, E. & Muñoz-Pérez, R. 2012. Flor de Mayo (*Laelia speciosa* (Kunth) Schltr.) la estrella de Belén. *Agroproductividad*, 5:3-10.
- Challenger A., R. Dirzo et al. 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En: *Capital natural de México, vol.II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. Conabio. México. Pp.37-73.

- Chase, M.W. 1999. Molecular systematics, parsimony, and orchid classification. In *Genera Orchidacearum*, volume 1: General introduction, Apostasioideae, Cypripedioideae (ed. A.M. Pridgeon, P.J. Cribb, M.W. Chase, and F. N. Rasmussen), pp. 81-88.
- Callaway, R.M., Reinhart, K.O., Moore, G.W., Moore, D.J. and Penning S.C. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*, 132: 221-230.
- Conabio, 1998. La diversidad biológica de México: Estudio de País, 1998. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- DeFries, R., Hansen, A. J., Newton, A. C., Hansen, M. & Townshend, J. 2005. Isolation of protected areas in tropical forests over the last twenty years. *Ecological Applications*, 15:19-26.
- Dirzo, R. & Raven, P.H. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28: 137-167.
- Dressler, R.L. 1981. *The Orchids: natural history and classification*. Harvard University Press, Cambridge. 325 pp.
- Dressler, R.L. 2005. How many orchid species?. *Selbyana*, 26: 155-158.
- Elith, J., Graham, C. & Species Modelling Group, N.C.E.A.S. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.
- Elith, J. & Leathwick, J.R. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 677-697.
- Elith, L., Kearney, M. & Phillips, S. 2010. The art of modeling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 330-342.
- FAO. 2009. *Situación de los bosques del mundo 2009*. Roma, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.
- FAO. 2010. *Global Forest Resources Assessment*. Roma.
- Flores-Escobar, G., Legaria, S.J.P., Gil, V.I. & Colinas, L.M.T. 2008. Propagación in vitro de *Oncidium stramineum* Lindl. Una orquídea amenazada y endémica de México. *Chapingo, Serie Horticultura*, 14: 347-353.

- Franklin, J. 2009. Mapping species distribution. Spatial inference and prediction. Cambridge University Press, New York.
- Gaston, K. J. 1994. Rarity. Chapman and Hall, London.
- Gaston, K. J. 2003. The Structure and Dynamics of Geographic Ranges. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Giannini, T.C., Chapman, D.S., Saraiva, A.M., Alves-dos-Santos, I. & Biesmeijer, J.C. 2013. Improving species distribution models using biotic interactions: a case study of parasites, pollinators and plants. *Ecography*, 36: 649-656.
- Godown, M.E. & Peterson, A.T. 2000. Preliminary distributional analysis of U.S. endangered bird species. *Biodiversity and Conservation*, 9: 1313-1322.
- Halbinger, F. & Soto, M. A. 1997. *Laelias of Mexico*. *Orquídea (Mex.)* 15: 1-161.
- Hágsater, E. M.A. Soto, G.A. Salazar, R. Jiménez, M.A. López & R.L. Dressler. 2005. Las orquídeas de México. Instituto Chinoin, A.C., México, D.F.
- Hakkarainen, H., Mykrä, S., Kurki, S., Tornberg, R. & Jungell, S. 2004. Competitive interactions among raptors in boreal forests. *Oecologia*, 141: 420-424.
- Heikkinen, R. K., Luoto, M., Virkkala, R., Pearson, R. G. & Korber, J. H. 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macroscales. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 754-763.
- Hernández-Apolinar, M. 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (HBK) Schltr (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias-UNAM. 85 pp.
- Hof, R.A., Jansson, R. & Nilsson, C. 2012. How biotic interactions may alter future predictions of species distributions: future threats to the persistence of the arctic fox in Fennoscandia. *Diversity and Distributions*, 18: 554-562.
- Hsu, R.C.-C., Tamis W.L.M., Raes, N., de Snoo, G.R., Wolf, J.H.D., Oostermeijer & Lin S-H. 2012. Simulating climate change impacts on forests and associated vascular epiphytes in a subtropical island of East Asia. *Diversity and Distributions*, 18: 334-347.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). CAMBIO CLIMÁTICO. 2014. Impactos, adaptación y vulnerabilidad. Parte A: Aspectos mundiales y sectoriales.

Parte B: Aspectos regionales. Contribución del Grupo de trabajo II al Quinto Informe de Evaluación del IPCC.

- Lambin, E.F. 1997. "Modelling and monitoring land-cover change processes in tropical regions", *Progress in Physical Geography*, 21: 375-393.
- Lambin E. F, Turner B. L, Geist H. J, Agbola S. B, Angelsen A, Bruce J. W, Coomes O. T, Dirzo R, Fischer G, Folke C, George P. S, Homewood K, Imbernon J, Leemans R, Li X. B, Moran E. F, Mortimore M, Ramakrishnan P. S, Richards J. F, Skanes H, Steffen W, Stone G. D, Svedin U, Veldkamp T, Vogel C & Xu J. C. 2001. The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global Environ Change Hum Policy Dim*, 11: 261-26.
- López-Toledo, L., González-Salazar, C., Burlsem, D.F.R.P. & Martínez-Ramos, M. 2011. Conservation assessment of *Guaiacum sanctum* and *G. coulteri* in Mexico: historic changes and future trends. *Biotropica*, 43: 246-255.
- MacArthur, R. H. 1972. Strong or weak interactions? *Trans. Connecticut Academy of the Arts and Sciences*, 44: 177-188.
- Menchaca, A. R. G. & Moreno, D. M. 2011. Conservación de orquídeas una tarea de todos. Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, Estado de México, 41 p.
- Masera, O., M.R. Bellon y G. Segura W. 1995a. Forest management options for sequestering carbon in Mexico. *Biomass & Bioenergy*, 8: 357-367.
- Mateo, R.G., Felicísimo, A.M. & Muñoz, J. 2011. Modelos de distribución de especies: una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84:217-240.
- Meinera, E., Skarpaasb, O., Vandvika, V. 2012. Modeling alpine plant distributions at the landscape scale: Do biotic interactions matter? *Ecological Modelling*, 231: 1-10.
- Murguía, G.J. & Lee, E.H.E. 2007. Manual de Producción de Orquídea. (Libro ISBN: 978-968-834-822-2) Dirección General Editorial. Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México. 75 p.
- Naranjo, E.J., Dirzo, R. et al. 2009. Impacto de los factores antropogénicos de afectación directa a las poblaciones silvestres de flora y fauna, en *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México, pp. 247-276.

- Nix H. A. 1986. A biogeographic analysis of the Australian elapid snakes. In: R. Longmore (ed.) Atlas of elapid snakes. Australian. Flora and Fauna Series, 7: 4-15
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 30 de Diciembre de 2010.
- Ordoñez, J.A.B., de Jong, B.H.J., García-Oliva, F., Aviña, F.L. Pérez, J.L., Guerrero, G., Martínez, R. & Masera, O. 2008. Carbon content in vegetation, litter, and soil under 10 different land-use and land-cover classes in the Central Highlands of Michoacan, México.
- Pérez-Pérez, M.A. 2003. Demografía de *Laelia speciosa* (HBK) Schltr. (Orchidaceae) bajo diferentes condiciones de manejo en la zona Centro-Norte del estado de Michoacán. Tesis de maestría, Universidad Michoacana den San Nicolás de Hidalgo, México.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.E. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12: 361-371.
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proenca, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarres, J.F. et al. 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, 330: 1496-1501.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C. & Pounds, J.A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421: 57–60
- SEMARNAT. Informe de la Situación del Medio Ambiente en México. México. 2005.
- SEMARNAT. Informe de la Situación del Medio Ambiente en México. México. 2010.
- SEMARNAT. Informe de la Situación del Medio Ambiente en México. México. 2012.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. & Wall, D.H. 2000. Biodiversity: global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770-1774.
- Salazar-Chávez G. A. 1996. Conservation threats. In IUCN/SSC Orchid Specialist Group [eds.] *Orchids: status survey and conservation action plan*, 6–10. International

Union for the Conservation of Nature/Species Survival Commission Cambridge, UK.

- Sánchez-Cordero, V., Peterson, A.T. & Escalante-Pliego, P. 2001. El modelado de la distribución de especies y la conservación de la diversidad biológica. In: H. M. Hernández, A.N. García A., F. Álvarez & M. Ulloa (comps.) Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad. Instituto de Biología. UNAM. México. pp. 359-379.
- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G.E., Crookston, N.L., Duval, P., St-Amant, R., Beaulieu, J. & Richardson, B.A. 2010. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change*, 102: 595-623.
- Sletvold, N., Dahlgren, J.P., Dag-Ingeoién, Moen, A. & Ehrlén, J. 2013. Climate warming alters effects of management on population viability of threatened species: results from a 30-year experimental study on a rare orchid. *Global Change Biology*, 19: 2729-2738.
- Soberón, J., & M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106: 19644-19650.
- Soberón, J.M. & Peterson, A.T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10.
- Svenning, J. & Macía, M. 2002. Harvesting of *Geonoma machrostachys* Mart. leaves for thatch: an exploration of sustainability. *Forest Ecology and Management*, 167: 251-262.
- Téllez-Velasco, M. A. A. 2011. Diagnóstico de la familia Orchidaceae en México. Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, Edo. de México. 179 p.
- Townsend-Peterson, A., Soberón, J., Pearson, R. Martinez-Meyer, E. & Bastos-Araujo, M. 2011. Ecological niches and geographic distributions. Princeton University Press. 281 pp.
- Van Herk, C.M., Aptroot, A. & van Dobben, H.F. 2002. Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens respond to global warming. *The Lichenologist*, 34: 141-154.

- Velázquez, A., Mas, J. F., Bocco, G., y Ezcurra, E. 2002. Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta Ecológica* 62: 21-37.
- Velázquez, A., Bocco, G., Romero, F. J., & Vega, A. P. r. 2003. “A Landscape Perspective on Biodiversity Conservation” *Mountain Research and Development*, 23: 240-246.
- Vester, H.F.M., Lawrence, D., Eastman, J.R., Turner, B.L., Calmé, S., Dickson, R., Pozo, C. & Sangermano, F. 2007. Land change in southern Yucatan and Calakmul biosphere reserve: Effects on habitat and biodiversity. *Ecological Applications*, 17: 989-1003.
- Villaseñor J. L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 75: 105-135.
- Villaseñor J.L. & Téllez Valdés O. 2004. Distribución potencial de las especies del género *Jafea* (Asteraceae) en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 75: 205-220.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002 Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389-395.
- Wilson E.O. 1999. *The diversity of life*. W.W. Norton & Co. New York. 424 p. *Tropical Forest Update*, 8: 2-5.
- Wisz, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., Dormann, C.F., Forchhammer, M.C., Grytnes, J.A., Guisan, A., Heikkinen, R., Høye, T.T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M.-C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N.M., Termansen, M., Timmermann, A., Wardle, D.A., Aastrup, P. & Svenning, J.-C. (2013): The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, 88: 15-30.
- Zimmermann, N.E., Edwards, T.C., Graham, C.H., Pearman, P.B. and Svenning, J.-C. 2010. New trends in species distribution modelling. *Ecography*, 33: 985-989.