



Universidad
del País Vasco

Euskal Herriko
Unibertsitatea

ZIENTZIA
ETA TEKNOLOGIA
FAKULTATEA
FACULTAD
DE CIENCIA
Y TECNOLOGÍA



Trabajo Fin de Grado
Grado en Biología

Eriogonum umbellatum:
Nicho ambiental y cambios en la distribución
de la variedad *nevadense*

Autora:

Iratí Díez Virto

Director:

Peter Bretton Pearman

Co-director:

Aitor Larrañaga

ÍNDICE

1. Introducción.....	1
2. Material y Métodos.....	4
2.1. Área de trabajo.....	4
2.2. Fuente y preparación de datos.....	4
2.2.1.Registros de presencia.....	4
2.2.2.Datos medioambientales.....	5
2.3. Distribución geográfica de las variedades.....	5
2.4. Gráficos de densidad de las variedades en relación con variables medioambientales.....	5
2.5. Modelo de distribución de la variedad <i>nevadense</i>.....	6
2.5.1.Predicciones de distribución.....	6
2.5.2.Validación cruzada del modelo.....	7
3. Resultados.....	8
3.1. Mapas de distribución.....	8
3.2. Gráficos de densidad.....	9
3.3. Modelo de distribución y su evaluación.....	11
3.4. Predicciones de las distribuciones.....	12
4. Discusión.....	14
4.1. Efecto del área geográfica y la elevación en la temperatura y la precipitación.....	14
4.2. Modelo de distribución y su evaluación.....	16
4.3. Variabilidad temporal de la distribución: predicciones del UMG, HM y el presente.....	17
5. Conclusión.....	20
6. Bibliografía.....	21

Abstract. - Understanding the effects of past climatic fluctuations on the distribution of species is fundamental for predicting future changes on these distributions. To do so, it is important to take into account the intraspecific lineages of the species, especially when variability within the species is high. In this study, the species *Eriogonum umbellatum* was used as a model species, as it is one of the most diverse species in North America. The climatic niches of four varieties of this species were analyzed as a measure of intraspecific climatic variability. Besides, a distribution model was constructed using the Random Forest algorithm for the variety *nevadense* within the species *E. umbellatum*, for three different time periods: The Last Glacial Maximum (around 20.000 years ago), the Mid Holocene (between 7500-4500 years ago) and the present. The results show substantial differences among the climatic tolerances of the varieties analyzed. Regarding the distribution model for the variety *nevadense*, the results suggest a direct relationship between the range fluctuations and glacial-interglacial cycles, represented as processes of contractions and expansions of the geographical distributions.

Resumen. – Entender los efectos de fluctuaciones climáticas del pasado en la distribución de las especies es fundamental para predecir futuros cambios en estas distribuciones. Para ello, es de gran importancia considerar los linajes intraespecíficos de estas especies, especialmente cuando éstas presentan gran variabilidad. En este estudio, se utilizó la especie *Eriogonum umbellatum* como un ejemplo de especie con gran variabilidad intraespecífica, ya que está considerada como una de las especies más diversas de Norte América. Se analizaron los nichos ambientales de cuatro variedades pertenecientes a esta especie, como medida de la heterogeneidad climática dentro de esta especie. Además, se construyó un modelo de distribución de *E. umbellatum* variedad *nevadense* para tres periodos en el tiempo: el Último Máximo Glaciar (hace unos 20.000 años), el Holoceno Medio (hace 7500-4500 años) y el presente. Los resultados muestran una diferencia substancial entre las tolerancias climáticas de las variedades analizadas. Con respecto al modelo de distribución de la variedad *nevadense*, los resultados sugieren una relación directa entre las fluctuaciones en el rango y los ciclos glaciares-interglaciares, representados por procesos de contracción y expansión de las distribuciones geográficas.

1. INTRODUCCIÓN

Uno de los retos actuales en la ecología y la biología de la conservación es predecir los efectos del cambio climático en la distribución potencial de plantas y animales (Bellard *et al.*, 2012). La distribución geográfica de una especie es un reflejo espacial del nicho ecológico de dicha especie (Peterson, 2011). G. Evelyn Hutchinson (1972) definió por primera vez el nicho ecológico multidimensional como un hipervolumen creado por distintas variables en el que cierta especie podría subsistir (Rogers, 1979; Pironon *et al.*, 2018). Esto influenció e inspiró a una nueva generación de ecólogos y biogeógrafos a representar nichos basándose en puntos de presencia y variables medioambientales (Pironon *et al.*, 2018). Años después, Soberón y Peterson (2005) sugirieron que el nicho ecológico es determinado por

tres factores: el nicho abiótico y el nicho biótico, que corresponden generalmente al nicho ecológico fundamental, y nicho realizado, respectivamente. El tercero corresponde al movimiento o acceso, esto es, un nicho válido debe encontrarse dentro de las posibilidades de movimiento o dispersión de la especie. Dentro del nicho abiótico o nicho ecológico fundamental (que comprende factores como el suelo, el clima etc.), se representa el nicho ambiental. El nicho ambiental muestra el rango de tolerancia de cada especie ante variables climáticas (Corlett & Westcott, 2013). A causa del cambio climático, sin embargo, este nicho ambiental se desplaza por la superficie de la Tierra, por lo que las poblaciones tienen dos maneras de responder: adaptarse a las nuevas condiciones climáticas o moverse con el nicho ambiental (Corlett & Westcott, 2013). Tanto si conservan su distribución como si se desplazan junto con el nicho ambiental, una mayor diversidad genética intraespecífica contribuirá en el proceso adaptativo de una especie en un escenario de clima cambiante (Corlett & Westcott, 2013; Pellissier *et al.*, 2016). Sin embargo, pocos estudios sobre el impacto del cambio climático en las distribuciones tienen en cuenta la diversidad intraespecífica.

A la hora de predecir distribuciones cambiantes, la mayoría de los estudios realizados se han basado en modelos de distribución de especies (SDM), también llamados modelos de nichos, modelos de idoneidad del hábitat o modelos de selección de recursos, entre otros (Elith & Leathwick, 2009; Araújo & Peterson, 2012; Hijmans, 2012). Los modelos de distribución de especies constituyen una herramienta muy importante para la ecología y la biología de la conservación (Bedia *et al.*, 2011), ya que resultan muy prácticos a la hora de construir modelos de nichos (Drake *et al.*, 2006), evaluar distribuciones potenciales de especies (Benito Garzón *et al.*, 2006; Drake & Bossenbroek, 2009), predecir futuras reacciones al cambio climático (Thuiller, 2003) o gestionar de la vida silvestre (Gude *et al.*, 2009), entre otros. Sin embargo, pocos modelos toman en cuenta la heterogeneidad y estructura intraespecífica dentro de una misma especie al realizar predicciones sobre el impacto del cambio climático. Ha sido demostrado que las unidades intraespecíficas se ajustan mejor a las necesidades ambientales y por ello, describen con mayor exactitud la relación que existe entre estos factores y la especie (Marcer *et al.*, 2016). Por ello, se demostró que dividir una especie en unidades genéticas intraespecíficas mejora la comprensión de las posibles fluctuaciones en el rango de la especie en condiciones de cambio climático (Pearman *et al.*, 2010; Banta *et al.*, 2012; Oney *et al.*, 2013; Gotelli & Stanton-Geddes, 2015; Marcer *et al.*, 2016; Chardon *et al.*, 2020). Esto podría ayudarnos a tener una mejor comprensión de los efectos que el cambio climático podría tener en las especies en conjunto. En este estudio, se analizó como varían en su nicho ambiental taxones intraespecíficos de una especie con gran variabilidad y ampliamente distribuida y se examinó la respuesta de uno de los taxones a cambios climáticos pasados.

Un taxón con diversidad intraespecífica notable es la subfamilia del Reino Vegetal, Eriogonoidae, de la familia Poligonaceae, endémica en América. Está compuesta por 14 géneros y unas 320 especies. Las especies de Eriogonaceae varían desde plantas herbáceas perennes pequeñas y frágiles hasta arbustos arborescentes. Los miembros de Eriogonaceae están restringidos a regiones xéricas de América, con la

mayoría de las especies confinadas al oeste de Norte América, desde el trópico de Cáncer hacia el norte hasta el paralelo cincuenta. Desde un punto de vista ecológico, los géneros dentro de Eriogonoidae se expanden ampliamente tanto latitudinal como altitudinalmente, pudiendo encontrarse tanto en la costa, como en regiones alpinas, o en el límite de desiertos. Alrededor de un tercio de las especies son poco comunes o raras en su distribución (Reveal, 1978).

La especie *Eriogonum umbellatum*, también conocida como flor del azufre o planta del azufre, es una planta herbácea perenne nativa del oeste de Norte América. Es una de las especies de plantas más diversas de Norte América, con cuarenta variedades distintas reconocidas. Se puede encontrar en diez estados de los Estados Unidos y dos provincias en Canadá, en zonas montañosas al oeste. Las variedades presentan importantes diferencias morfológicas, ecológicas y geográficas, lo que hace que cada variedad sea única (Parris *et al.*, 2010; Brevik & McGlaughlin, 2012). Una de las variedades de *E. umbellatum* es la variedad *nevadense* Su distribución se limita principalmente a las laderas de Sierra Nevada, de ahí su denominación, pero también se puede encontrar en el Desierto alto de la Gran Cuenca, por lo que se puede considerar tanto una planta sub-alpina, como planta del desierto alto (P. B. Pearman, comunicación personal).

Estudios realizados en el sur-oeste árido, han demostrado cambios distribucionales de las plantas a los cambios climáticos. Se han registrado desplazamientos a nuevas regiones de *Juniperus occidentalis* y *Artemisa tridentata* (Woolfenden, 2003), importantes cambios en el tamaño de las poblaciones como en el caso de especies del género *Pinus* (Heusser, 2000) y desplazamientos altitudinales *Prímula farinosa* (Theodoris *et al.*, 2017). Este último estudio realizado con la especie *P. farinosa*, planta alpina o adaptada al frío, demostró que la distribución de ésta experimentó un proceso de expansión en periodos de clima más cálidos en el pasado y procesos de contracción en periodos con temperaturas más bajas (Theodoris *et al.*, 2017). En la actualidad, el clima del oeste los Estados Unidos presenta un patrón claramente regido por diferencias latitudinales, con valores de precipitación que disminuyen al acercarse al trópico, a la vez que aumentan los valores de la temperatura (Roads *et al.*, 2003). El efecto de la topografía en el clima es también de destacar, ya que las Montañas Rocosas y Sierra Nevada (principalmente Sierra Nevada) crean el efecto de la sombra orográfica (Dickingson *et al.*, 1989). Pero el clima en este territorio no ha sido así desde siempre. En el hemisferio norte, la temperatura en invierno y verano, la estacionalidad y las diferencias en cantidad y distribución de la precipitación han ido oscilando durante los últimos 140.000 años, con la sucesión de dos eras interglaciares y una era glacial, en las que las condiciones climáticas cambiaron drásticamente (Davis & Shaw, 2001). Por ello, documentar la variabilidad climática en este territorio durante el pasado es importante para poder entender y evaluar la respuesta de taxones que allí viven a cambios futuros (Heusser, 2000; Theodoris *et al.*, 2017).

Este estudio fue realizado con dos objetivos principales: (1) analizar la variabilidad intraespecífica de la especie *Eriogonum umbellatum* con respecto a las necesidades climáticas de algunas variedades, y (2) realizar un modelo de distribución a nivel infraespecífico para la variedad *nevadense* y así estudiar las fluctuaciones en su rango potencial a lo largo del tiempo. Se utilizó esta variedad como modelo de planta sub-alpina, para observar las respuestas de este tipo de plantas a los cambios climáticos. Con respecto al segundo objetivo, al principio la idea era crear modelos de distribución de más de una variedad de *E. umbellatum*, pero este objetivo tuvo que ser modificado debido a la situación creada por el COVID-19, ya que se carecía de un equipo lo suficientemente potente para la realización del estudio. Por ello, hasta tener acceso al equipo no se pudo proceder con el estudio, y esto ralentizó el proceso considerablemente. La herramienta principal utilizada fue el programa R. Mediante este entorno de programación, se realizaron todas las operaciones, gráficos y mapas presentados en este estudio. Para realizar los modelos de distribución pasados se hizo uso de nuevas bases de datos paleoclimáticos ahora disponibles en alta resolución espacial y temporal, que permitieron predecir distribuciones pasadas e identificar expansiones y contracciones del rango de *nevadense*. Los resultados obtenidos demostraron que, en efecto, existe una heterogeneidad substancial en el nicho ambiental de algunas de las variedades de *E. umbellatum*. Además, también se consiguió obtener información valiosa sobre la historia demográfica de la variedad *nevadense*.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Área de trabajo

La distribución de *E. umbellatum* se concentra al sur-oeste de los Estados Unidos, mayoritariamente en los estados de California, Nevada, Arizona, Utah, Colorado y Oregón. También se extiende hacia el norte, pasando la frontera con Canadá, en las provincias de Columbia Británica y Alberta.

2.2. Fuente y preparación de datos

2.2.1.Registros de presencia

Con el fin de conseguir un registro extenso de la presencia de esta especie en Norte América, se recopiló información de dos bases de datos. Una de ellas es el Consorcio del Herbario de California (CCH2) en colaboración con California Phenology Thematic Collections Network (CAP-TCN). La mayoría de los registros de presencia se obtuvieron por medio de esta base de datos. También se hizo uso del Wesley E. Niles Herbarium, de la Universidad de Nevada, Las Vegas. Utilizando ambas fuentes, se construyó una lista recopilando las coordenadas de cada punto de presencia (latitud y longitud) con la variedad de *E. umbellatum* a la que pertenecía cada punto. Después, estos datos fueron tratados con el programa R.

2.2.2. Datos medioambientales

La base de datos WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005) es una fuente de datos climáticos y meteorológicos global de alta resolución. Desde su página web se obtuvieron diecinueve variables bioclimáticas estándares, a una resolución de 30 segundos y para toda la superficie terrestre (excluyendo los mares y océanos). Estas variables se derivan de los valores de temperatura y precipitación, con el fin de generar variables biológicamente más significativas. Esto es, de dos variables se consiguen las diecisiete variables restantes—relacionadas con tendencias anuales, estacionalidad o factores medioambientales limitantes.

De esta base de datos (versión WorldClim 2), se obtuvieron datos climáticos del presente. Los valores actuales de estas diecinueve variables representan los valores medios de entre los años 1970-2000, medidos mensualmente. Con respecto a los datos paleo-climáticos, se utilizaron los datos correspondientes al Último Máximo Glaciar (UMG), que tuvo lugar hace unos 20.000 años y al Holoceno Medio (HM), un periodo que transcurrió entre los años 7500 a 4500 antes del presente, aproximadamente. Los datos paleo-climáticos se obtuvieron desde una versión anterior (WorldClim 1.4). En este caso, los valores de las variables bioclimáticas se consiguieron a través de simulaciones de Modelos Climáticos Globales. Desde la extensión completa de los datos actuales, se extrajeron los valores de las diecinueve variables bioclimáticas correspondientes a cada coordenada de presencia de *E. umbellatum*.

2.3. Distribución geográfica de las variedades

Algunas de estas variedades de *E. umbellatum* están distribuidas en áreas con clima y patrones meteorológicos muy diferentes. De entre todas las variedades, se seleccionaron cuatro localizadas en áreas específicas de la geografía estadounidense y con poca superposición entre las distribuciones: las variedades *subaridum*, *nevadense*, *munzii* y *modocense*. La finalidad de esto fue observar el efecto de la geografía y topografía en los factores medioambientales a los que está expuesta cada variedad, y analizar si los valores de estos factores son substancialmente dispares. Para ello, se realizó un mapa de los Estados Unidos incluyendo los puntos de presencia de los registros y también la distribución de cada variedad en la topografía del oeste de los Estados Unidos. Se utilizaron los paquetes de R “usmap” y “ggplot2”.

2.4. Gráficos de densidad de las variedades en relación con variables medioambientales

Con el fin de identificar la densidad de las variedades dependiendo de las variables climáticas, se construyeron gráficos representando la densidad de cada variedad en función de dos variables

bioclimáticas; la temperatura media anual y la precipitación anual. También se representó cada variedad en función de la elevación, para después relacionarla con las dos variables bioclimáticas mencionadas. Los gráficos de densidad representan la distribución de los datos en un intervalo continuo. La representación gráfica se realizó con los paquetes “tidyverse”, “ggplot2” y “ggthemes” de R.

2.5. Modelo de distribución de la variedad *nevadense*

Para la construcción del modelo de distribución de la variedad *nevadense*, se utilizó el algoritmo Random Forest del paquete “randomForest” de R. Los datos disponibles para este estudio eran datos de presencia de la especie *E. umbellatum*, especificando la variedad a la que pertenecían. La mayoría de los datos sobre la incidencia de especies utilizados para SDM carecen de información sobre áreas de ausencia de dicha especie (Hijmans, 2012). Por ello, se utilizó el registro de presencias de la variedad *nevadense* como puntos de presencia y los datos de presencia correspondientes al resto de variedades como puntos de ausencia. Se tomó esta decisión basándose en el supuesto de que el esfuerzo realizado en el muestreo de todas las variedades fue de igual intensidad y que este muestreo se extendió a toda el área de estudio. En el registro de presencias, no se repetía ninguna coordenada, por lo que se descartó la posibilidad de que en una misma coordenada geográfica se encontrasen dos o más variedades. Se seleccionó esta variedad porque, dentro de la especie *E. umbellatum*, la variedad *nevadense* es la que presenta el nicho ecológico más amplio de entre todas las variedades, y también una de las distribuciones geográficas más extensas (P. B. Pearman, comunicación personal).

2.5.1. Predicciones de distribución

Se realizaron tres predicciones de distribución, para tres épocas distintas: el Último Máximo Glaciar, el Holoceno Medio y la actualidad. Se utilizó el paquete “raster” de R para realizar las predicciones y los paquetes “tmap” y “sp” para la realización de mapas. El área delimitada para las predicciones fue el territorio oeste de los Estados Unidos, entre las longitudes -90 y -130 °W y latitudes 25 y 55 °N.

El resultado de la predicción de un modelo se puede dar de varias formas. Dos tipos de resultados son comunes: los resultados continuos, en los que a cada cuadrícula del mapa se le asigna el valor que indica la probabilidad de que sea parte de la distribución y, por otro lado, los resultados binarios (0s y 1s), que clasifican las cuadrículas como parte de la distribución del taxón o fuera de esta distribución, (Liu *et al.*, 2011). En este estudio, las predicciones del modelo se representaron con probabilidades (valores entre 0 y 1) y después se computaron los resultados binarios, determinando el umbral óptimo por el cual una probabilidad se clasificaría como presencia o ausencia. Para determinar ese umbral, se utilizó como criterio el valor de la maximización del True Skill Statistics (TSS). Para utilizar el TSS, antes se realizó la predicción de la distribución en la actualidad, representada por probabilidades. Pero se poseían de

antemano los registros de presencia que indican dónde está presente esta variedad en la actualidad. Así, el análisis TSS calculó el umbral óptimo para clasificar una probabilidad como presencia o ausencia, basándose en las probabilidades predichas y los datos reales de presencia/ausencia (Somodi *et al.*, 2007). Los valores predichos por encima del umbral se clasificaron como "presencias" y valores por debajo del umbral como "ausencias". Así, se convirtió un resultado continuo en binario (Liu *et al.*, 2011; Lawson *et al.*, 2014). Las predicciones para el UMG y el HM también se realizaron mediante probabilidades, y se les aplicó el mismo umbral TSS, ya que no se poseían registros de presencia de estos periodos. Con respecto a la distribución predicha para UMG, se realizó una posterior corrección de la distribución predicha para tener en cuenta los glaciares presentes en esa época, y que la predicción no consideraba.

2.5.2. Validación cruzada del modelo

Con el fin de evaluar el correcto funcionamiento del modelo, se utilizó el método de "validación cruzada". Para ello, se utilizaron los paquetes de R "klaR", "cAUC" y "PresenceAbsence". Esta técnica es considerada como la más adecuada para evaluar este tipo de modelos (Hijmans, 2012). Se divide el registro de datos completo en subconjuntos llamados "datos de entrenamiento" y "datos de evaluación". Los datos de entrenamiento son utilizados para crear el modelo y los datos de evaluación para testar la precisión de este (Fielding & Bell, 1997; Hijmans, 2012, Valavi *et al.*, 2019).

Este submuestreo se realiza repetidamente. En cada repetición se construye un modelo con los datos de entrenamiento creados para esa repetición, y se evalúa el modelo con los datos de evaluación creados en esa misma repetición (Hijmans, 2012; Valavi *et al.*, 2019). En cada repetición de la validación cruzada se asigna, aleatoriamente, un nuevo conjunto de datos, que servirán de datos para entrenamiento y de datos de evaluación (Valavi *et al.*, 2019). En este estudio se llevó a cabo una validación cruzada de diez repeticiones (10-fold cross-validation), por lo que se realizaron diez modelos Random Forest distintos.

Se computaron tres parámetros que servirían para evaluar la precisión de los modelos realizados en cada repetición. Con estos parámetros se midió el rendimiento del modelo, esto es, se determinó la capacidad del modelo para predecir como punto de presencia una ubicación en la que es sabido que la especie está presente (Lawson *et al.*, 2014). Diferentes medidas pueden ser utilizadas para evaluar la calidad de una predicción (Hijmans & Elith, 2017). Muchas de estas medidas de evaluación necesitan de un umbral (Liu *et al.*, 2011; Hijmans & Elith, 2017), que en este estudio fue previamente establecido con el análisis TSS, computado también en cada repetición de la validación cruzada. También existen índices independientes de umbrales previos. Son aquellos que se pueden aplicar directamente en predicciones continuas (probabilidades) (Liu *et al.*, 2011). En este estudio, se computaron los parámetros de sensibilidad y especificidad como índices dependientes de umbral y AUC (Area Under Curve) como índice independiente de umbral.

En las predicciones binarias, hay dos posibles errores: falsos positivos (FP, error tipo I), que se dan cuando el modelo predice un caso como positivo cuando en realidad es negativo y falsos negativos (FN, error tipo II), que ocurren, por lo contrario, cuando el modelo falla y clasifica un caso negativo como positivo (Bedia *et al.*, 2011, Liu *et al.*, 2011). Estos valores se organizan en una tabla llamada matriz de contingencia o confusión que resume el rendimiento del modelo, incluyendo también los verdaderos positivos y negativos (TP y TN, respectivamente) (Bradley, 1997; Fielding & Bell, 1997). Partiendo de esta matriz, se derivaron los parámetros sensibilidad y especificidad, el primero representando la probabilidad de que un punto de presencia del taxon sea predicho como presencia, mientras que la especificidad representa la probabilidad de que un punto de ausencia del taxon sea predicho como ausencia. (Allouche *et al.*, 2006; Bedia *et al.*, 2011; Shabani *et al.*, 2018).

El índice AUC es una de las medidas independientes de umbral más utilizadas en diversos ámbitos, uno de ellos la ecología (Raes & Steege, 2007). Como su nombre indica, representa el área delimitada por la curva ROC (Receiver Operating Characteristic function). Esta es una curva de probabilidad que representa la sensibilidad (eje y) con respecto a 1- especificidad (eje x). Esto es, los puntos de presencia del taxon predichos como presencia, respecto a los puntos de presencia predichos como ausencia (Fielding & Bell, 1997). Así, el área AUC indica la capacidad del modelo para distinguir entre clases, en este caso, entre presencias y ausencias. Requiere tanto de las probabilidades predichas como de las observaciones reales del taxón para su realización. Los valores de esta oscilan entre 1 (predicción perfecta) y 0.5 (predicción aleatoria) (Brotons *et al.*, 2004; Bedia *et al.*, 2011; Hijmans, 2012; Hijmans & Elith, 2017). Finalmente, se computaron la media y la desviación estándar de los resultados de los tres parámetros obtenidos en cada repetición para obtener un único resultado.

3. RESULTADOS

3.1. Mapas de distribución

Como se puede observar en la Figura 1, las cuatro variedades ocupan los estados de Oregón, Nevada, Utah, California y Arizona (de norte a sur y de oeste a este) y la distribución de cada una de las cuatro variedades se limita a un área en concreto, con una mínima superposición entre ellas. Todas las variedades se limitan al oeste de los Estados Unidos.

La variedad *subaridum* es la que se encuentra más al este de entre las variedades analizadas. Ocupa el sur de California, el sur y parte del centro de Utah y se extiende en menor medida a los estados de Nevada y Arizona (Figura 1). Se limita, principalmente a la Gran cuenca, aunque varios puntos se sitúan alrededor de Sierra Nevada (Figura 2a). La variedad *nevadense* se encuentra estrechamente relacionada con la cordillera Sierra Nevada. La mayor densidad de puntos se sitúa en esta zona orográfica (Figura 2b), en la franja este del estado de California, haciendo frontera con Nevada (Figura 1). Pero también

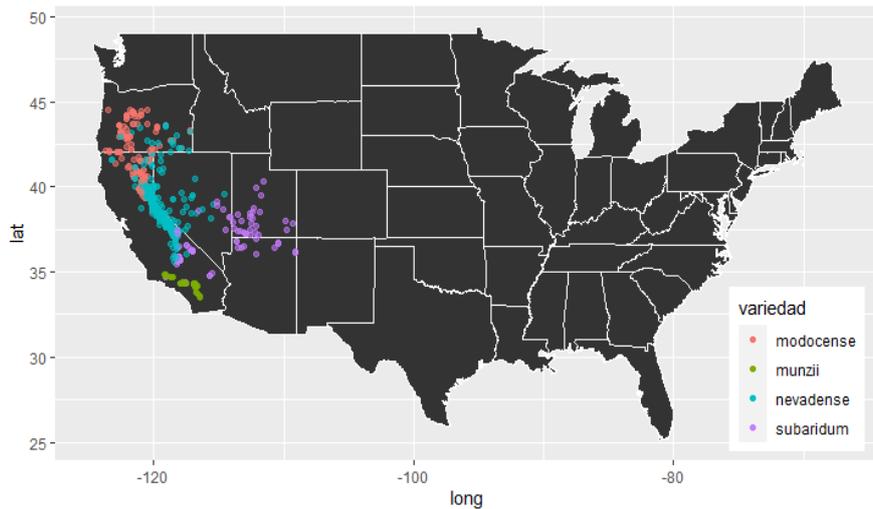
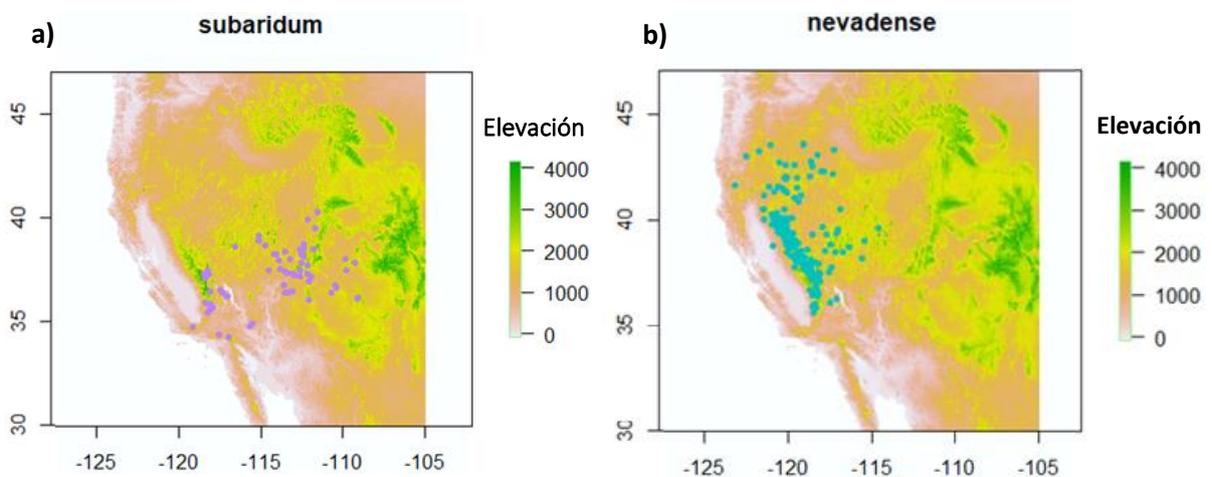


Figura 1. Mapa de los estados Unidos representando las coordenadas recogidas en el registro de presencias. Cada color representa una variedad.

se encuentran puntos dispersos en el Desierto alto de la Gran Cuenca (Figura 2b), al sur de Oregón y en el centro de Nevada mayoritariamente (Figura 1). La variedad con la distribución más estrecha es *munzii*. Esta se encuentra confinada en las laderas sur de la Cordillera Transversa (Figura 2c), al suroeste de California (Figura 1) Por último, la variedad *modocense* se distribuye mayoritariamente en el centro-sur del estado de Oregón y noreste de California (Figura 1). Se extiende al norte de Sierra Nevada, al sur de la Cordillera de las Cascadas (al oeste de Oregón) y el norte de la Gran Cuenca (Figura 2d).

3.2. Gráficos de densidad

En la Figura3 se muestran gráficos de densidad de cada variedad en relación con la altitud y las variables bioclimáticas de temperatura media anual y precipitación anual, para las variedades *modocense*, *munzii*, *nevadense* y *subaridum*.



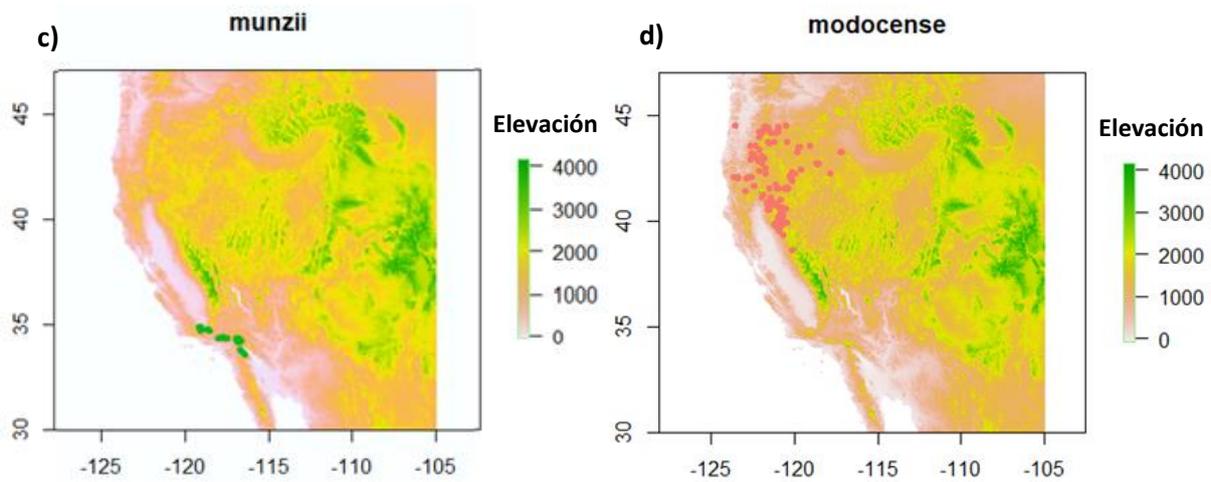


Figura 2. Mapa topográfico del oeste de los Estados Unidos mostrando el registro de presencias de cada variedad. a) *subaridum* b) *nevadense* c) *munzii* d) *modocense*.

Las temperaturas en las que se encuentran las cuatro variedades oscilan entre los 5 °C y 15 °C (Figura 3a). Las variedades *subaridum* y *munzii* presentan un valor medio de temperatura de 8.4 °C y 9 °C y las variedades *nevadense* y *modocense* 5.9 °C y 6.8 °C, respectivamente. El rango de distribución de las densidades también se muestra dividida en dos grupos: *subaridum* y *munzii* presentan distribuciones desplazadas hacia temperaturas más cálidas, encontrándose a temperaturas superiores a los 15 °C en el caso de la variedad *subaridum*. Los valores más bajos en los que se encuentran son de 3-5 °C para estas dos variedades. El rango de temperaturas oscila entre los 2.5-15 °C para *subaridum* y 5-15 °C para *munzii*. Las variedades *nevadense* y *modocense*, por lo contrario, muestran preferencia por temperaturas más bajas, principalmente *nevadense*, la cual llega hasta los 0 °C en el extremo izquierdo de su distribución. Estas variedades no crecen en áreas con temperaturas por encima de los 13 °C, aproximadamente. Así se mantienen dentro del intervalo de 2.5-12.5 °C para *modocense*, y entre 0-12.5 °C para *nevadense*.

La densidad de las variedades en relación con los valores de precipitación anual muestra una clara preferencia por valores bajos de precipitación (Figura 3b). Las distribuciones de las variedades *subaridum* y *munzii* están claramente centradas en unos valores concretos, con un valor medio de 362 mm para *subaridum* y cerca de los 764 mm para *munzii*. Las variedades *nevadense* y *modocense* se encuentran en rangos más amplios de precipitación, principalmente *modocense*. El intervalo de precipitación para este último oscila entre los 100 mm hasta los 2200 mm, aproximadamente. Los valores medios de *nevadense* y *modocense* son 524 y 754 mm, respectivamente. A pesar de la disparidad entre variedades, los valores medios de precipitación en los que se encuentran todas las variedades son menores de 1000 mm.

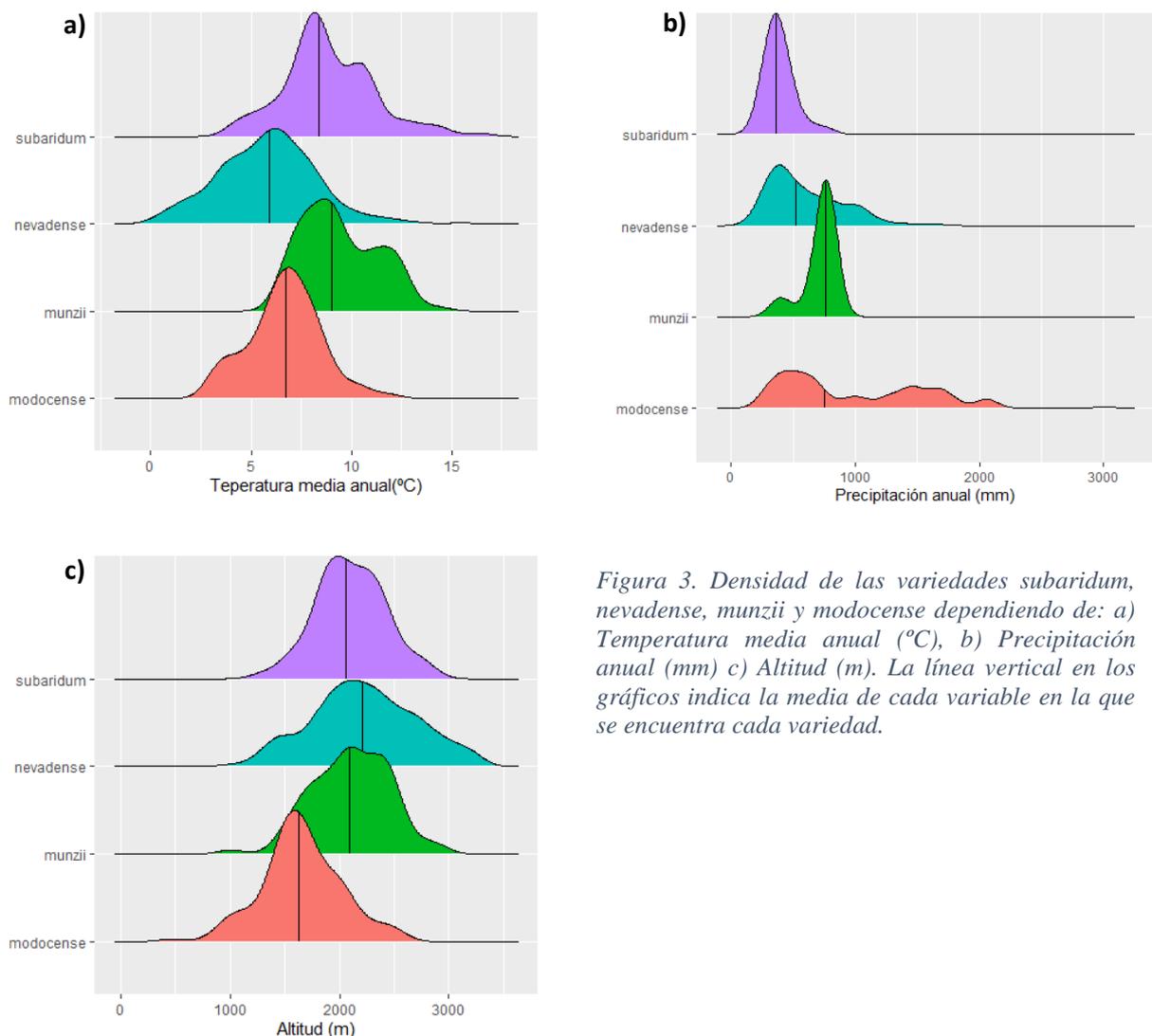


Figura 3. Densidad de las variedades *subaridum*, *nevadense*, *munzii* y *modocense* dependiendo de: a) Temperatura media anual (°C), b) Precipitación anual (mm) c) Altitud (m). La línea vertical en los gráficos indica la media de cada variable en la que se encuentra cada variedad.

Con respecto a la altitud (Figura 3c), las cuatro variedades muestran preferencia por altitudes elevadas, con un valor medio cercano a los 2000 metros en las variedades *subaridum* y *munzii*, y un poco más baja para *modocense* (1630 metros). La variedad *nevadense* es la que muestra valores de elevación más altos, con un valor medio de 2210 metros. La distribución de valores en las variedades *nevadense* y *modocense* son las más extensas.

3.3. Modelo de distribución y su evaluación

Con los datos de distribución de presencia de la variedad *nevadense* y utilizando el algoritmo Random Forest se construyó el modelo de distribución para esta variedad y se realizó su evaluación, en el que se comparan los datos reales con los generados por el modelo. Los parámetros para la evaluación de la

precisión del modelo se muestran en la Tabla 1, junto con los valores de umbral TSS. El valor *k* representa la repetición de la validación cruzada. En cada repetición se calcularon los parámetros TSS, AUC, la sensibilidad y la especificidad. Una vez realizadas las diez repeticiones, se calculó la media y la desviación estándar para cada parámetro. Los valores más altos de entre todos los tres parámetros de evaluación fueron los de sensibilidad y su desviación estándar la más baja. El valor medio más bajo, por lo contrario, se obtuvo para la especificidad y fue este parámetro de evaluación el que mostró una desviación estándar mayor. El índice AUC también mostró un valor medio significativamente alto.

Tabla 1. Valores de la maximización de TSS y parámetros de evaluación del modelo. La columna “k” indica la repetición de la validación cruzada. Con los diez valores obtenidos para cada índice tras la validación cruzada, se computaron el valor medio y la desviación estándar para cada índice.

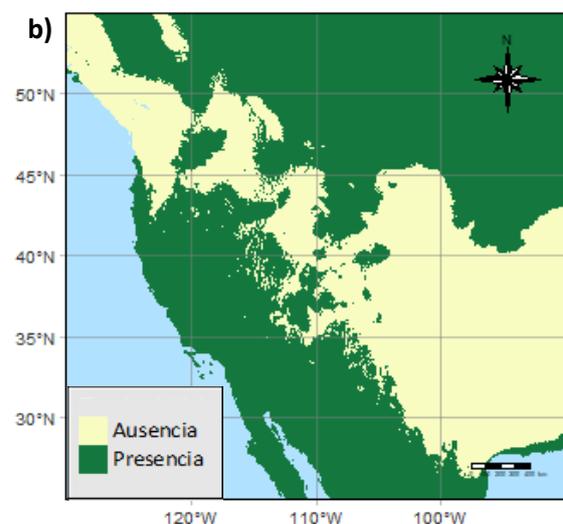
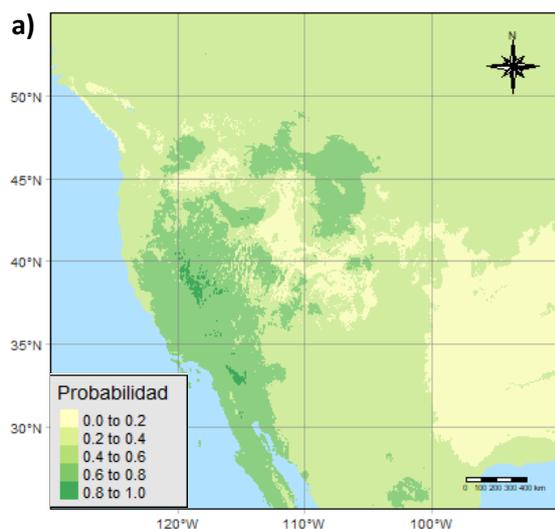
<i>k</i>	<i>TSS</i>	<i>AUC</i>	<i>Sensibilidad</i>	<i>Especificidad</i>
1	0.297	0.808	0.953	0.439
2	0.203	0.835	0.958	0.481
3	0.388	0.826	0.927	0.517
4	0.323	0.846	0.922	0.571
5	0.306	0.886	0.943	0.541
6	0.194	0.854	0.961	0.510
7	0.170	0.880	0.960	0.540
8	0.277	0.868	0.965	0.475
9	0.280	0.858	0.959	0.538
10	0.182	0.848	0.973	0.500
<i>Media</i>	0.262	0.851	0.952	0.511
<i>Desviación estándar</i>	0.068	0.023	0.015	0.037

3.4. Predicciones de las distribuciones

Se realizaron predicciones de la distribución de *E. umbellatun* variedad *nevadense*, en tres periodos distintos: el Último Máximo Glaciar, el Holoceno Medio y el presente (Figura 4). Los mapas de probabilidades (Figura 4a, c, e) indican una clara preferencia de esta variedad por el oeste de los Estados Unidos. En los mapas correspondientes al UMG y al presente, las áreas con mayor probabilidad de incidencia (entre 0.6 y 1) se sitúan en Sierra Nevada y alrededores. En el UMG se puede observar, aparte

del área oeste, dos zonas con probabilidad de presencia medianamente alta (0.4-0.6), que corresponden a las Montañas Rocosas y la Cordillera de las Cascadas. Es también en el UMG donde se observa una menor prevalencia de las probabilidades más bajas de presencia (entre 0 y 0.2), al contrario que en la predicción para el presente. El mapa de probabilidades del HM muestra un patrón intermedio entre las distribuciones del UMG y el presente.

Los tres mapas de presencia/ausencia (Figura 4b, d, f) pero, principalmente los mapas de UMG y HM, muestran amplias extensiones en las que, según el modelo, se encontraba esta variedad. También más allá de la extensión del mapa, adentrándose en tierras mejicanas y en Canadá, en el caso del UMG. Esta expansión es mucho menor para la distribución actual. Es de señalar el rango limitado y fragmentado de la variedad en este periodo, en comparación con los periodos pasados. A simple vista, el periodo con la mayor expansión de esta variedad ocurre en el UMG. La extensión predicha por el modelo fue de 8.584.775 km² en su totalidad. Pero hay un factor que resta precisión a esta predicción: los glaciares presentes en esa época. Gran parte de las áreas predichas como hábitats adecuados para esta variedad, no eran habitables, ya que grandes capas de hielo los cubrían. Por ello, a la extensión predicha por el modelo, se le restaron las áreas que ese encontrarían ocupadas por la capa de hielo Lauréntida y la capa de la Cordillera (que se extendían aproximadamente al norte de la latitud 45°) y también la superficie ocupada por los glaciares de montaña en Sierra Nevada y las Montañas Rocosas, mayoritariamente. Esto disminuyó la distribución considerablemente, hasta un área de 3.921.334 km², aproximadamente. Durante el Holoceno Medio la distribución predicha fue de 4.914.405 km². El rango se expandió un 20% en comparación con la distribución en la era glaciár. En el presente, esta variedad ocuparía una superficie de 1.447.353 km². Por lo tanto, se habría contraído un 70% aproximadamente desde el Holoceno Medio a la actualidad.



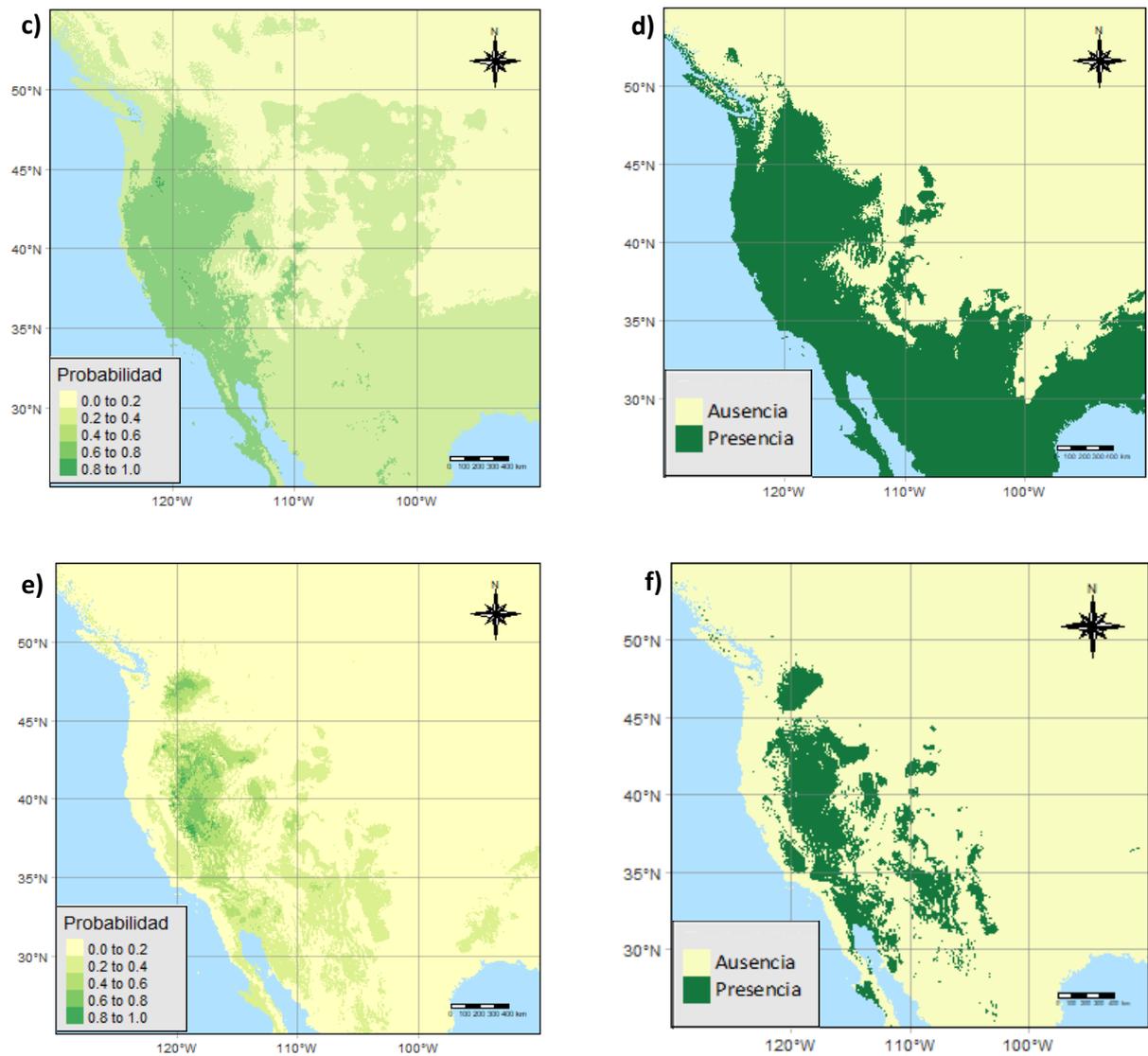


Figura 4. Distribuciones predichas por el modelo Random Forest. a) Mapa de probabilidades de la distribución del UMG b) Mapa de presencia/ausencia de la distribución del UMG c) Mapa de probabilidades de la distribución del HM d) Mapa de presencia/ausencia de la distribución del HM e) Mapa de probabilidades de la distribución actual f) Mapa de presencia/ausencia del presente.

4. DISCUSIÓN

4.1. Efecto del área geográfica y la elevación en la temperatura y la precipitación

Los gráficos de densidad se han utilizado en estudios previos para demostrar la variabilidad en las necesidades climáticas intraespecíficas (Zimmermann *et al.*, 2010). Estas diferencias pueden estar relacionadas tanto con los patrones climáticos a escala continental, como con la topografía de la zona en la que habitan estas variedades (Dickinson *et al.*, 1989).

Varios modelos climáticos han sido realizados para analizar el patrón que muestran la temperatura y la precipitación en el oeste de los Estados (Dickingson *et al.*, 1989; Giorgi, 1990; Roads *et al.*, 2003). Con respecto a la precipitación media anual, los valores máximos se encuentran al noroeste del estado de Washington y van disminuyendo de norte a sur y de oeste a este. Algunos modelos indicaban valores más altos en Sierra Nevada, con respecto a áreas colindantes de menor elevación (Roads *et al.*, 2003). La temperatura media anual muestra un patrón inverso al de la precipitación. Los valores más bajos fueron registrados hacia el norte y aumentaron gradualmente en latitudes más bajas. En esta variable también se pueden apreciar las condiciones específicas de Sierra Nevada, ya que los valores de la temperatura se mantienen más bajos en esta área (Roads *et al.*, 2003). La topografía del oeste de los Estados Unidos también tiene un importante efecto en la distribución espacial de la precipitación en esta zona. Las Montañas Rocosas y Sierra Nevada (principalmente Sierra Nevada) crean el efecto de la sombra orográfica. Esto aumenta la precipitación a un lado de la cordillera y la disminuye al otro lado se ésta (Dickingson *et al.*, 1989).

Teniendo en cuenta la distribución de la variedad *subaridum*, la cual se encuentra en la parte este de la Gran Cuenca y el desierto de Mojave (Figura 2a), tienen sentido los valores de precipitación y temperatura a los que está expuesta esta variedad (Figura 3). La precipitación es muy escasa tanto en la Gran Cuenca como en el desierto de Mojave, pero el rango de temperaturas es extenso. Esto último se debe a que las temperaturas en el desierto de Mojave a lo largo del año son más altas que en la Gran Cuenca (Roads *et al.*, 2003), por lo que la variedad *subaridum* parece estar adaptada a ambos climas.

La variedad *nevadense* se encuentra principalmente en cordillera de Sierra Nevada, pero también se extiende a la Gran Cuenca (Figura 2b). Esta variedad presenta gran variabilidad tanto en la temperatura como la precipitación a la que vive (Figura 3b). Se puede deducir que la tolerancia a bajas temperaturas es necesaria al vivir en hábitats sub-alpinos. Las temperaturas en la Gran Cuenca, por lo contrario, son más cálidas a lo largo del año, lo que explicaría la variabilidad dentro de esta variedad. La precipitación seguiría el mismo patrón, siendo esta más abundante en las montañas que en las llanuras, por efecto de la sombra orográfica (Dickingson *et al.*, 1989). También es de mencionar que esta variedad se encuentra distribuida latitudinalmente de norte a sur, lo que demostraría la gran capacidad de esta variedad de sobrevivir en climas diferentes.

La variedad *modocense* se extiende al norte de Sierra Nevada, al sur de la Cordillera de las Cascadas y el norte de la Gran Cuenca, mostrando una distribución geográfica y unas condiciones climáticas heterogéneas (Figura 2c y 3). Llama la atención la curva de la precipitación para esta variedad (Figura 3b). Los valores más bajos probablemente corresponderán a los individuos que habitan en la Gran Cuenca y los valores de precipitación más abundantes estarán relacionados con individuos de las dos cordilleras. Además, *modocense* es la variedad más septentrional, donde la precipitación es más abundante que al sur (Roads *et al.*, 2003).

Por último, se ha podido observar que la variedad *munzii* se encuentra restringida a la Cordillera Transversa, al suroeste de California (Figura 2d). Al habitar áreas de montaña, la precipitación media es mayor, pero el valor medio de temperatura es el más de entre las variedades (Figura 3), lo que tiene sentido teniendo en cuenta su ubicación meridional (Roads *et al.*, 2003).

Es de destacar que las variedades *nevadense* y *modocense* abarcan un rango de elevación más amplio en comparación con las demás variedades (Figura 3c). Los taxones que ocupan áreas geográficas más extensas y heterogéneas muestran mayor variabilidad en las condiciones climáticas (Marcer *et al.*, 2016). Esto explicaría los rangos más amplios de estas dos variedades también en la temperatura media anual y la precipitación anual.

4.2. Modelo de distribución y su evaluación

Los modelos de distribución pueden ser generados utilizando distintos métodos; algunos de ellos requieren información sobre la presencia del taxón a analizar, y otros sobre la presencia y ausencia de dicho taxón (Brotons *et al.*, 2004). Varios estudios han concluido que los modelos que utilizaron tanto datos de presencia como de ausencia de un taxón, obtuvieron predicciones de distribución más precisas comparadas con modelos que utilizaron sólo datos de presencia (Brotons *et al.*, 2004, Bedia *et al.*, 2011). Los datos de ausencia ayudan, por ejemplo, a identificar áreas de escasa idoneidad que de haber utilizado únicamente datos de presencia podrían haberse clasificado como posibles hábitats (Brotons *et al.*, 2004). Por ello, se hizo uso de Random Forest, un algoritmo que requiere información sobre la presencia y ausencia del taxón para su realización. El algoritmo Random Forest o “Bosque Aleatorio”, construye una colección de árboles predictores no correlacionados y posteriormente, los promedia (Cutler *et al.*, 2011). El objetivo es buscar una función de predictores (las variables bioclimáticas) que sea capaz de predecir la respuesta (la probabilidad de presencia del taxón de interés). Una de las características más importantes de este tipo de algoritmo es la aleatoriedad, lo que asegura una predicción más rigurosa (Cutler *et al.*, 2011).

Con respecto a los parámetros computados durante la validación cruzada (Tabla 1) muestran una precisión del modelo suficiente para realizar predicciones con un grado aceptable de fiabilidad. Los valores AUC indican la capacidad del modelo para realizar la discriminación entre presencias y ausencias. La mayor precisión posible sería representada por valores de 0.9 o mayores, siendo 1 el máximo posible, pero normalmente los valores no llegarán a ese límite (Fielding & Bell, 1997). Valores entre 0.5-0.7, indicarían una discriminación insuficiente, lo que sugeriría que el modelo no es apropiado para realizar las predicciones. Valores AUC más altos (0.7-0.9) caracterizan una discriminación razonable, apropiada para la predicción (Pearce & Ferrier, 2000; Bedia *et al.* 2011). Los diez valores AUC conseguidos en este estudio (Tabla 1) rondaron entre los valores 0.8-0.9, por lo que el poder discriminatorio del modelo se consideró como apto para realizar predicciones.

La sensibilidad y la especificidad (Tabla 1) son índices inversamente proporcionales. Por ello, ambos parámetros no pueden presentar valores altos a la vez. Si uno aumenta, el otro disminuirá (Fielding & Bell, 1997). En este caso, los valores de sensibilidad son claramente mayores que los valores de especificidad (alrededor de 0.9 y 0.5, respectivamente), lo que indica que este modelo presenta una mayor capacidad de clasificar un punto de presencia como presencia que la capacidad de predecir un punto de ausencia como ausencia. Desde un punto de vista conservacionista, ambos parámetros son importantes; ignorar la existencia del taxón cuando en realidad está presente llevará a crear distribuciones más reducidas, mientras que la inclusión errónea de ciertas localidades indicará territorios no aptos como aptos para dicho taxón (Pineda & Lobo, 2009).

4.3. Variabilidad temporal de la distribución: predicciones del UMG, HM y el presente

En este estudio se ha realizado un modelo de distribución a nivel intraespecífico para analizar los desplazamientos en el rango de *E. umbellatum* variedad *nevadense*, a lo largo del Cuaternario tardío hasta el presente. Se han observado escenarios de expansión y contracción, relacionados con la sucesión de ciclos glaciares e interglaciares (Figura 4). Los ciclos glaciares e interglaciares son oscilaciones en el clima de la Tierra (Davis & Shaw, 2001). Están causados, principalmente, por diferencias en la insolación creados por cambios a escala orbital (llamados ciclos de Milancovich) (Berger, 1978). En este estudio se seleccionaron tres periodos del Cuaternario tardío: el Último Máximo Glaciar o la Glaciación Wisconsin en Norte América, el Holoceno Medio y el presente (entre los años 1970-2000). Es necesario recordar que las distribuciones predichas representan la distribución potencial de *nevadense*, ya que tienen en cuenta únicamente los factores climáticos, representados por las diecinueve variables bioclimáticas. Pero existen otros factores que influyen en la distribución efectiva de un taxón, como otros factores abióticos (composición del suelo, topografía) o los factores bióticos (competición inter- e intraespecífica, depredación, parasitismo etc.) (Wake *et al.*, 2009; Stanton-Geddes *et al.*, 2012; Normand *et al.*, 2014; Ehrlén & Morris, 2015), que estas predicciones no tienen en cuenta.

Último Máximo Glaciar

Las predicciones de la distribución de *nevadense* durante el UMG (Figura 4a, b) sugieren una distribución muy extensa, que se extendería hacia el norte de los Estados Unidos, adentrándose en Canadá, y también hacia el sur, en México. Por lo tanto, esta amplia distribución podría sugerir que las condiciones climáticas eran relativamente favorables para *nevadense* durante ese periodo. Pero estas predicciones no pudieron haberse producido en la realidad, por el simple hecho de que muchas de las áreas predichas como hábitat adecuado por el modelo se encontraban cubiertas de hielo. La extensión del hielo en Norte América durante el UMG cubría prácticamente toda la superficie de Canadá (Clark *et al.*,

2009) y se extendía hacia el norte de los estados de Washington, Idaho y Montana en el oeste de los Estados Unidos. El hielo estaba constituido por la capa de hielo Lauréntida (extendida sobre el continente) y la capa de hielo de la Cordillera (situada en la costa Pacífica). El límite sur de estas capas se situó en la latitud 45 N° aproximadamente, en su máxima extensión (Dyke *et al.*, 2003). Varios modelos de simulación de condiciones glaciares sugirieron que la capa de hielo Lauréntida causó un enfriamiento en latitudes medias del norte y también incrementó el gradiente de temperatura latitudinal. Además, la circulación anticiclónica glaciaria aumentó la fuerza de los vientos del este (easterlies) y debilitó los del oeste (westerlies) acentuando así las condiciones frías y áridas a lo largo del margen sur de la capa glaciaria (Whitlock & Bartlein, 1997).

Por ello, las especies de plantas que antes de la glaciación ocupaban los territorios más septentrionales se vieron desplazadas por el hielo hacia áreas en el noroeste de los Estados Unidos (Shafer *et al.*, 2010). Además, el gradiente de temperatura latitudinal y la aridez creados por la placa de hielo habrían acentuado la migración de las plantas en dirección sur. Los bosques de Norte América, por ejemplo, se vieron desplazados hacia el ecuador durante la Última Era Glaciaria. La taiga ocupaba una fracción de la superficie mucho menor que la actual y los bosques de árboles deciduos se encontraban muy restringidos en territorios del sur (Prentice & Jolly, 2000). Esto explicaría las extensas áreas ocupadas por *nevadense* en las costas del Golfo de México.

Aparte de las capas de hielo de la Cordillera y Lauréntida, la mayor parte de las crestas y tierras altas del oeste también estaban cubiertas por pequeñas capas de hielo y glaciares en los valles (Otvos, 2015; Phillips, 2017). El límite inferior de estos glaciares montañosos oscilaba entre los 1500 metros en el norte hasta los 2500 metros al sur, aunque los glaciares podían bajar hasta los 1000 metros en algunas laderas (Phillips, 2017). En la cordillera de Sierra Nevada, concretamente, la capa de hielo y las condiciones periglaciares debieron de restringir el hábitat de plantas y bosques de montaña y sub-alpinos a laderas montañosas más bajas (Woolfenden, 2003). Lo mismo podría haber ocurrido con *nevadense*, la cual bajaría por las laderas hacia altitudes menores. Aun y así, la variedad *nevadense* es una planta de alta montaña con preferencia por temperaturas bajas (Figura 3a), por lo que, aunque se viera desplazada desde las elevaciones más altas de Sierra Nevada y otras cordilleras, su tolerancia a bajas temperaturas podría haber posibilitado el desplazamiento de esta variedad en valles y territorios de menor elevación, que en aquella época presentaban un clima más frío que en la actualidad.

Holoceno Medio

Durante el Holoceno Medio, el modelo predijo una distribución restringida a la costa del océano Pacífico, que también se extendía hacia México (Figura 4c, d). Como se ha mencionado anteriormente, el modelo predijo un proceso de expansión importante desde el UMG hasta el HM. Con la desglaciación posterior al UMG, las amplias regiones anteriormente cubiertas por hielo volvieron a estar disponibles para la colonización de plantas y otros organismos. Este incremento del terreno disponible se tradujo en

una expansión post glacial de diversas especies de plantas en el continente europeo, por ejemplo (Benito Garzón *et al.*, 2006). En los Alpes, concretamente, la línea arbórea en los Alpes suizos ascendió unos 800 metros durante la transición del Último Máximo Glaciar al Holoceno (Berthel *et al.*, 2012).

Además del proceso de desglaciación, el Holoceno Medio es un periodo que destacó por su clima peculiar. La radiación solar que llegaba a la superficie terrestre del hemisferio norte en aquella época era mayor que en la actualidad, y menor en el hemisferio sur (Mock & Brunelle-Daines, 1999; Diffenbaugh & Sloan, 2004; Braconnot *et al.*, 2007). Una mayor insolación se tradujo en un aumento de las temperaturas en latitudes mayores de 40 °N (Braconnot *et al.*, 2007). Centrándonos en el oeste de Norte América, los datos paleoclimáticos indican que el clima era sustancialmente distinto al actual. La temperatura media anual era mayor y los desiertos del suroeste, al igual que las Montañas Rocosas y la Gran Cuenca, presentaban condiciones más húmedas que en la actualidad (Harrison *et al.*, 2003; Diffenbaugh & Sloan, 2004). Por lo contrario, el resto de Norte América exhibía condiciones climáticas más áridas que en el presente (Harrison *et al.*, 2003). Este clima único en el oeste de los Estados Unidos podría haber propiciado la expansión de la variedad *nevadense* a estas áreas con mayor humedad. Actualmente, ese territorio es seco y cálido la mayor parte del año, y sólo se registran valores más altos de precipitación en altitudes elevadas como en Sierra Nevada (Dickingson *et al.*, 1989), donde se encuentra esta variedad actualmente. Esto podría explicar que durante el HM *nevadense* estuviese distribuida al oeste de los Estados Unidos, donde los valores de precipitación eran mayores, y no en el resto del territorio, que presentaba un clima más árido. Adicionalmente, la tolerancia de *nevadense* a un rango amplio de temperaturas (Figura 3a) podría haber posibilitado la persistencia de poblaciones en elevaciones más bajas con clima más cálido.

El Presente

La distribución actual de *nevadense* predicha por el modelo (Figura 4e, f) es la distribución de menor rango de entre las analizadas en los tres periodos. En este caso, las áreas clasificadas como hábitats posibles de esta variedad se muestran mucho más restringidas y fragmentadas. Estas áreas se encuentran, principalmente, alrededor las cordilleras de Sierra Nevada, las Cascadas y las Montañas Rocosas. Comparando la distribución actual predicha con la predicción del HM, la contracción de la distribución es más que evidente. Como se ha mencionado anteriormente, la temperatura en el oeste de los Estados Unidos durante el HM era más elevada que en la actualidad (Harrison, 2003; Diffenbaugh & Sloan, 2004), y teniendo en cuenta la preferencia de *nevadense* por las temperaturas bajas, esta no parece ser la causa más probable de la contracción de la distribución de esta variedad desde el HM hasta el presente. La precipitación, por lo contrario, si podría haber tenido un gran efecto en este proceso. El mayor cambio en el clima en el oeste de los Estados Unidos desde el HM hasta la actualidad es la disminución de la precipitación (Harrison *et al.*, 2003; Diffenbaugh & Sloan, 2004). Durante el HM, las condiciones eran más húmedas en este territorio, pero en la actualidad, los valores de precipitación disminuyen en

latitudes cada vez más meridionales. En áreas montañosas como Sierra Nevada o las Montañas Rocosas, por lo contrario, se registran condiciones más húmedas con respecto a áreas colindantes de menor elevación (Roads *et al.*, 2003). Por ello, las condiciones climáticas áridas que rodean las cordilleras actualmente podrían ser la causa de que, en la actualidad, *nevadense* se encuentre confinada, mayoritariamente, en altas elevaciones.

Aun y así, el rango de *nevadense* predicho por modelo es significativamente más extenso que la distribución actual de *nevadense*. Se puede realizar esta comparación teniendo en cuenta el registro de presencias de esta variedad (Figura 1). Aunque es posible que este registro no comprenda toda la extensión actual, la diferencia con la predicción continúa siendo importante. Esta diferencia en las distribuciones geográficas responderá, probablemente, al efecto de otros factores no-climáticos (Wake *et al.*, 2009; Normand *et al.*, 2014; Ehrlén & Morris, 2015), mencionados anteriormente.

5. CONCLUSIÓN

Los taxones de plantas actuales han persistido durante largos periodos de clima cambiante, incluyendo ciclos glaciares-interglaciares con grandes cambios de temperatura y precipitación (Davis & Shaw, 2001). Con respecto a la variedad *nevadense*, se han podido constatar las diferencias en la distribución de esta planta en respuesta a ciclos glaciares e interglaciares, manifestados en procesos de contracción y expansión. Sin embargo, para analizar la historia de la especie *E. umbellatum* en su totalidad, sería necesaria la construcción de modelos de distribución de más variedades dentro de esta especie. Además, considerar procesos demográficos a la hora de analizar las distribuciones puede mejorar considerablemente las predicciones realizadas, ya que las variables medioambientales solo muestran información sobre la respuesta del taxon a factores climáticos. Los factores bióticos como, por ejemplo, la competencia o la depredación, pueden tener un papel muy importante a la hora de determinar la distribución geográfica (Wake *et al.*, 2009; Normand *et al.*, 2014; Ehrlén & Morris, 2015), los que han estado fuera del rango de este estudio. Las distribuciones de plantas han cambiado en el pasado, por lo que se espera que así lo hagan en el futuro, especialmente las plantas de montaña. El clima está cambiando a causa del calentamiento global, y probablemente, la distribución de las condiciones climáticas actual será reorganizada globalmente. Algunos climas podrían desaparecer completamente (el clima alpino, por ejemplo) y otros se extenderán a nuevas regiones (Loaire *et al.*, 2009). En las últimas décadas, el calentamiento global ha causado el deshielo y posterior retirada de muchos glaciares en todo el mundo. Por ello, nuevos hábitats están siendo creados para plantas alpinas en las áreas nuevamente libres de hielo. Sin embargo, el calentamiento también ha permitido la colonización de territorios alpinos por plantas más competitivas antes confinadas en territorios de menor elevación, compitiendo por el espacio ocupado por plantas alpinas más pequeñas (Briks, 2008). Esto incrementará el desplazamiento de estas plantas ladera arriba (Parolo & Rossi, 2008). Por todo esto, este estudio resalta la importancia

de documentar la variabilidad en el rango de las distribuciones en épocas pasadas, ya que nos puede ayudar a entender la respuesta de estos organismos en un futuro con temperaturas en aumento.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43(6), 1223–1232.
- Araújo, M. B. & Peterson, A. T. (2012). Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, 93(7), 1527–1539.
- Banta, J. A., Ehrenreich, I. M., Gerard, S., Chou, L., Wilczek, A., Schmitt, J., ... Purugganan, M. D. (2012). Climate envelope modelling reveals intraspecific relationships among flowering phenology, niche breadth and potential range size in *Arabidopsis thaliana*. *Ecology Letters*, 15(8), 769–777.
- Bedia, J., Busqué, J., Gutiérrez, J. M. (2011). Predicting plant species distribution across an alpine rangeland in northern Spain. A comparison of probabilistic methods. *Applied Vegetation Science*, 14(3), 415–432.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15(4), 365–377.
- Benito Garzón, M., Blazek, R., Neteler, M., Sánchez de Dios, R., Ollero, H. S., Furlanello, C. (2006). Predicting habitat suitability with machine learning models: The potential area of *Pinus sylvestris* L. in the Iberian Peninsula. *Ecological Modelling*, 197, 383–393.
- Berger, A. (1978). Long-Term Variations of Caloric Solar Radiation Resulting from the Earth's Orbital Elements. *Quaternary Research*, 9, 139–167.
- Berthel, N., Schwörer, C., Tinner, W. (2012). Impact of Holocene climate changes on alpine and treeline vegetation at Sanetsch Pass, Bernese Alps, Switzerland. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 174, 91–100.
- Birks, H. H. (2008). The late-quaternary history of arctic and alpine plants. *Plant Ecology and Diversity*, 1(2), 135–146.
- Braconnot, P., Otto-Bliesner, B., Harrison, S., Joussaume, S., Peterchmitt, J.-Y., Abe-Ouchi, A., ... Zhao, Y. (2007). Results of PMIP2 coupled simulations of the Mid-Holocene and last glacial maximum - Part 1: Experiments and large-scale features. *Climate of the Past*, 3(2), 261–277.
- Bradley, A. P. (1997). The use of the area under the ROC curve in the evaluation of machine learning algorithms. *Pattern Recognition*, 30(7), 1145–1159.
- Brevik, T. & McGlaughlin, M. (2012). Divergence of Sulfur-Flower Buckwheat using DNA Analyses. *Ursidae: The Undergraduate Research Journal at the University of Northern Colorado*, 2(1), Artículo 11.
- Brotons, L., Thuiller, W., Araújo, M. B., Hirzel, A. H. (2004). Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, 27(4), 437–448.

- Chardon, N. I., Pironon, S., Peterson, M. L., Doak, D. F. (2020). Incorporating intraspecific variation into species distribution models improves distribution predictions, but cannot predict species traits for a wide-spread plant species. *Ecography*, 43(1), 60–74.
- Clark, P. U., Dyke, A. S., Shakun, J. D., Carlson, A. E., Clark, J., Wohlfarth, B., ... McCabe, A. M. (2009). The Last Glacial Maximum. *Science*, 325(5941), 710–714.
- Consortium of California Herbaria (CCH2). <http://www.cch2.org/portal/>
- Corlett, R. T., & Westcott, D. A. (2013). Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology and Evolution*, 28(8), 482–488.
- Cutler, A., Cutler, D. R., Stevens, J. R. (2011). Random Forests. *Machine Learning*, 1-20.
- Davis, M. B., & Shaw, R. G. (2001). Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science*, 292(5517), 673–679.
- Dickinson R. E., Errico R. M., Giorgi F., Bates, G. T. (1989). A regional climate model for the western United States. *Climatic Change*, 15, 383–422.
- Diffenbaugh, N. S., & Sloan, L. C. (2004). Mid-Holocene orbital forcing of regional-scale climate: A case study of Western North America using a high-resolution RCM. *Journal of Climate*, 17(15), 2927–2937.
- Drake, J. M., Randin, C., Guisan, A. (2006). Modelling ecological niches with support vector machines. *Journal of Applied Ecology*, 43(3), 424–432.
- Drake, J. M., & Bossenbroek, J. M. (2009). Profiling ecosystem vulnerability to invasion by zebra mussels with support vector machines. *Theoretical Ecology*, 2(4), 189–198.
- Dyke, A. S., Moore, A., Robertson, L. (2003). Deglaciation of North America. *Survey of Canada Open File 1547*.
- Ehrlén, J., & Morris, W. F. (2015). Predicting changes in the distribution and abundance of species under environmental change. *Ecology Letters*, 18(3), 303–314.
- 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(1), 677–697.
- Fielding, A. H., & Bell, J. F. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24(1), 38–49.
- Giorgi, F. (1990). Simulation of Regional Climate Using a Limited Area Model Nested in a General Circulation Model. In *Journal of Climate*, 3(9), 941–963.
- Gotelli, N. J., & Stanton-Geddes, J. (2015). Climate change, genetic markers and species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 42(9), 1577–1585.
- Gude, J. A., Mitchell, M. S., Ausband, D. E., Sime, C. A., Bangs, E. E. (2009). Internal Validation of Predictive Logistic Regression Models for Decision-Making in Wildlife Management. *Wildlife Biology*, 15(4), 352–369.

- Harrison, S. P., Kutzbach, J. E., Liu, Z., Bartlein, P. J., Otto-Bliesner, B., Muhs, D., ... Thompson, R. S. (2003). Mid-Holocene climates of the Americas: A dynamical response to changed seasonality. *Climate Dynamics*, 20(7–8), 663–688.
- Heusser, L. E., & King, J. E. (1988). North America with Special Emphasis on the Development of the Pacific Coastal Forest and Prairie/Forest Boundary Prior to the Last Glacial Maximum. *Vegetation History* (Issue 7).
- Heusser, L. E. (1995). Pollen Stratigraphy and Paleoecologic Interpretation of the 160-k.y. Record from Santa Barbara Basin, Hole 893A. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, 146 Part 2 Scientific Results*, 146.
- Heusser, L. E. (2000). Rapid oscillations in western North America vegetation and climate during oxygen isotope stage 5 inferred from pollen data from Santa Barbara Basin (HOLE 893A). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 161(3–4), 407–421.
- 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.
- Hijmans, R. J. (2012). Cross-validation of species distribution models: removing spatial sorting bias and calibration with a null model. *Ecology*, 93(3), 679–688.
- Hijmans, R. J., & Elith, J. (2017). Species distribution modeling with R. <https://cran.r-project.org/web/packages/dismo/vignettes/sdm.pdf>.
- Lawson, C. R., Hodgson, J. A., Wilson, R. J., Richards, S. A. (2014). Prevalence, thresholds and the performance of presence-absence models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(1), 54–64.
- Liu, C., White, M., Newell, G. (2011). Measuring and comparing the accuracy of species distribution models with presence-absence data. *Ecography*, 34(2), 232–243.
- Loarie, S. R., Duffy, P. B., Hamilton, H., Asner, G. P., Field, C. B., Ackerly, D. D. (2009). The velocity of climate change. *Nature*, 462(7276), 1052–1055.
- Marcer, A., Méndez-Vigo, B., Alonso-Blanco, C., Picó, F. X. (2016). Tackling intraspecific genetic structure in distribution models better reflects species geographical range. *Ecology and Evolution*, 6(7), 2084–2097.
- Mock, C. J., & Brunelle-Daines, A. R. (1999). A modern analogue of western United States summer palaeoclimate at 6000 years before present. *The Holocene*, 9(5), 541–545.
- Normand, S., Zimmermann, N. E., Schurr, F. M., Lischke, H. (2014). Demography as the basis for understanding and predicting range dynamics. *Ecography*, 37(12), 1149–1154.
- Oney, B., Reineking, B., O'Neill, G., Kreyling, J. (2013). Intraspecific variation buffers projected climate change impacts on *Pinus contorta*. *Ecology and Evolution*, 3(2), 437–449.
- Otvos, E. G. (2015). The Last Interglacial Stage: Definitions and marine highstand, North America and Eurasia. *Quaternary International*, 383, 158–173.
- Parolo, G. & Rossi, G. (2008) Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. *Basic and Applied Ecology*, 9, 100–107.

- Parris, C. C., Shock, E. F., Shaw, N. (2010). Sulphur-flower Buckwheat - *Eriogonum umbellatum* (ERUM). *Sustainable Agricultural Techniques: Native Plant Seed Production*, 1-4.
- Pauls, S. U., Nowak, C., Bálint, M., Pfenninger, M. (2013). The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species. *Molecular Ecology*, 22(4), 925–946.
- Pearce, J., & Ferrier, S. (2000). Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling*, 133(3), 225–245.
- Pearman, P. B., D’Amen, M., Graham, C. H., Thuiller, W., Zimmermann, N. E. (2010). Within-taxon niche structure: Niche conservatism, divergence and predicted effects of climate change. *Ecography*, 33(6), 990–1003.
- Pellissier, L., Eidesen, P. B., Ehrich, D., Descombes, P., Schönswetter, P., Tribsch, A., ... Alsos, I. G. (2011). Past climate-driven range shifts and population genetic diversity in arctic plants. *Journal of Biogeography*, 43(3), 461–470.
- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38(5), 817–827.
- Phillips, F. (2017). Glacial chronology of the Sierra Nevada, California, from the Lasta Glacial Maximum to the Holocene. *Cuadernos de Investigacion Geografica*, 43(2), 527–552.
- Pineda, E. & Lobo, J. M. (2009) Assessing the accuracy of species distribution models to predict amphibian species richness patterns. *Journal of Animal Ecology*, 78, 182-190.
- Pironon, S., Vilellas, J., Thuiller, W., Eckhart, V. M., Geber, M. A., Moeller, D. A., García, M. B. (2018). The ‘Hutchinsonian niche’ as an assemblage of demographic niches: implications for species geographic ranges. *Ecography*, 41(7), 1103–1113.
- Prentice, I. C. & Jolly, D., (2000). Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa. *Journal of Biogeography*, 27, 507–519.
- Raes, N., & Steege, H. (2007). A null-model for significance testing of presence-only species distribution models. *Ecography*, 30, 727–736.
- Reveal, J. L. (1978). Distribution and phylogeny of Eriogonoideae (Polygonaceae). *Great Basin Naturalist Memoirs*, 2, 169–190.
- Roads, J., Chen, S.-C., Kanamitsu, M. (2003). U.S. regional climate simulations and seasonal forecasts. *Journal of Geophysical Research*, 108(16), 1–17.
- Rogers, T. D. (1979). Diversity and diffusion in a multidimensional niche space. *Bulletin of Mathematical Biology*, 41, 129–138.
- Shabani, F., Kumar, L., Ahmadi, M. (2018). Assessing accuracy methods of species distribution models: AUC, Specificity, Sensitivity and the True Skill Statistic. *Global Journal of Human Social Science*, 18(1), 6–18.
- Shafer, A. B. A., Cullingham, C. I., Côté, S. D., Coltman, D. W. (2010). Of glaciers and refugia: A decade of study sheds new light on the phylogeography of northwestern North America. *Molecular Ecology*, 19(21), 4589–4621.

- Soberón, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1-10.
- Somodi, I., Lepesi, N., Botta-Dukát, Z. (2017). Prevalence dependence in model goodness measures with special emphasis on true skill statistics. *Ecology and Evolution*, 7(3), 863–872.
- Stanton-Geddes, J., Tiffin, P., Shaw, R. G. (2012). Role of climate and competitors in limiting fitness across range edges of an annual plant. *Ecology*, 93(7), 1604-1613.
- Theodoridis, S., Randin, C., Szovenyi, P., Boucher, F. C., Patsiou, T. S., Conti, A. E. (2017). How do cold-adapted plants respond to climatic cycles? Interglacial expansion explains current distribution and genomic diversity in *Primula farinosa* L. *Systematic Biology*, 66(5), 715–736.
- Thuiller, W. (2003). BIOMOD - Optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*, 9(10), 1353–1362.
- Valavi, R., Elith, J., Lahoz-Monfort, J. J., Guillera-Arroita, G. (2019). BlockCV: An r package for generating spatially or environmentally separated folds for k-fold cross-validation of species distribution models. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(2), 225–232.
- Wake, D. B., Hadly, E. A., Ackerly, D. D. (2009). Biogeography, changing climates, and niche evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(2), 19631–19636.
- Wesley E. Niles Herbarium. <https://www.unlv.edu/lifesciences/herbarium>
- Whitlock, C., & Bartlein, P. J. (1997). Vegetation and climate change in northwest America during the past 125 kyr. *Nature*, 388(6637), 57–61.
- Woolfenden, W. B. (2003). A 180,000-year pollen record from Owens Lake, CA: Terrestrial vegetation change on orbital sales. *Quaternary Research*, 59(3), 430–444.
- Zimmermann, N. E., Edwards, T. C., Graham, C. H., Pearman, P. B., Svenning, J. C. (2010). New trends in species distribution modelling. *Ecography*, 33(6), 985–989.