

UCH-FC  
MA6-B  
D812  
C.1



FACULTAD DE  
**CIENCIAS**  
UNIVERSIDAD DE CHILE



**¿Están los refugios climáticos de las especies  
condicionados por la variabilidad geográfica del cambio  
global o por las características de sus nichos?**

**Tesis**

**Entregada A La**

**Universidad De Chile**

**En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos**

**Para Optar Al Grado De**

**Magister en ciencias biológicas**

**Facultad De Ciencias**

**Por**

**Milén Andrea Duarte Muñoz**

**Diciembre, 2013**

**Director de Tesis Dr. Ramiro O. Bustamante y Dr. Pablo Guerrero.**

## DEDICATORIA

Dedico este trabajo a mis hijos y padres, todos pilares fundamentales para mi vida.  
Dedico en especial a mi compañero Rodrigo, quién ha sido apoyo incondicional en todo momento.

Milén Andrea Duarte Muñoz cursó su educación básica y media en el colegio Divina Pastora, en la comuna de La Florida, graduándose de secundaria el año 2003. A fines de ese año, junto a millares de jóvenes chilenos da la primera prueba PSU que le permite ingresar a la Educación Superior al siguiente año, específicamente a la Carrera de Biología con Mención en Medio Ambiente de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. A partir del año 2011 ingresó al programa de Magister en Cs. Biológicas en la misma casa de estudios, terminando sus estudios durante el año 2013.



## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco al Dr. Ramiro Bustamante y Dr. Pablo Guerrero, tutores de esta memoria, quienes durante los últimos años han apoyado mis ideas y guiado rigurosamente mi trabajo.

Además agradezco al laboratorio de ecología terrestre por el feedback científico y la simpatía cotidiana.

Agradezco además las importantes observaciones de la comisión evaluadora de esta tesis, Dr. Luis Felipe Hinojosa y Dr. Marco Méndez, quienes además han participado de parte importante de mi formación académica.

Finalmente, agradezco a mis compañeros biólogos ambientales, quienes siempre han estado ahí para intercambiar conocimiento, (datos), y alegría.

Gracias a todos.

## INDICE DE CONTENIDOS

Resumen .....	4
Abstract .....	6
Introducción.....	8
Hipotesis .....	14
Objetivos.....	15
Metodología .....	16
Resultados .....	21
Discusión.....	29
Referencias .....	35
Anexo 1. Modelos de distribución potencial de especies.....	45



## RESUMEN

Se evaluó la relación entre variabilidad geográfica del cambio climático y el nicho climático de dos géneros nativos de Chile, Perú y Argentina: *Chaetanthera* (Asteraceae) y *Malesherbia* (Malesherbiaceae), con respecto al efecto del cambio climático global sobre la distribución futura de las especies de estos géneros.

El nicho climático fue evaluado mediante análisis de componentes principales, analizando la amplitud y similitud de nicho para ambos géneros. Mediante modelación de máxima entropía, se generaron modelos de distribución potencial actual y futura de las especies, evaluando los refugios climáticos entre ambos modelos.

Los resultados muestran que existe una relación positiva entre amplitud de nicho y el tamaño de los refugios ante el cambio climático, no así entre la similitud de nicho y los refugios. El área estable (refugios) será mayor para aquellas especies con mayor amplitud de nicho. Por otra parte, no existe relación significativa entre variabilidad geográfica del cambio climático y los refugios.

De modo de evaluar el efecto del cambio climático sobre la distribución de las especies se evaluó el grado de amenaza presente y futuro. Siguiendo los criterios establecidos por UICN (UICN 2012), ambos géneros agrupan especies que podrían verse amenazadas en cuanto a su extensión de presencia. El género *Malesherbia* podría verse afectado en un 53%, con dos especies que podrían llegar a extinguirse, *M. campanulata* y *M. densiflora*. Para el género *Chaetanthera*, el 39% de las especies podrían verse afectadas. De ellas, tres especies podrían verse extintas: *C. kalinae*, *C. flabellifolia* y *C. renifolia*.

Esta tesis propone que especies con mayor amplitud de nicho tendrán mayores refugios climáticos y que no existe una relación entre el tamaño de los refugios y la variabilidad geográfica del cambio climático comparando la zona desértica y mediterránea . Esta idea es central para enfocar esfuerzos en conservación, puesto que debiesen ser las especies con rangos climáticos acotados y los refugios climáticos de ellas el objeto de conservación central ante el cambio climático.

## ABSTRACT

We assessed the impact of climatic change and climatic niche characteristics on the refugia (i.e. the remnant are the maintained after climatic change) of two plant genera distributed in Chile, Peru and Argentina: *Chaetanthera* (Asteraceae) and *Malesherbia* (Malesherbiaceae). Climate change will not be uniform, and is projected to be more intense in certain geographical areas, therefore, the species that occur these areas may be more affected.

The climatic niche attributes were evaluated using principal component analysis (PCA) and Mahalanobis distances, assessing climatic niche breadth and similarity. Using Maxent we generated current and future potential distribution of the species, calculating the size of species refugia. Also to evaluate the consequences of climate change on species persistence, evaluations of threats levels were conducted based on present and future distributions of species following the criteria established by the IUCN (IUCN 2012).

The results showed a positive relationship between climatic niche breadth and the size refugia, meaning that the size of refugia was larger in species with wider niche breadth. No significant relationship was detected between climatic niche similarity and refugia size. Moreover, 53% of species of *Malesherbia* deteriorate their conservation status even *M. campanulata* and *M. densiflora* will become extinct. In *Chaetanthera*, 39% of the species deteriorate their conservation status from them *C. kalinae*, *C. flabellifolia* and *C. renifolia* became extinct.

Our study highlight that species with wider climatic niche breadth are associated with bigger climate refugia, while there was no relationship between refugia size and the geographic variability of magnitude climatic change. This idea is central to focus conservation actions,



because incorporate changes in the distribution ranges of species are critical to prevent species extinctions under a scenario of climatic change.



## INTRODUCCION

El cambio climático global es uno de los principales factores que inciden en la pérdida de biodiversidad terrestre y marina durante el presente siglo (Barnosky y col., 2011). Uno de los mecanismos que provocan el empobrecimiento biótico es la fragmentación y encogimiento en la distribución geográfica, lo que conlleva aumentos en el grado de amenaza de las especies (Parmesan 1996, Bakkenes y col., 2002, Loarie y col., 2008, Thuiller y col., 2008, Forero-Medina y col., 2010). En Sudamérica, se estima que el cambio climático está modificando el régimen de precipitaciones, las que estarían aumentando en verano, disminuyendo en invierno y disminuyendo abruptamente al sur de los Andes (Vera y col., 2006). Un indicador de que el cambio climático es un proceso que está ocurriendo en la actualidad, son las alteraciones climáticas que ya ha sufrido Chile en las últimas décadas, registrándose un enfriamiento en la costa y un aumento de las temperaturas en la cordillera de los Andes (CONAMA, 2006; Falvey y Garreaud, 2009). Se proyecta que esta tendencia va a seguir acetuándose puesto que las predicciones realizadas por Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC, 2001) sugieren que para el año 2080 las temperaturas aumentarían en promedio 3 grados Celsius y las precipitaciones disminuirían un 5% en la zona del Desierto de Atacama, mientras que el cambio climático sería aún mayor en la zona Mediterránea de Chile central con una disminución de hasta un 50% en las precipitaciones y un aumento en las temperaturas en 2.5 grados Celsius, y finalmente, en los bosques templados del Cono Sur las precipitaciones aumentarían hasta en un 5% y la temperatura aumentará en 1 grado Celsius (Christensen y col., 2007). Ante este heterogéneo escenario, es crucial evaluar cómo se afectaría la persistencia de las especies al

cambio climático (Jiguet y col., 2010), evaluando las posibles consecuencias en sus rangos de distribución, pudiendo traducirse en extinciones locales y globales (Root y col., 2005).

El nicho ecológico es un concepto central en ecología y evolución. Esto es producto de que el nicho es uno de los principales atributos que determina la distribución y abundancia de las especies (Pearmann y col., 2008). Grinnel (1917) acuñó el concepto definiéndolo como el hábitat en que una especie vive, el que se encuentra determinado por la fisiología de la especie y las condiciones ambientales existentes. En este sentido, el nicho climático es el subconjunto del nicho de Grinnell acotado al rango de condiciones climáticas (ambientales) donde habita una especie (Morin y Lechowicz 2008). El nicho climático de las especies se puede caracterizar evaluando propiedades como la amplitud y similitud (Colwel y Futuyma, 1971; Wiens y col., 2010). La amplitud de nicho climático es el rango climático de una especie (Thuiller y col. 2005b). Por otra parte, el nicho evolutivo de un clado puede ser caracterizado por la similitud climática de sus especies, manifestándose frecuentemente en una tendencia histórica a mantener invariantes los requerimientos de nicho (Holt y Gaines, 1992; Peterson y col., 1999; Prinzing y col., 2001; Kozak y Wiens 2010, Wiens y col., 2010). Adicionalmente, el nicho climático puede ser proyectado en el espacio geográfico (e.g. biotopo), identificando así todas aquellas zonas que incluyen los requerimientos climáticos de las especies (Soberón y Peterson, 2005; Peterson 2006). Esta proyección espacial del nicho ha sido utilizada para predecir modificaciones en la distribución de las especies mediados por el cambio climático global (Parmesan y Yohe 2003, Thomas y col., 2004, Thuiller y col., 2005a, Tingley y col., 2009). Así, los cambios en la distribución espacial de biotopos permiten identificar las zonas geográficas que contienen las condiciones climáticas luego del cambio climático denominándose como 'refugios' (Ashcroft 2010). Este concepto, ha sido históricamente utilizado para describir las

zonas geográficas donde las especies persistieron el último periodo glacial (Bennett y Provan 2008). Actualmente ha sido ampliado para incorporar zonas donde el clima es adecuado para que una especie pueda sobrevivir al cambio climático global contemporáneo (Barnosky, 2008; Trivedi y col., 2008; Williams y col., 2008; Ashcroft 2010; Davies y col., 2013). Es por ello que la distribución y tamaños de los refugios tienen una importancia mayor en la conservación de las especies, siendo claves para definir cambios en los grado de amenaza luego del cambio climático, ya que incluso permiten anticiparse a las extinciones susceptibles a ocurrir producto de la ausencia de refugios climáticos (Thuiller y col. 2005a).

Las respuestas de los organismos a los cambios climáticos son limitadas y dependerán de la velocidad e intensidad del cambio, de las tolerancias fisiológicas y de sus habilidades de dispersión (Araújo y col. 2013). Debido a que las estimaciones de la tasa del cambio climático contemporánea indican que habrán fuertes cambios en poco tiempo, las expectativas de que las especies puedan adaptarse rápidamente a las nuevas condiciones son escasas (Guerrero y col. 2013; Quintero y Wiens 2013a). Asimismo, el potencial de dispersión de muchas especies también es extremadamente limitada, particularmente en grupos con baja movilidad como muchas plantas terrestres (Higgins y Richardson 1999; Dullinger y col., 2004). Además, la dispersión está fuertemente coartada por la destrucción del hábitat y cambios antropogénicos en el uso del suelo (Sala y col., 2000), de esta manera las actividades humanas podrían actuar como barreras impidiendo que las especies puedan llegar a biotopos distantes. En consecuencia, debido al bajo potencial de las especies para adaptarse a las nuevas condiciones climáticas y a la baja dispersión, se espera un aumento en el grado de amenaza de las especies (Thomas y col., 2004, Thuiller y col., 2004).

Las predicciones indican que el cambio climático contemporáneo tendría una intensidad heterogénea a nivel geográfico (IPCC, 2001), existiendo áreas geográficas donde el cambio será menor (i.e. zona del Desierto de Atacama) que en otras áreas (i.e. zona de clima Mediterráneo de Chile central). A medida que el cambio climático es mayor en un área, los refugios climáticos podrían ser más escasos y de menor tamaño en comparación a una zona cuyo cambio climático será menor (Figura 1). Desde el punto de vista de los linajes, el tamaño de los refugios disponibles luego del cambio climático contemporáneo podría estar influenciado por la similitud y amplitud de nicho climático (Quintero & Wiens 2013b). Específicamente es esperable que para un linaje con alta similitud de nicho climático entre sus especies, la disponibilidad de refugios podría ser baja producto de que las especies responderían de manera uniforme, limitando el espectro de condiciones climáticas apropiadas para la persistencia. En contraste, una baja similitud de nicho en un linaje podría promover que las especies respondan en un mayor rango climático, aumentando la posibilidad de que existan condiciones climáticas adecuadas para algunas especies. Por otro lado, un linaje con nicho climático de mayor amplitud implica que las especies pueden persistir en un rango variado de condiciones climáticas, por lo cual tendrían la posibilidad de mantener refugios climáticos luego del cambio climático.

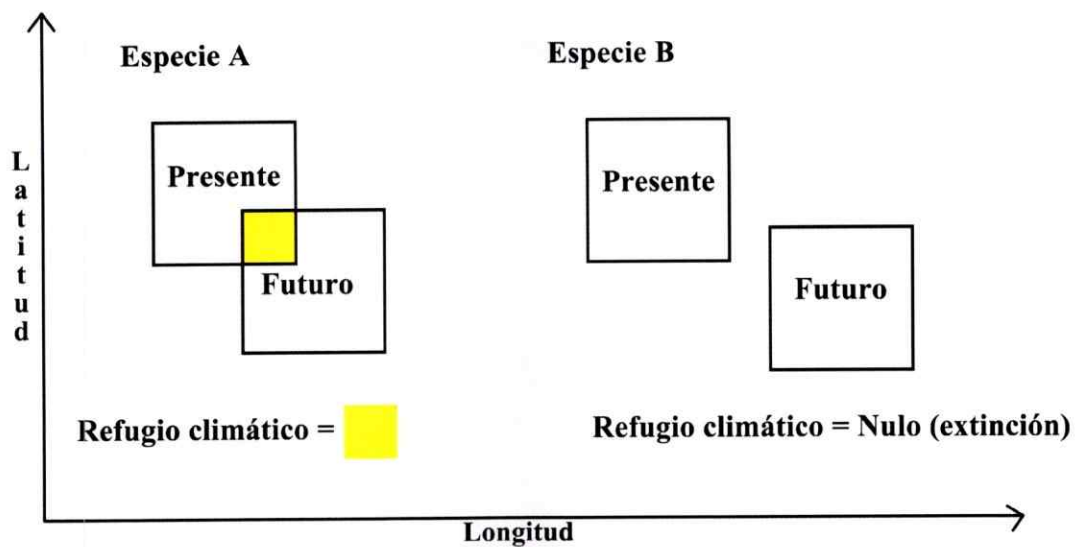


Figura 1. Gráfico conceptual para dos especies afectadas por el cambio climático que difieren en disponibilidad de refugios. En el caso de la especie 'A' su distribución futura tiene un área estable respecto a la distribución actual. La distribución futura de la especie 'B' difiere totalmente de la distribución actual. En amarillo, se muestra el refugio climático para la especie A.

En esta tesis, se estudiaron los tamaños de los refugios climáticos en los géneros *Chaetanthera* (Asteraceae) y *Malesherbia* (Malesherbiaceae) frente al escenario de cambio climático global contemporáneo. Se escogieron estos grupos debido a que (a) corresponden a linajes con distribución geográfica amplia cubriendo zonas que se estima serán afectadas diferenciadamente: la zona norte o desértica tendrá un menor cambio con respecto a la zona central o mediterránea, y (b) los linajes *Malesherbia* y *Chaetanthera* son filogenéticamente distantes (Soltis *et al.* 2005), por lo tanto, pueden ser considerados como unidades evolutivas independientes. La distribución geográfica de *Malesherbia* (Figura 2) se ubica desde la zona central de Chile hasta el centro de Perú (Gengler-Nowak 2003), mientras que *Chaetanthera* (Figura 2) es un género con distribución en Argentina, Chile, Perú y Bolivia desde la costa hasta los 2800 m.s.n.m (Davies 2010). En términos climáticos, la distribución de los dos géneros se ubica en la transición entre condiciones oceánicas frías y condiciones continentales más cálidas

y húmedas (Garreaud 2011a). Sin embargo, es posible distinguir a *Malesherbia* como un género con su centro de riqueza localizado en la zona desértica (Desierto de Atacama) ya que el 80% de sus especies se encuentran distribuidas en ese bioma (Guerrero y col., 2013; Figura 2). *Chaetanthera* es un género distribuido tanto en el bioma desértico como mediterráneo, y el máximo de riqueza de especies (82% de las especies) se encuentra en la zona mediterránea (Guerrero y col., 2013; Figura 2). Esto hace de estos género grupos adecuados para este estudio, ya que se espera que el cambio climático en el desierto sea menor ( $\sim 2.5$  °C y -5% en las precipitaciones) que en la zona mediterránea ( $\sim 2.5$  °C y -50% en las precipitaciones) (Garreaud 2011b). Adicionalmente, ambos linajes poseerían similitud y amplitud de nicho diferentes, permitiendo incorporar estas variables en los análisis. Además el grupo *Chaetanthera* tendría un mayor conservatismo de nicho hídrico respecto de *Malesherbia* (Guerrero y col. 2013), debido a que esta última ha colonizado y diversificado en ambientes asociados a mayor aridez.

Una forma de medir las consecuencias del cambio climático sobre las especies es determinar el grado de amenaza de éstas de acuerdo al tamaño de las distribuciones futuras (Thuiller et al. 2005a) o, según hemos definido, el tamaño de los refugios climáticos. En esta tesis usamos la información comparativa de la distribución actual y futura (refugios climáticos) para estimar el cambio en el grado de amenaza de las especies.

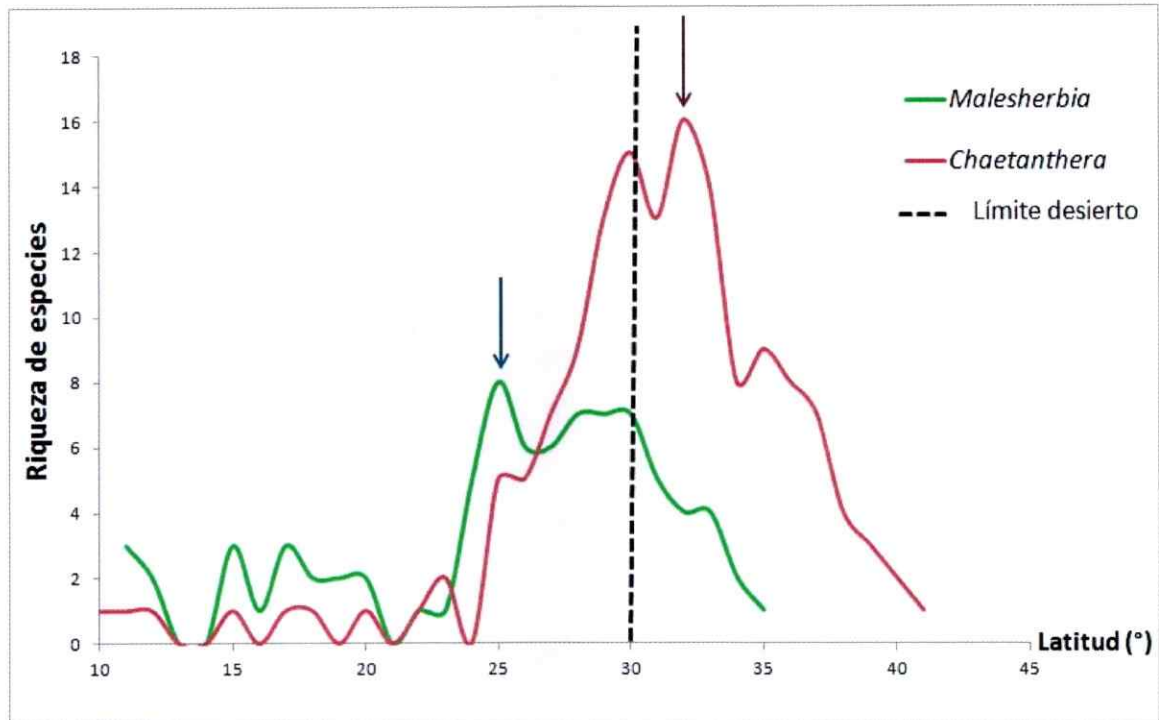


Figura 2. Distribución de la riqueza de especies para los géneros *Chaetanthera* (rojo) y *Malesherbia* (verde). La línea discontinua en los 30° indica el límite del bioma desértico en Chile Garreaud R. 2011a.

## HIPOTESIS

La persistencia de las especies frente al cambio climático va a estar determinada por la variación geográfica de la intensidad del cambio y por las características de sus nicho climáticos, lo cual se va a expresar en el tamaño de los refugios existentes en la zona de distribución actual de las especies. Se estima que el cambio climático será menos intenso en las zonas desérticas, en comparación a la zona mediterránea. Por lo tanto, las especies que habitan éstas zonas tendrán consecuencias diferenciales sobre su persistencia. Si esto es así, entonces:

a) el tamaño de los refugios serán mayores en la zona del desierto que en la zona mediterránea. En particular, las especies de *Malesherbia* (distribuida principalmente en el desierto) se verán menos afectadas que las especies de *Chaetanthera* (distribuido principalmente en la zona mediterránea).



b) Las especies con mayor amplitud de nicho tendrán refugios más grandes que las especies con menor amplitud de nicho.

c) Las especies con mayor similitud de nicho, tendrían refugios de menor tamaño que las especies con menor similitud de nicho.

## OBJETIVOS

### General

Caracterizar el nicho climático, los tamaños de los refugios y los grados de amenaza (presente y futuro) de las especies de *Malesherbia* y *Chaetanthera* ante el cambio climático contemporáneo.

### Específicos

1.- Evaluar las características del nicho climático de las especies de *Chaetanthera* y *Malesherbia*, en términos de su amplitud y similitud.

2.- Evaluar el tamaño de los refugios de las especies de *Chaetanthera* y *Malesherbia* con respecto a la variación geográfica del cambio climático.

3.- Comparar la relación existente entre las características del nicho climático, variación geográfica del cambio climático y el tamaño de los refugios en las especies de *Chaetanthera* y *Malesherbia*.

4.- Para evaluar las consecuencias del tamaño de los refugios climáticos, se evaluará el cambio de los grado de amenaza de las especies de *Chaetanthera* y *Malesherbia*, luego del cambio climático.

## METODOLOGÍA

### **Datos de presencia y variables climáticas**

La base de datos utilizada, consistió en las localidades de ocurrencia de las especies de *Malesherbia* y *Chaetanthera*. La información se obtuvo mediante la revisión exhaustiva de la literatura, herbarios CONC, ULS, SGO y colectas de terreno (Guerrero y col., 2013). El número de ocurrencias por cada especie se indica en el Anexo 1.

Las variables bioclimáticas presentes se obtuvieron de la base de datos Worldclim con una resolución espacial de 30 segundos de arco y corresponden a los valores medios entre los años 1950 y 2000 (Hijmans y col., 2005). Para seleccionar las variables bioclimáticas, se realizó un análisis de correlación de Pearson en ENMTools (Warren y col., 2008), descartando aquellas variables correlacionadas sobre un 0.9. En total se trabajó con 10 variables bioclimáticas: temperatura media anual, rango medio de temperatura diurna, isothermalidad, temperatura máxima del mes más cálido, rango anual de temperatura, precipitación anual, precipitación del mes más seco, estacionalidad de la precipitación, precipitación del cuarto más cálido y precipitación del cuarto más frío.

Las variables bioclimáticas futuras (escenario de cambio climático), fueron obtenidas del Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis (CCCMA 2008). El modelo climático seleccionado fue SRES A1B CGCM3.1, ya que es el modelo más conservador, y se encuentra estimado a una escala temporal mayor (proyección al año 2080). La resolución para estas

variables fue de grillas a 1 km<sup>2</sup>. El manejo de las capas climáticas se realizó en ArcGis 9.3 (ESRI 2011).

#### **Nicho climático de las especies: similitud y amplitud.**

Con la finalidad de describir el nicho climático de las especies y de los géneros *Malesherbia* y *Chaetanthera*, se realizaron análisis de componentes principales (uno por cada género) con el programa XLSTAT (2012) utilizando las variables bioclimáticas previamente seleccionadas. La similitud se obtuvo mediante la siguiente ecuación:

$$\text{Similitud} = 1/Dm$$

Donde 'Dm' corresponde a la distancia de Mahalanobis promedio de las distancias de cada especie en relación al resto.

Para evaluar la amplitud de nicho climático de las especies, se calculó la distancia de Mahalanobis de cada especie con respecto a su centroide. Las distancias de Mahalanobis fueron calculadas con el programa STATISTICA versión 10.0. Para determinar si la amplitud y similitud de nicho entre los género *Chaetanthera* y *Malesherbia* difieren significativamente, se utilizaron pruebas de correlación no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov y prueba U de Mann-Whitney.

## Refugios climáticos

Para estimar los refugios climáticos de cada especie se contrastaron modelos predictivos de la distribución presente y sus proyecciones futuras (luego del cambio climático contemporáneo). Los modelos de distribución de especies (MDE) se basaron en el algoritmo de máxima entropía que estima la idoneidad ambiental (Phillips y col., 2006). Los MDE se realizaron con MaxEnt3.3.3 usando las mismas las variables bioclimáticas seleccionadas (Phillips y col., 2006). Se corrieron 10 repeticiones para cada modelo (con ajuste de arranque de 500 iteraciones). Dado que cada MDE seleccionó un valor de regularización distinto, y que estos valores no son comparables, estandarizamos un valor de regularización  $\beta = 1$ . Como MaxEnt sólo utiliza datos de ocurrencia, los datos de ausencia son definidos al azar dentro del área de estudio (e.g. pseudoausencias). MaxEnt divide los datos de ocurrencia en dos grupos: un grupo de datos para correr el modelo y un grupo de datos para testarlo. Elegimos testear el modelo con el 25% de los datos de ocurrencia, mientras que el 75% restante fue utilizado para correrlo. Además, se evaluó el ajuste de los modelos a los datos de ocurrencia mediante el análisis de áreas bajo la curva AUC (Area Under the ROC Curve), que permite evaluar la sensibilidad y especificidad del modelo. Debido a que 10 especies del género *Malesherbia* tenían menos de 3 ocurrencias, estas especies no fueron consideradas en los análisis, debido a que no es posible obtener modelos de distribución con un número inferior de datos.

Para identificar y cuantificar el tamaño de los refugios climáticos, se evaluó el área remanente en la distribución potencial luego del cambio climático. Específicamente se compararon las distribuciones presente y futuro para cada una de las especies. Las comparaciones se realizaron en base a la ubicación y tamaño de las distribuciones potenciales. Se calculó (i) el tamaño de los

refugios, que corresponde al porcentaje de la distribución original (previa al cambio climático) que permanece estable luego del cambio climático. (ii) La similitud de la distribución presente y futuro mediante el índice D (Warren y col., 2008), utilizando el programa ENMTools (Warren y col., 2008), para ello se sobrepusieron los modelos de distribución, y se calculo pixel a pixel el grado de similitud en relación a los valores de "plausibilidad" que cada pixel contiene. Este método permite obtener valor de similitud en relación a las probabilidades de ocurrencia de los modelos.

Para evaluar la relación entre magnitud del cambio climático y refugios climáticos, se utilizó ANOVA de una vía, evaluando la relación entre tamaño del refugio climático y el género mediterráneo (*Chaetanthera*) y el género desértico (*Malesherbia*). Además, dado que el género *Chaetanthera* contiene algunas especies en ambiente desértico, se hizo un ANOVA de una vía dividiendo todas las especies de ambos géneros en dos grupos: mediterráneo, para especies distribuidas bajo los 30° S; y desértico, para especies distribuidas sobre los 30° S. Para evaluar si la zona geográfica (desértica o mediterránea) y la amplitud y similitud de nicho inciden en el tamaño del refugio climático se realizó un modelo lineal generalizado (MLG) utilizando el software STATISTICA versión 10.0.

#### **Grados de amenaza de las especies**

Los grados de amenaza se evaluaron comparando el tamaño de la distribución potencial actual de las especies y el tamaño de los refugios climáticos, utilizando los criterios UICN 3.1 (UICN, 2012). Específicamente utilizamos los criterios que definen el grado de amenaza según cambios en la extensión de presencia de las especies. El criterio indica tres niveles de amenaza: extinta

(extensión de presencia igual a 0), en peligro crítico (extensión de presencia  $< 100 \text{ km}^2$ ), en peligro (extensión de presencia  $< 5000 \text{ km}^2$ ) y vulnerable (extensión de presencia  $< 20000 \text{ km}^2$ ).

## RESULTADOS

### I. Modelos de distribución presentes y refugios climáticos futuros.

#### A. Género *Chaetanthera*.

La distribución potencial de las especies de *Chaetanthera* se encuentran entre los 10°S y 42°S, y desde el nivel del mar hasta los 4.000 m.s.n.m. (ver Anexo 1, Figura A1). Los modelos generados obtuvieron valores de AUC entre 0.979 y 0.999 (ver Anexo 1, Tabla 1.). Las variables climáticas más importantes para predecir la distribución fueron "precipitación del cuarto más caliente", "precipitación del cuarto más frío", "máxima temperatura del mes más frío" y "estacionalidad de la precipitación". En cuanto a los valores de umbral o corte seleccionados para evaluar la distribución de las especies, se seleccionó el percentil 10 de los datos de entrenamiento, con valores logísticos que varían desde 0.105 a 0.737 (Anexo 1, Tabla 1).

En cuanto a la variación entre los modelos presentes y las proyecciones futuras, el valor de solapamiento (D) fluctúa entre 0.399 y 0.899, mientras que las áreas estables varían entre 1.95% y 99.96% (Anexo 1, Tabla 3).

## B. Género *Malesherbia*.

La distribución potencial de las especies de *Malesherbia* se encuentran entre los 12°S y 36°S, y desde el nivel del mar hasta los 4.000 m.s.n.m. (ver Anexo 1, Figura A2) Los modelos generados obtuvieron valores de AUC entre 0.956 y 0.994 (ver Anexo 1, Tabla 2). Las variables bioclimáticas más importantes en predecir la distribución fueron "precipitación del cuarto más cálido", "precipitación del cuarto más frío" y "precipitación anual". Los valores de umbral o corte seleccionados para evaluar la distribución de las especies, se seleccionó el percentil 10 de los datos de entrenamiento, con valores logísticos que varían desde 0.111 a 0.653 (Anexo 1, Tabla 2). En cuanto a la variación entre los modelos con datos climáticos presentes y las proyecciones con datos climáticos del modelo A1B para cambio climático, el valor de solapamiento (D) fluctúa entre 0.430 y 0.941, mientras que las áreas estables varían entre 0% y 99.66%.(Anexo 1, Tabla 3).

## II. Nicho climático de las especies: similitud y amplitud.

### A. Similitud de nicho

La similitud de nicho difirió significativamente entre los géneros *Chaetanthera* y *Malesherbia* (Kolmogorov-Smirnov;  $p < 0.001$ ), siendo mayor en *Malesherbia* ( $0.20 \pm 0.008$ ) que en *Chaetanthera* ( $0.11 \pm 0.02$ ) (U de Mann-Whitney) cuya valor de similitud media fue de de (Figura 3), con  $U = 126$ ,  $Z = 2.0$  y  $p < 0.05$ .



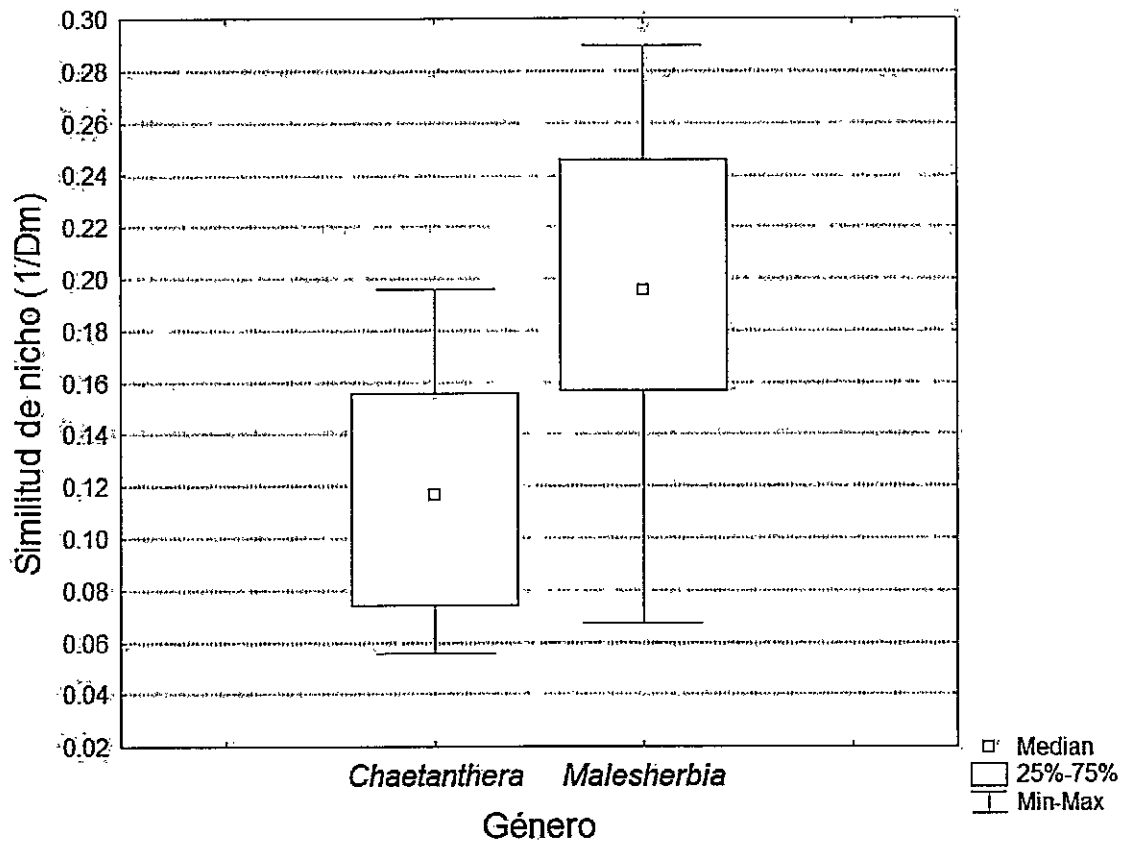


Figura 3. Similitud de nicho para los géneros *Chaetanthera* y *Malesherbia*. Dm indica Distancia de Mahalanobis.

## B. Amplitud de nicho

La amplitud de nicho entre *Chaetanthera* y *Malesherbia* difiere significativamente (Kolmogorov-Smirnov;  $p < 0.003$ ), siendo significativamente mayor en *Chaetanthera* ( $4.220 \pm 0.952$ ) (U de Mann-Whitney;  $U=53$ ,  $Z=-3.9$ ,  $p < 0.05$ ) que en *Malesherbia* ( $3.645 \pm 2.36$ ) (Figura 4).

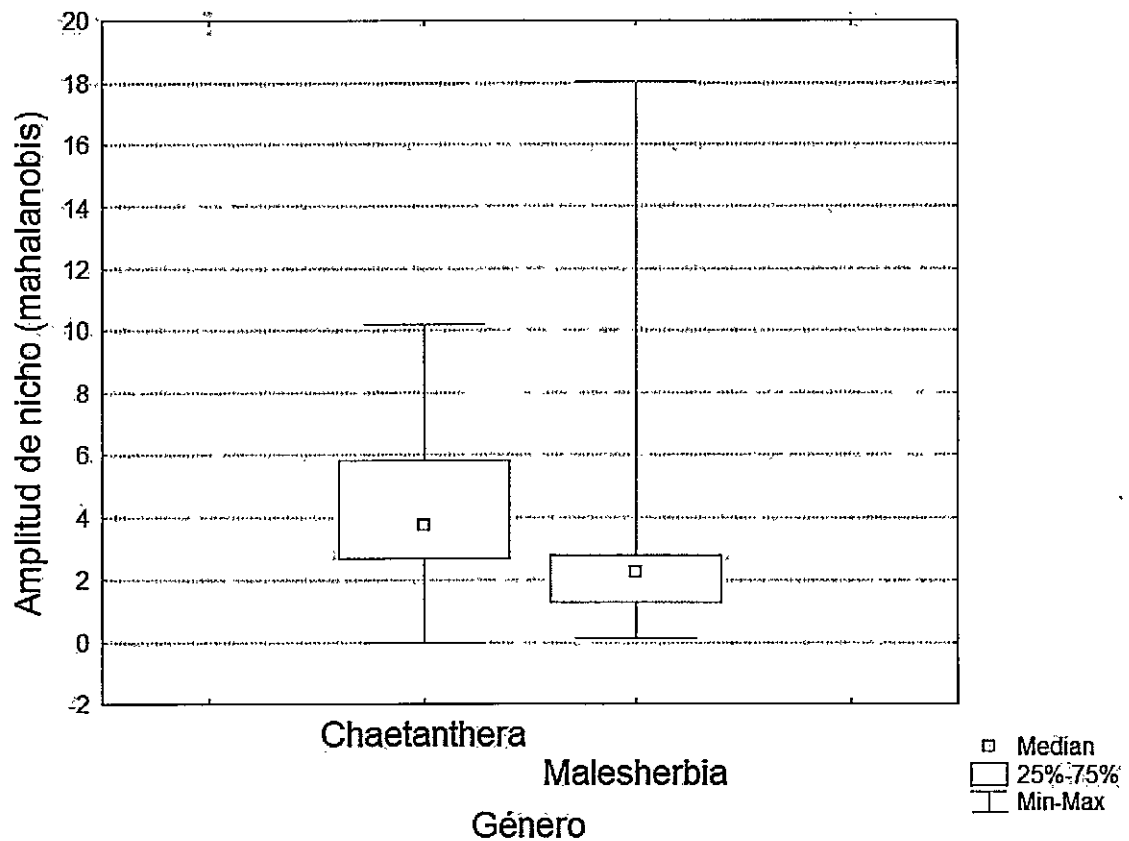


Figura 4. Amplitud de nicho climático para los géneros *Chaetanthera* y *Malesherbia*.

### III. Refugios climáticos

**Interacción entre amplitud, similitud, intensidad del cambio climático y tamaño de los refugios climáticos.**

Los resultados indican que la amplitud de nicho se relaciona positivamente (Figura 5) con los refugios climáticos (porcentaje de área estable) ( $p=0.022$ ), mientras que ni la intensidad del cambio climático ni la similitud de nicho explicarían los refugios climáticos (Tabla 1) (Figura 5). La comparación entre las especies de la zona desértica (*Malesherbia*) y el género de la zona mediterránea (*Chaetanthera*), indicó que no hay diferencias significativas entre los grupos y los refugios climáticos ( $F= 0.001$ ,  $p=0.974$ ) (Figura 6). La comparación entre la similitud de nicho y los refugios climáticos, indicó que no hay diferencias significativas entre los grupos y el porcentaje de área estable ( $F= 0.2$ ,  $p=0.605$ ) (Figura 5).

Variable	SS	Grados de libertad	MS	F	P
Amplitud de nicho	5592.15	1	5592.15	5.6	<b>0.022</b>
Similitud de nicho	269.69	1	269.68	0.2	0.605
Zona geográfica	1.07	1	1.07	0.001	0.974

Tabla 1. Resultados del Modelo Lineal Generalizado para el porcentaje de área estable.

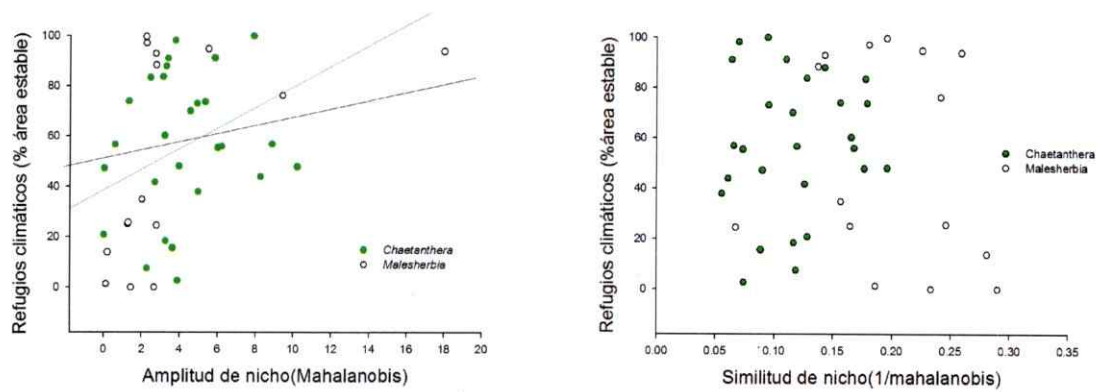


Figura 5. Gráficos Modelo Lineal Generalizado para el porcentaje de área estable. Refugios climáticos del género *Chaetanthera* (verde) y *Malesherbia* (blanco) en relación a (izq.) la amplitud de nicho y (der) similitud de nicho.

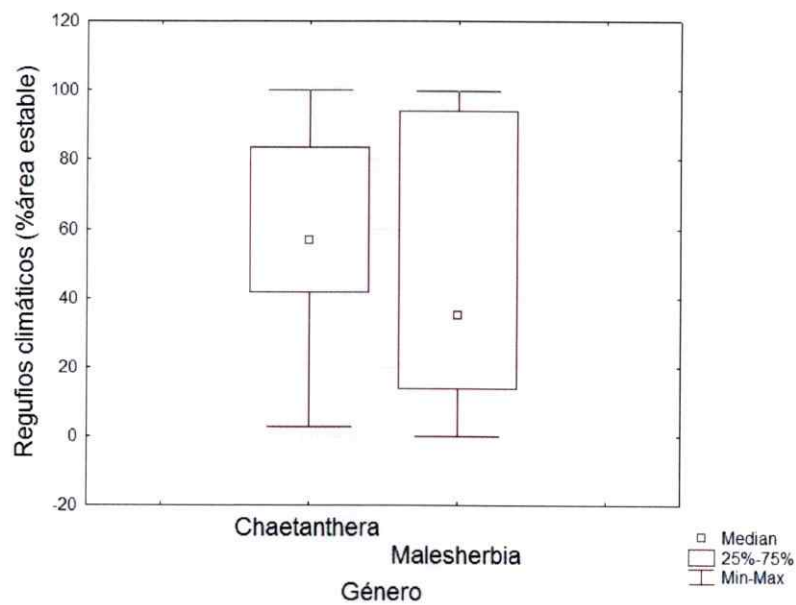


Figura 6. Gráfico Modelo Lineal Generalizado para el porcentaje de área estable. Refugios climáticos del género *Chaetanthera* (zona desértica) y *Malesherbia* (zona mediterránea).

#### IV. Grado de amenaza de las especies

##### A. Género *Chaetanthera*

Todas las especies de este género sufrirán una disminución en su extensión de presencia actual (Figura 6), por lo que verán agravados sus estados de conservación. De las 27 especies, 11 cambiaron su estado de conservación: 18% vulnerables y 21% en peligro. De las especies en peligro, tres especies resultaron un una extensión de la presencia menor a 500 km<sup>2</sup>, por lo que pueden ser consideradas como extintas: *C. flabellifolia*, *C. kalinae* y *C. renifolia*.

##### Género *Chaetanthera*

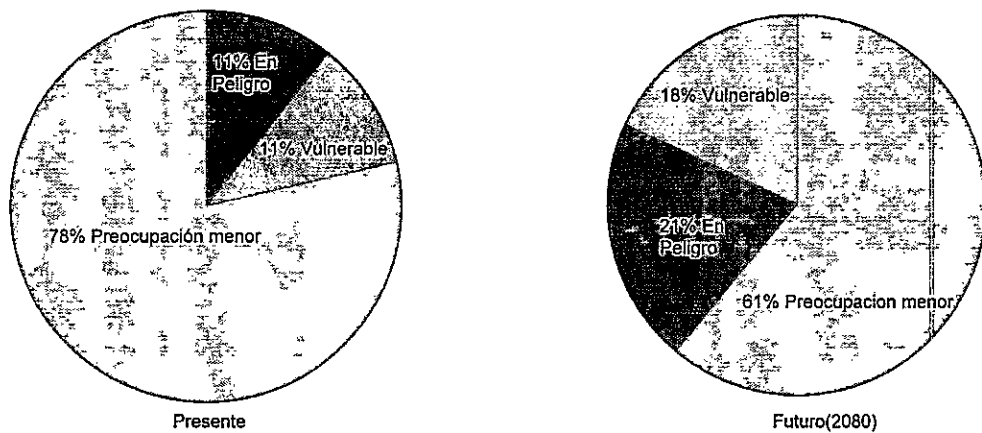


Figura 6 Categorías de conservación (según criterios UICN) de las especies del género *Chaetanthera* para su distribución presente (Izq.) y futura (der.)

## B. Género *Malesherbia*

Todas las especies de *Malesherbia* sufrirán una disminución en su extensión de presencia actual (Figura 7), por lo cual 8 especies de un total de 15 especies evaluadas para este género, pasarían a ocupar alguna categoría de: 20% vulnerables, 20% en peligro y 13% extintas.

### Género *Malesherbia*

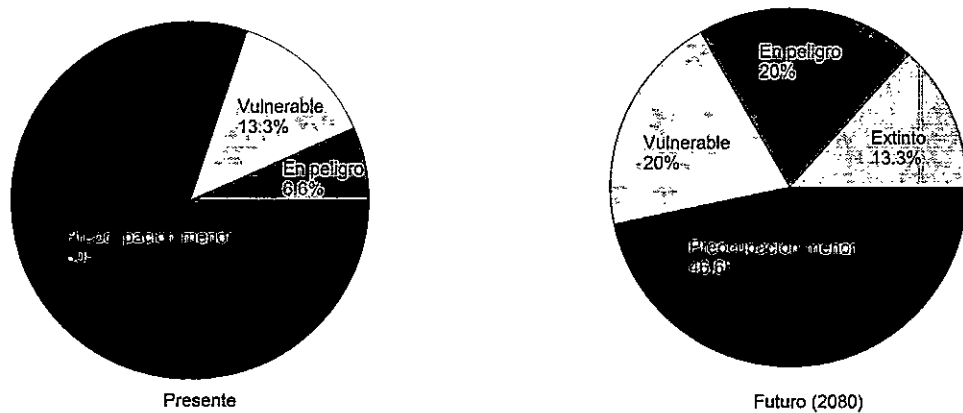


Figura 7. Categorías de conservación (según criterios UICN) de las especies del género *Malesherbia* para su distribución presente (izq.) y futura (der.)

## DISCUSIÓN

### **Relación entre similitud y amplitud de nicho climático**

Un estudio reciente muestra que existiría una relación entre la tasa de evolución y amplitud de nicho para algunas variables bioclimáticas como la precipitación anual (Fisher-Reid y col. 2012). En ese sentido clados con altas tasas de evolución y baja similitud, tendrían nichos climáticos amplios. Nuestros resultados son coherentes con ese patrón, debido a que *Chaetanthera* es un género con baja similitud y ancha amplitud de nicho climático, y *Malesherbia* es un género con alta similitud y baja amplitud de nicho climático. Los autores de este trabajo sugieren que esta relación depende de la variable climática con que se mide la amplitud de nicho; ellos encontraron una fuerte correlación entre clados con alta tasa de evolución y la amplitud de nicho medida por precipitación, pero no así con respecto a la temperatura. En nuestro análisis, la amplitud fue medida con respecto a variables climáticas de precipitación y temperatura indistintamente, puesto que fue evaluada en ambos ejes del análisis de componentes principales, mostrando evidencia novedosa con respecto a la relación amplitud y similitud de nicho.

Por otra parte, al evaluar la relación entre similitud y amplitud de nicho algunos rasgos de historia de vida de las especies podrían ser una variable importante a considerar. Otro estudio en plantas perennes y anuales indicó que para plantas anuales la tasa de evolución y la amplitud de nicho es mayor en comparación con plantas anuales (Kostikova y col. 2013). Estos resultados sugieren que, ante el cambio climático, las plantas anuales podrían tener una mayor persistencia que las plantas anuales, producto de que éstas tienen una tendencia a tener tasas de evolución y amplitud de nicho mayores que plantas perennes. En nuestro estudio, las

especies de los géneros *Chaetanthera* y *Malesherbia*, corresponden a arbustos y herbáceas tanto anuales como perennes, por tanto nuevos estudios podrían evaluar este patrón.

***Especies con nichos climáticos más restringidos serían más afectadas***

La amplitud del nicho climático se relacionó positivamente con el tamaño de los refugios climáticos, es decir, especies con requerimientos climáticos de nicho amplios se verían menos afectadas en comparación a especies con nichos climáticos más acotados. Debido a la dualidad nicho-biotopo (Colwell y Rangel 2009), un nicho climático amplio podría estar representado en un espacio geográfico extenso. Las predicciones indican que ante el cambio climático, la variación de la temperatura y precipitación no será uniforme en el Cono Sur (IPCC, 2001), por lo tanto, mientras mayor sea la distribución geográfica que ocupen las especies, mayor será también la variabilidad climática incluida en su hábitat. Por el contrario, especies con un nicho climático menos amplio, la presencia de refugio climático está supeditada a un set acotado de condiciones climáticas cuya mantención podría estar limitada a la intensidad del cambio climático. Además, comúnmente especies con distribución restringida o especialistas de hábitat (especies raras), podrían ser más propensas a la extinción ante cambios en el clima (Jhonson 1998), puesto que existiría una relación positiva entre tamaño de la distribución y la abundancia de las especies (Brown 1984, Gaston 1996).

La sensibilidad de las especies ante el cambio climático estaría determinada no sólo por la amplitud del nicho, sino también por el tamaño del rango de distribución geográfica y la magnitud del cambio climático (Thuiller y col. 2005b). En este trabajo no encontramos una relación con la intensidad de cambio climático, puesto que no se encontraron diferencias importantes entre los refugios climáticos de las especies de *Chaetanthera* y *Malesherbia*, no



obstante sus centros de mayor riqueza específica se encuentran en zona geográficas afectadas con diferente intensidad de cambio climático global. Una de las razones por las cuales nuestros resultados no siguen este patrón, podría ser que el tamaño de la distribución de las especies logra contrarrestar la intensidad del cambio climático futuro, por lo tanto, especies que habitan zonas con fuerte cambio en el clima (por ejemplo la zona mediterránea) podrán poseer refugios climáticos dada la extensión de su distribución.

### ***Similitud de nicho***

Un estudio de Hadly y col. 2000 en mamíferos, indicó que ante cambios climáticos bruscos, la similitud de nicho puede relacionarse con cambios en los patrones de distribución de las especies a niveles taxonómicos bajos, como por ejemplo especie. Pero este patrón cambia si la escala taxonómica empleada es mayor, puesto que a mayor escala la similitud de nicho podría estar determinada por los rasgos de historia de vida de los grupos, mientras que a niveles inferiores, como especies, sería la variabilidad ambiental un factor preponderante. Nuestros resultados muestran que a escala taxonómica inferior, la similitud de nicho entre las especies del género *Malesherbia* es significativamente mayor que en el género *Chaetanthera*; sin embargo nuestros resultados indican que la similitud de nicho no se encuentra relacionada con los refugios climáticos.

Aunque en este trabajo no se estudiaron los mecanismos que producen el patrón de similitud, la similitud del nicho climático puede ser consecuencia de distintos procesos evolutivos. En primer lugar la similitud climática de los nichos puede ser estar mediada por la inercia filogenética produciendo un patrón conocido como 'conservatismo filogenético de nicho' (Wiens y Graham 2005), en que existe una tendencia de las especies emparentadas en

mantener los requerimientos de nicho ancestrales. Además, la similitud de nicho puede deberse a procesos de convergencia, donde las especies tienen nichos similares por procesos evolutivos independientes. Sin embargo, ambos géneros experimentarían restricciones severas para colonizar nuevos ambientes en particular cuando éstos son más áridos que el nicho ancestral, esto se manifiesta en un pronunciado retardo evolutivo de los linajes a colonizar hábitats con estrés hídrico (Guerrero y col 2013). Por lo tanto, en términos temporales ambos géneros poseen conservatismo filogenético de nicho que restringe la respuesta evolutiva de las especies frente a climas nuevos.

### ***Refugios climáticos futuros***

Poder predecir patrones de amenaza ante el cambio climático ha sido de gran interés en los últimos años (Bomhard y col. 2005, Thuiller y col. 2005, Thuiller y col. 2006, Maiorano y col. 2011). Un reciente estudio de Araújo y col. 2013, muestra que ante el cambio climático, las respuestas fisiológicas de las especies a cambios en el clima son fundamentales para predecir el devenir de la biodiversidad. Específicamente, las tolerancias térmicas de las especies podrían determinar su persistencia al cambio climático. Sin embargo, estudiar las respuestas fisiológicas de manera experimental es un desafío que es difícil de cumplir en el corto plazo debido al alto costo que involucra estudiar todas las especies de un linaje. Desde esta perspectiva, el nicho realizado de las especies ha sido utilizado ampliamente para predecir la distribución futura de las especies, y su grado de amenaza futura .

Una revisión de Cahill y col. 2012, muestra que al menos siete estudios científicos en peces, mamíferos, reptiles e invertebrados, han demostrado procesos de extinción causada por el

cambio climático global. En el presente estudio, *Chaetanthera* y *Malesherbia* agrupan especies que podrían extinguirse producto de la disminución de sus áreas de extensión de presencia, y éstos resultados sugieren un posible empobrecimiento de la biodiversidad vegetal como consecuencia del cambio climático. Por ejemplo, dos especies de *Malesherbia* (i.e. *M. campanulata* y *M. densiflora*) podrían extinguirse en el corto plazo. Ambas especies poseen distribución geográfica acotada (Squeo y col., 2010.) y categorizada en este estudio como especies actualmente vulnerables a la extinción.

El género *Chaetanthera* podría verse afectado con la extinción de tres especies: *C. kalinae*, *C. flabellifolia* y *C. renifolia*. Todas estas especies han sido descritas con distribución en la cordillera de los Andes, con una extensión menor a 500 km<sup>2</sup>, siendo categorizadas en este estudio como en peligro. Es importante señalar que el empeoramiento en los estados de conservación, son medidas conservadoras puesto que solo considera la disminución en la distribución producto del cambio climático y no la actual tasa de destrucción de hábitat producto de actividades humanas. Es por ello, que el escenario referente a la conservación de la biodiversidad podría ser aún peor debido al efecto sinérgico de las amenazas que actualmente experimenta y que probablemente se profundizarán en el futuro. Como parte de este estudio es necesario señalar que la conservación de la biodiversidad requiere de medidas urgentes que incorporen las tendencias futuras de las amenazas, en caso contrario las medidas que se puedan adoptar pueden no ser efectivas en el corto plazo.

## CONCLUSIONES

El cambio climático es sin duda uno de los principales factores de amenaza para la biodiversidad global (Sala y col., 2000; Chris y col., 2004; Barnosky y col., 2011), y en particular para especies con distribuciones geográficas acotadas y especialistas de hábitat.

De acuerdo a esta tesis, la variabilidad geográfica de la intensidad del cambio climático no determinarían el tamaño de refugios climáticos, mas bien, la amplitud el nicho climático de las especies sería un aspecto clave. Este patrón es central para enfocar esfuerzos en conservación, puesto que debiesen ser las especies con rangos climáticos acotados el objeto de conservación central ante el cambio climático debido a que serían las más vulnerables a la extinción. Esta respuesta podría ser extensible a otros linajes que poseen limitación a la dispersión y que por lo tanto experimentan dificultades para seguir el clima apropiado para sus persistencias. En términos geográficos los refugios climáticos de las especies debiesen ser incorporadas dentro de las áreas prioritarias para la conservación, por lo que el presente estudio enfatiza la necesidad de utilizar los mapas de refugios climáticos como herramienta para ser incluida en el Plan Nacional de Adaptación al Cambio Climático para la Biodiversidad (MMA, 2013)

## REFERENCIAS

Ashcroft, M. B. (2010) Identifying refugia from climate change. *Journal of Biogeography*, **37**: 1407–1413.

Araujo M. y col. (2013) Heat freezes niche evolution. *Ecology Letters* (2013) **16**: 1206–1219.

Bakkenes, M. y col. (2002) Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology*, **8**: 390–407.

Barnosky, A.D. (2008) Climatic change, refugia, and bio- diversity: where do we go from here? *Climatic Change*, **86**: 29–32.

Bennett y Provan (2008) What do we mean by 'refugia'? *Quaternary Science Review*, **27**: 2449-2455.

Bomhard B., y col. (2005) Potential impacts of future landuse and climate change on the Red List status of the Proteaceae in the Cape Floristic Region, South Africa. *Global Change Biology* **11**, 1452-1468.

Botts, E. A., y col. (2013) Small range size and narrow niche breadth predict range contractions in South African frogs. *Global Ecology and Biogeography*, **22**: 567–576.

Brown, J. H. (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat.*, **124**, 255– 279.

Cahill A. y col. (2012) How does climate change cause extinction? *Proc R Soc B*, **280**:20121890.

CCCMA (2008) Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis. CGCM3.1/T47 Model Output IPCC SRES A1B Experiment.

Christensen, J.H. y col. (2007) Regional Climate Projections. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge Univ. Press, New York.

Chris, D. T. y col. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**: 145-148.

Colwell, R.K. y Futuyma, D.J. (1971) On the Measurement of Niche Breadth and Overlap. *Ecology*, **52**: 567-576

Colwell, R. y Rangel, F. (2009) Hutchinson's duality: The once and future of niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**: 19651-19658.

CONAMA (2006) Estudio de la variabilidad climática en Chile para el siglo XXI. Departamento de Geofísica, Universidad de Chile, Chile.

Davies, A. (2010) A systematic revision of *Chaetanthera* Ruiz & Pav., and the reinstatement of *Oriastrum* Poepp. & Endl. (Asteraceae: Mutisieae). Dissertation der Fakultät für Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität, München.

Davies, J. y col. (2013) Evolutionary refugia and ecological refuges: key concepts for conserving Australian arid zone freshwater biodiversity under climate change. *Global change biology*, **19**: 1970-1984.

Dullinger, S. y col. (2004) Modelling climate change-driven treeline shifts: relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. *Journal of Ecology*, **92**: 241–252.

Falvey, M. y R. Garreaud, (2009) Regional cooling in a warming world: Recent temperature trends in the southeast Pacific and along the west coast of subtropical South America (1979–2006). *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* (1984–2012), **114**: doi:10.1029/2008JD010519.

Fisher-Reid, M. C., y col. (2012) How is the rate of climatic-niche evolution related to climatic-niche breadth? *Evolution*, **66**: 3836–3851.

Forero-Medina, G. y col. (2011) Constraints to species elevational range shifts as climate changes. *Conservation Biology*, **25**: 163-171.

Garreaud, R., (2011a) The climate of northern Chile: Mean state, variability and trends. "Astronomical Site Testing Data Conference in Chile". *Revista Mexicana de Astronomía y Astrofísica (SC)*, **41**: 5-11.

Garreaud, R. (2011b) Cambio Climático: Bases Físicas e Impactos en Chile. *Revista Tierra Adentro*, INIA, Departamento de Geofísica Universidad de Chile, **93**.

Gaston, K. (1996) The multiple forms of the interspecific abundance-distribution relationship. *Oikos*, **76**,211–220.

Gengler-Nowak, K. (2003) Molecular Phylogeny and Taxonomy of *Malesherbiaceae*. *Systematic Botany*, **28**: 333–344.

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

Guerrero, P.C. y col. (2013) Evolutionary lag times and recent origin of the biota of an ancient desert (Atacama–Sechura). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110**: 11469-11474.

Hadly, E. y col. (2000) Niche conservatism above species level. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**: 19707-19714.



Hershkovitz, M. y col. (2006) Phylogeny of *Chaetanthera* (Asteraceae: Mutisieae) reveals both ancient and recent origins of the high elevation lineages. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **41**: 594-605.

Higgins, S.I. y Richardson, D.M. (1999) Predicting Plant Migration Rates in a Changing World: The Role of Long-Distance Dispersal. *The American Naturalist*, **153**: 464-475.

Hijmans, R.J. y col. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**: 1965-1978.

Holt, R.D. y Gaines, M.S. (1992). Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches. *Ecology and Evolution*, **6**: 433-447.

IPCC (2001) *Climate Change 2001: The Scientific Basis, Third Assessment Report*.

Jiguet, F. y col. (2010) Population trends of European common birds are predicted by characteristics of their climatic niche. *Global Change Biology*, **16**: 497-505.

Johnson, L.N. (1998) Species extinction and the relationship between distribution and abundance. *Nature*, **394**, 272-274.

Kostikova A. y col. (2013) Linking life-story traits, ecology and niche breath evolution in North American Eriogonoids (Polygonaceae). *The American Naturalist*, **182**: 760-774.

Kozak, K. H. y J. J. Wiens. (2010) Niche conservatism drives elevational diversity patterns in Appalachian salamanders. *American Naturalist* 176:40–54.

Loarie, S.R. y col.(2008) Climate change and the future of California's endemic flora. *PLoS One* 3: e2502.

Maiorano, L. y col. (2011) The future of terrestrial mammals in the Mediterranean basin under climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 1578-2681

Ministerio del medio ambiente(MMA), Chile (2013) Anteproyecto: Plan de adaptación al cambio climático para la biodiversidad. Santiago, Chile.

Morin X. y Lechowicz M. (2008) Contemporary perspectives on the niche that can improve models of species range shifts under climate change. *Biology letters*, 4, 573-576.

Parmesan, C. (1996) Climate and species' range. *Nature*, 382, 765–766.

Parmesan y Yohe (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.

Pearmann, P.B. y col. (2008) Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23: 149-158.

Peterson, A.T. y col. (1999) Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, **285**: 1265–1267.

Peterson, A.T. (2006) Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics*, **3**: 59-72.

Phillips, S.J. y col. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling*, **190**: 231–259.

Prinzing, A., y col. (2001) The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **268**: 2383–2389.

Quintero, I. y Wiens, J. J. (2013a) What determines the climatic niche width of species? The role of spatial and temporal climatic variation in three vertebrate clades. *Global Ecology and Biogeography*, **22**:422–432.

Quintero, I. y Wiens, J. J. (2013b) Rates of projected climate change dramatically exceed past rates of climatic niche evolution among vertebrate species. *Ecology Letters* (2013), **16**: 1095–1103

Root, T.L. y col.(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.

Sala, E. y col. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**: 1770-1774.

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

Squeo, F.A. y col. (2010) Revisión de la clasificación de especies en categorías de amenaza en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, **83**: 511-529.

Soltis, D.E., y col. (2005). *Phylogeny and Evolution of Angiosperms*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer, 237-248.

Thomas, C. D. y col. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**: 145-148.

Thuiller, W. y col. (2005a). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**: 8245-8250.

Thuiller, W., y col.(2005b) Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **14**:347–357.

Thuiller W y col. (2006) Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions, *Global Change Biology*, **12**, 3.

Thuiller, W., y col.(2008) Predicting global change impacts on plants species distributions: future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **9**: 137-152.

Tingley, M. y col. (2009) Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**: 19666-19643.

Trivedi, M.R., y col. (2008) Spatial scale affects bioclimatic model projections of climate change impacts on mountain plants. *Global Change Biology*, **14**: 1089–1103.

UICN. (2012). *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. Segunda edición*. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido: UICN. vi + 34pp. Originalmente publicado como *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition*. (Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, 2012).

Vera, C. y col. (2006) Climate change scenarios for seasonal precipitation in South America from IPCC-AR4 models. *Geophysical Research Letters*, **33**: L13707.

Warren, D. y col. (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, **62**: 2868-2883.

Wiens, J.J. y Graham, C.H.(2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**: 519–39

Wiens, J.J. y col. (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, **13**: 1310-1324.

Williams, S.E., y col. (2008) Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PLoS Biology*, **6**: 2621–2626.

ANEXO 1. MODELOS DE DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE ESPECIES.

Tabla 1. Valores de ajuste, modelos seleccionados y variables climáticas importantes (sobre 90%) para el género *Chaetanthera*.

Especie	Modelo	Umbral	AUC training	Variables más importantes**	P-value
<i>C. albilfora</i>	8	0.352	0.992	18-19-5	1.41E-20
<i>C. chilensis</i>	9	0.369	0.986	19-15-18	0.00E+00
<i>C. ciliata</i>	3	0.322	0.994	19-15-14	2.67E-02
<i>C. depauperata</i>	2	0.560	0.989	18(01)2	8.81E-01
<i>C. elegans</i>	0	0.188	0.986	19-15-3	1.18E-09
<i>C. euphrasioides</i>	2	0.231	0.994	19-18-5	2.31E-19
<i>C. flabellata</i>	5	0.516*(0.611)	0.998	18-19-14	1.56E-04
<i>C. frayjorgensis</i>	6	0.334	0.997	18-19-2	3.26E-06
<i>C. flabellifolia</i>	8	0.637	0.993	18-15-5	7.73E-02
<i>C. glabrata</i>	2	0.274	0.99	18-19-3	1.25E-21
<i>C. glandulosa</i>	8	0.387	0.991	18-19-1	1.79E-04
<i>C. incana</i>	9	0.249(0.321)	0.999	19-18-14	3.56E-04
<i>C. kalinae</i>	4	0.737	0.998	5-18-1	2.20E+00
<i>C. limbata</i>	2	0.335	0.988	19-18-15	2.22E-10
<i>C. microphylla</i>	5	0.318	0.989	19-18-15	8.52E-11
<i>C. moenchioides</i>	9	0.340	0.987	19-15-18	0.00E+00
<i>C. perpusilla</i>	6	0.480	0.98	15-14-19	6.44E-01
<i>C. peruviana</i>	1	0.453	0.991	5-14-3	3.59E+01
<i>C. philippii</i>	4	0.307	0.99	5-18-19	1.19E-09
<i>C. pubescens</i>	2	0.450	0.985	5-18-7	3.56E+00
<i>C. ramosissima</i>	6	0.204	0.994	19-18-14	1.33E-06
<i>C. renifolia</i>	9	0.651	0.998	1-18-19	3.36E-5
<i>C. schroederi</i>	0	0.394	0.985	18-19-15	9.57E-04
<i>C. serrata</i>	2	0.105	0.993	19-18-15	3.30E-09
<i>C. spathulifolia</i>	9	0.172	0.985	18-19-5	3.7E-7
<i>C. splendens</i>	3	0.350	0.979	5-18-1	2.13E+01
<i>C. taltalensis</i>	9	0.289	0.991	2-18-7	1.85E-03
<i>C. villosa</i>	4	0.288	0.986	1-19-3	2.50E-01

Tabla 2. Valores de ajuste, modelos seleccionados y variables climáticas importantes (sobre 90%) para el género *Malessherbia*.

Especie	Modelo	Umbral	AUC training	Variables más importantes**	P-value
<i>M. arequipensis</i>	9	0.345	0.988	bio12-bio7-bio19	1.66E-02
<i>M. auristipulata</i>	6	0.421	0.98	bio12-bio15-bio19	2.49E-02
<i>M. campanulata</i>	3	0.653	0.971	bio5-bio18-bio1	9.50E-03
<i>M. densiflora</i>	6	0.503	0.988	bio7-bio12-bio18	1.68E-04
<i>M. deserticola</i>	7	0.176	0.988	bio18-bio3-bio12	1.54E-05
<i>M. fasciculata</i>	2	0.393	0.99	bio18-bio19-bio14	2.01E-15
<i>M. humilis</i>	5	0.35	0.98	bio18-bio19-bio12	0.00E+00
<i>M. lactea</i>	7	0.255	0.991	bio12-bio5-bio19	6.15E-21
<i>M. lanceolata</i>	2	0.54	0.994	bio5-bio18-bio19	1.98E-09
<i>M. linearifolia</i>	6	0.254	0.985	bio18-bio19-bio14	1.28E-10
<i>M. lirana</i>	8	0.111	0.956	bio18-bio19-bio5	1.03E-09
<i>M. obtusa</i>	6	0.38	0.991	bio18-bio19-bio12	1.28E-08
<i>M. paniculata</i>	0	0.403	0.989	bio18-bio19-bio14	9.78E-28
<i>M. rugosa</i>	9	0.409	0.991	bio18-bio19-bio12	1.31E-12
<i>M. tenuifolia</i>	4	0.509	0.965	bio19-bio15-bio18	3.44E-03

\*\*BIO1 = Temperatura media anual BIO2 = Promedio mensual (max temp - min temp) BIO3 = Isotermalidad (BIO2/BIO7) (\* 100) BIO4 = Estacionalidad de la temperatura (DS \*100) BIO5 = Temperatura máxima del mes más cálido BIO6 = Temperatura mínima del mes más frío BIO7 = Rango de temperatura anual (BIO5-BIO6) BIO8 = Temperatura media del cuarto más seco BIO9 = Temperatura media del cuarto más húmedo BIO10 = Temperatura media del cuarto más cálido BIO11 = Temperatura media del cuarto más frío BIO12 = Precipitación anual BIO13 = Precipitación del mes más seco BIO14 = Precipitación del mes más húmedo BIO15 = Coeficiente de variación de la precipitación BIO16 = Precipitación del cuarto más seco BIO17 = Precipitación del cuarto más húmedo BIO18 = Precipitación del cuarto más cálido BIO19 = Precipitación del cuarto más frío

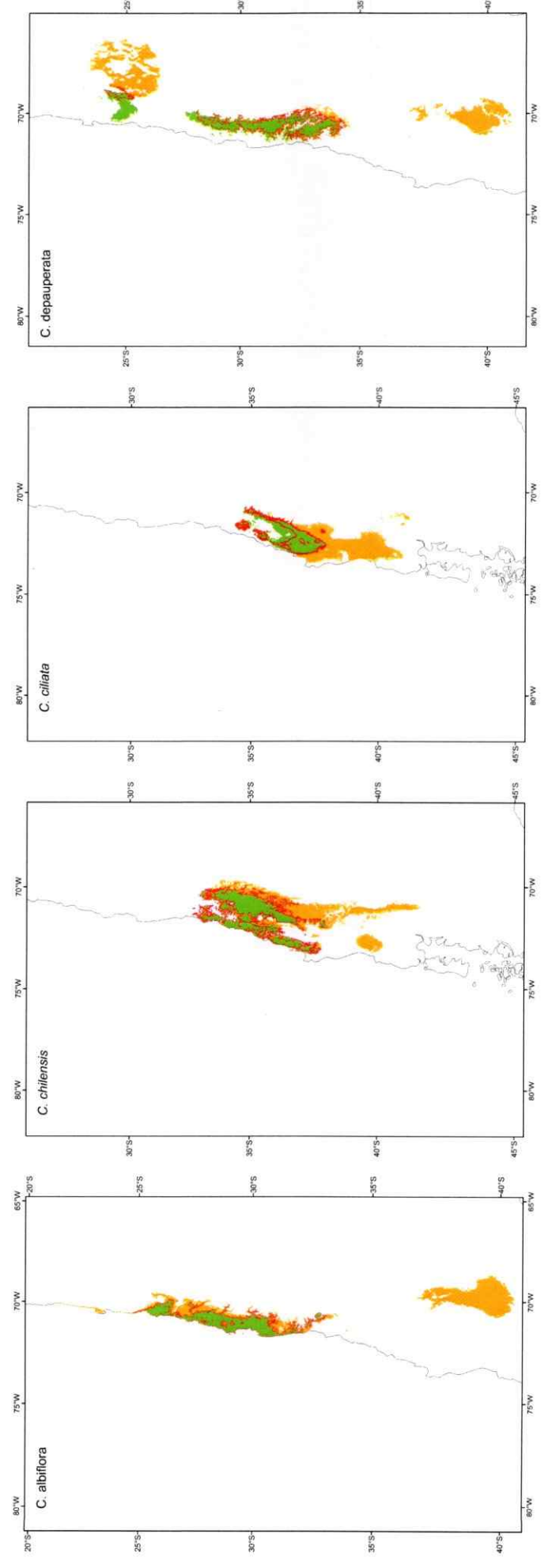
Tabla 3 Refugios climáticos para cada especie. Valores de área estable e índice D.

Especie	Área estable (%)	D(sobreposición)
<i>C. albiflora</i>	20.8850183	0.55806293
<i>C. chilensis</i>	47.2047027	0.77443684
<i>C. ciliata</i>	56.7340305	0.39895417
<i>C. depauperata</i>	74.0868288	0.47290229
<i>C. elegans</i>	7.62936642	0.75133524
<i>C. euphrasioides</i>	83.4221082	0.59894761

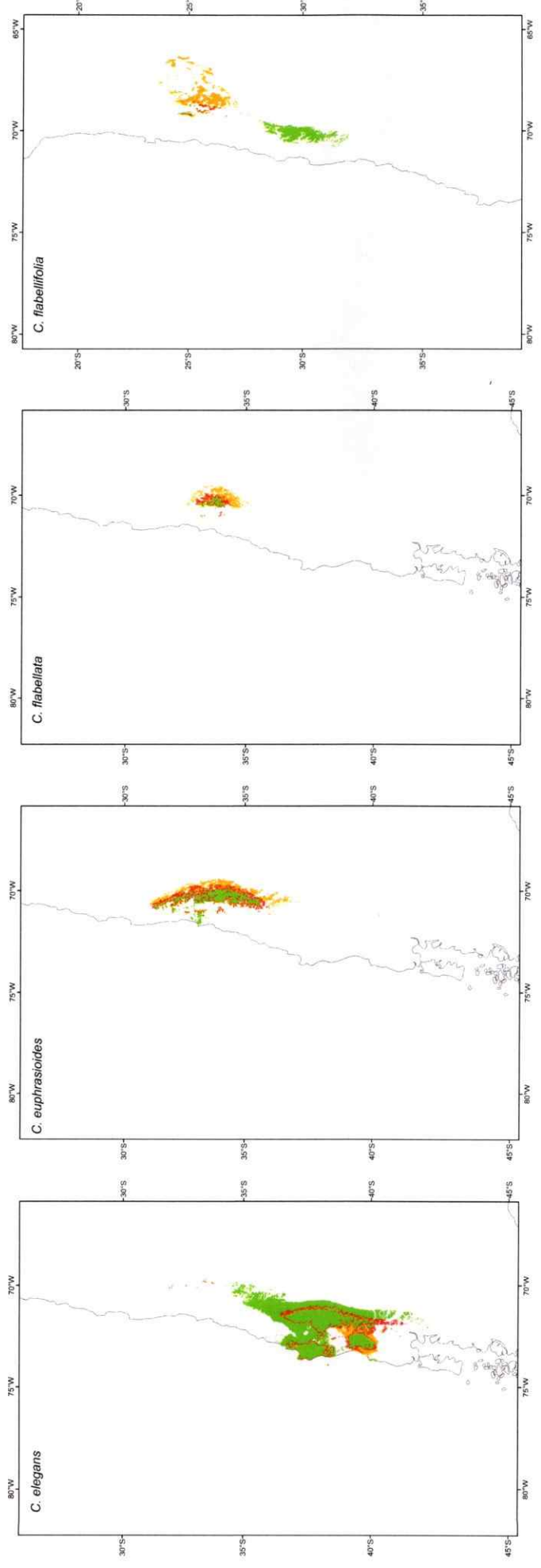


Especie	Área estable (%)	D(sobreposición)
<i>C. flabellata</i>	41.7928834	0.89909069
<i>C. frayjorgensis</i>	83.7677231	0.42650235
<i>C. glabrata</i>	60.3561002	0.69594277
<i>C. glandulosa</i>	18.4375206	0.71411896
<i>C. incana</i>	87.9574121	0.78336736
<i>C. kalinae</i>	91.1022876	0.57884275
<i>C. limbata</i>	15.7108736	0.64555497
<i>C. microphylla</i>	98.196701	0.61711484
<i>C. moenchioides</i>	2.62946522	0.71058083
<i>C. perpusilla</i>	48.1401784	0.55429047
<i>C. peruviana</i>	70.1083385	0.58673503
<i>C. philippii</i>	73.1631426	0.74497999
<i>C. pubescens</i>	38.0556874	0.72332566
<i>C. ramosissima</i>	73.8414972	0.68127204
<i>C. renifolia</i>	91.2023919	0.65518738
<i>C. schroederi</i>	55.4357827	0.71690474
<i>C. serrata</i>	56.0249496	0.64435499
<i>C. spathulifolia</i>	99.9615249	0.76664106
<i>C. splendens</i>	44.027979	0.80405189
<i>C. taltalensis</i>	56.9571412	0.77593246
<i>C. villosa</i>	47.9165409	0.68631353
<i>M. arequipensis</i>	93.847426	0.90656525
<i>M. auristipulata</i>	88.3026596	0.94147782
<i>M. campanulata</i>	0	0.79498945
<i>M. densiflora</i>	0	0.6759265
<i>M. deserticola</i>	24.5406002	0.80026486
<i>M. fasciculata</i>	99.6598777	0.43048676
<i>M. humilis</i>	92.941463	0.81675694
<i>M. lactea</i>	25.7017742	0.81675694
<i>M. lanceolata</i>	25.142775	0.68595047
<i>M. lirana</i>	76.2617009	0.77233475
<i>M. linearifolia</i>	94.7510822	0.71682052
<i>M. obtusa</i>	34.9177986	0.73917445
<i>M. paniculata</i>	97.1431577	0.60444355
<i>M. rugosa</i>	13.9256119	0.47507943
<i>M. tenuifolia</i>	1.38500184	0.87771288

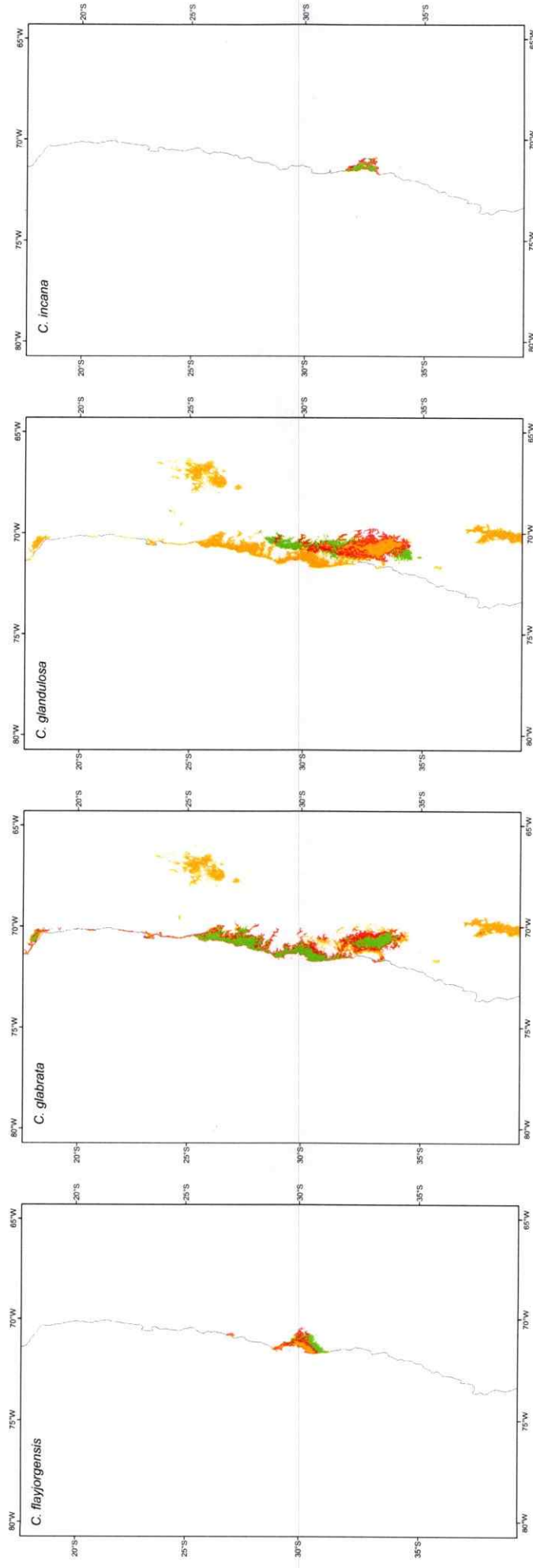
### 1.3 Modelos de distribución presente (verde), futuro(naranja) y refugios (rojo) (el área de sobre posición)



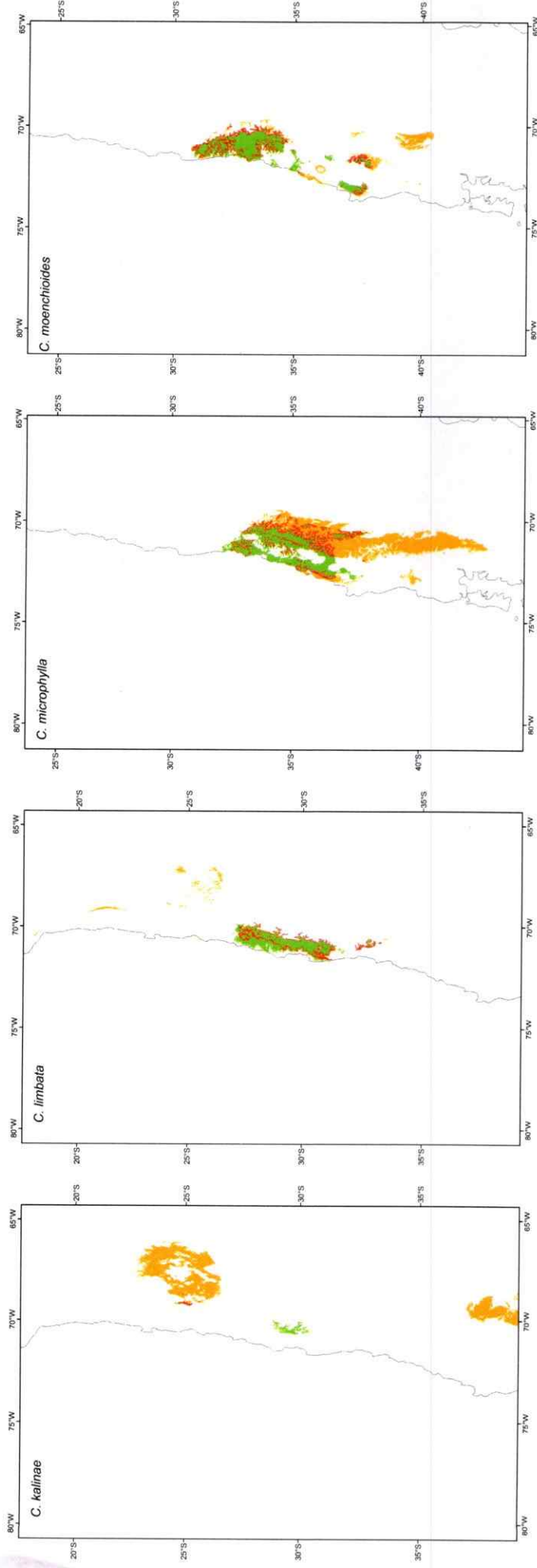
1.3 Modelos de distribución presente (verde), futuro(naranja) y refugios (rojo) (el área de sobre posición)



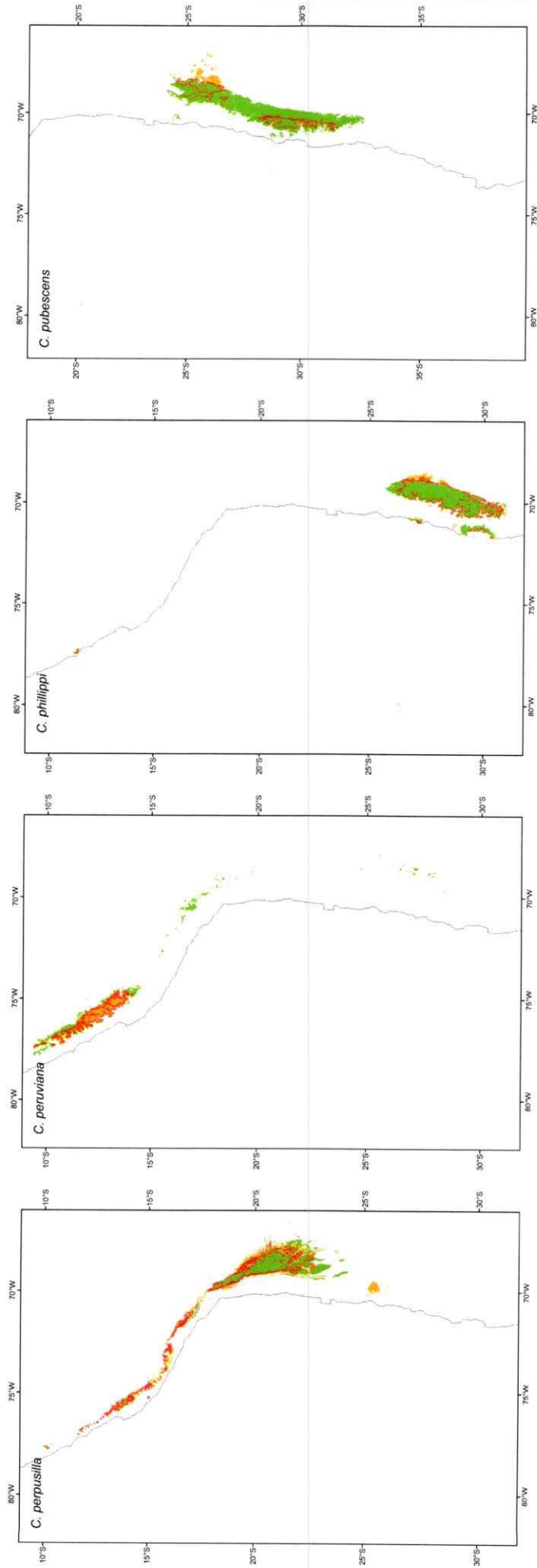
### 1.3 Modelos de distribución presente (verde), futuro(naranja) y refugios (rojo) (el área de sobre posición)



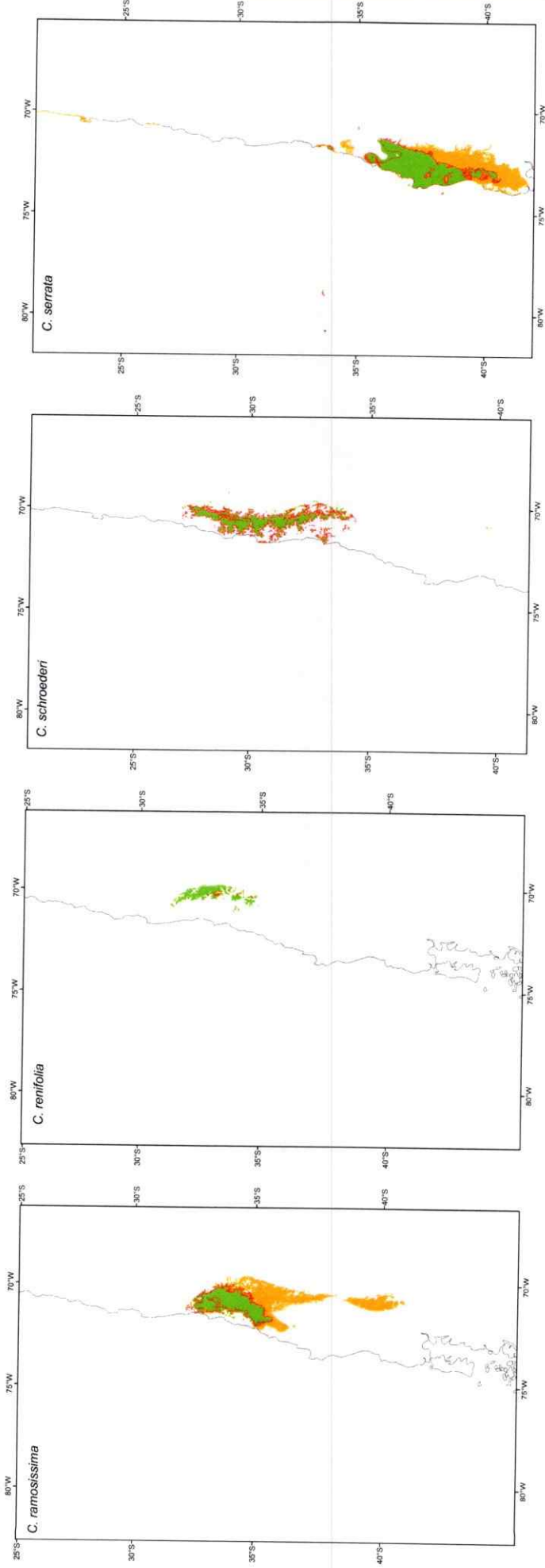
### 1.3 Modelos de distribución presente (verde), futuro(naranja) y refugios (rojo) (el área de sobre posición)



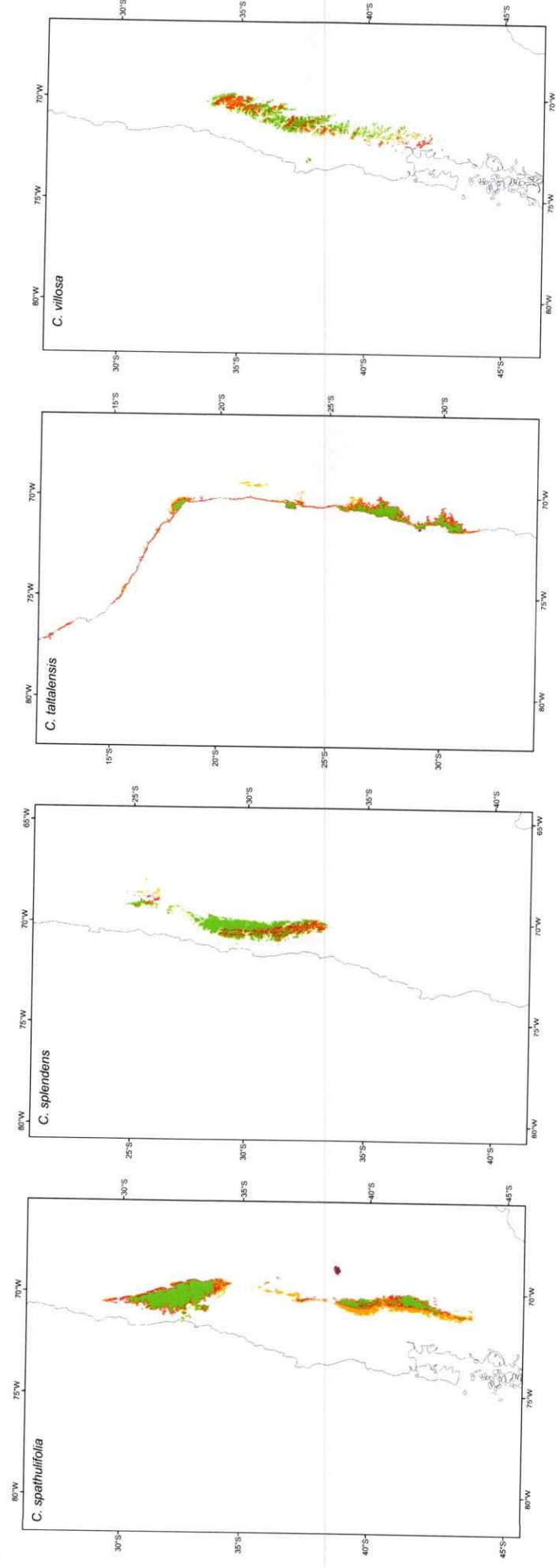
### 1.3 Modelos de distribución presente (verde), futuro (naranja) y refugios (rojo) (el área de sobre posición de las especies *Chaetanthera*).



1.3 Modelos de distribución presente (verde), futuro (naranja) y refugios (rojo) (el área de sobre posición)

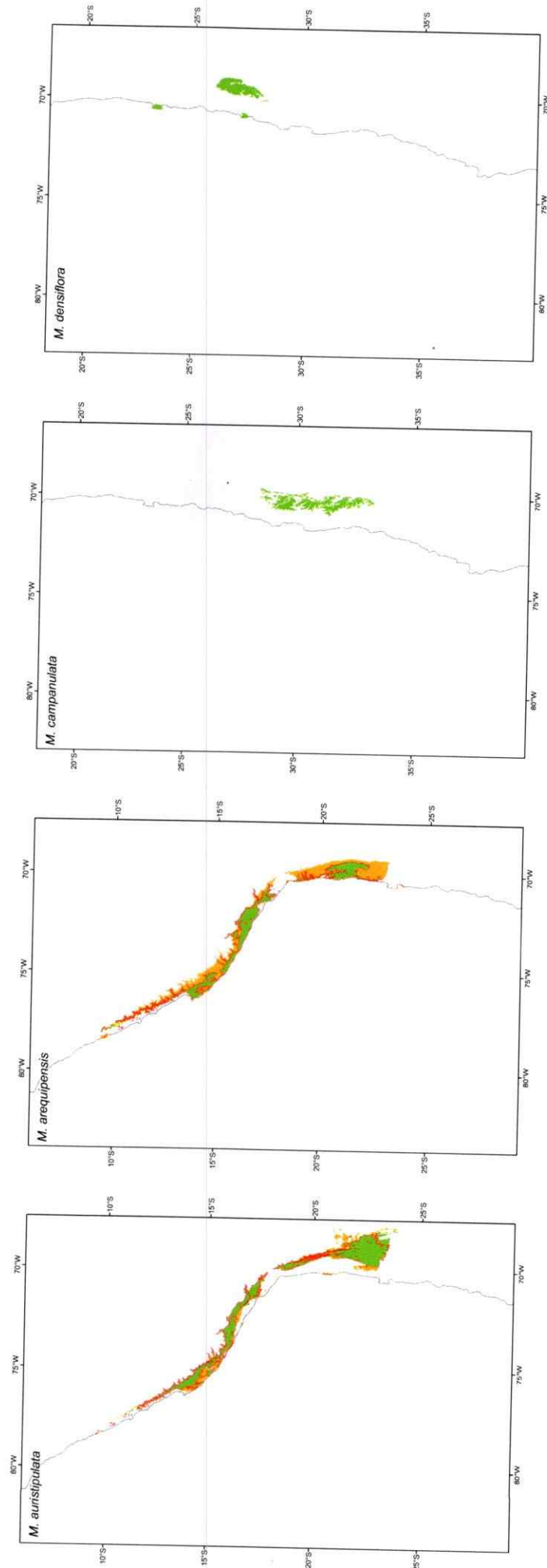


### 1.3 Modelos de distribución presente (verde), futuro(naranja) y refugios (rojo) (el área de sobre posición)





1.4 Modelos de distribución presente (verde), futuro(naranja) y el área de sobre posición(rojo) (el área de sobre posición) de las especies del género *Maesherbia*.



#### 1.4 Modelos de distribución presente (verde), futuro(naranja) y el área de sobre posición(rojo) (el área de sobre posición) de las especies del género *Maesherbia*.

