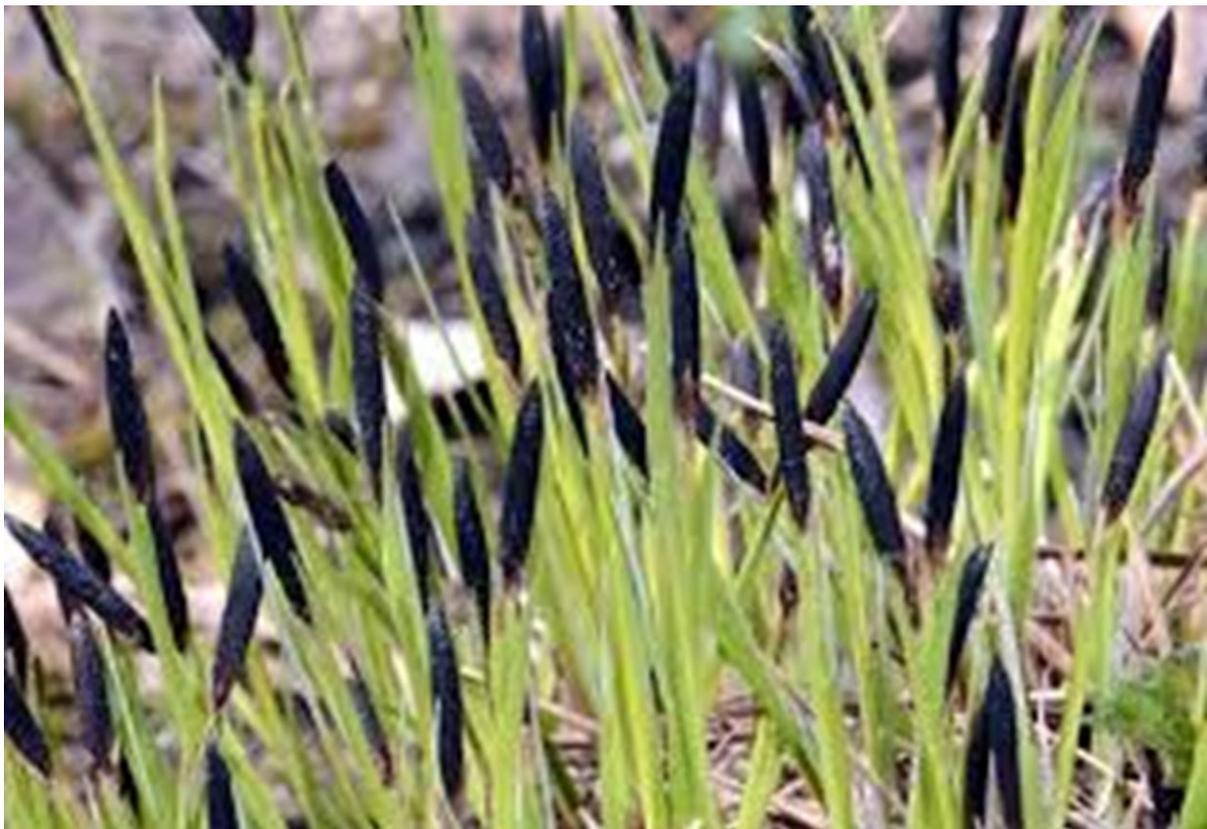


Caracterización del nicho ecológico en *Carex nigra* (Cyperaceae) ante escenarios de cambio climático

TRABAJO DE FIN DE GRADO

Departamento: Biología Vegetal y Ecología

Universidad de Sevilla



Autor: Inés Gómez Ramos

Tutores: Antonio Marcial Escudero Lirio y

Enrique Maguilla Salado



Tabla de contenido

| | |
|---|----|
| Introducción..... | 2 |
| Concepto de Nicho ecológico | 2 |
| Cambios climáticos y sus efectos en la distribución de las especies | 3 |
| Pleistoceno: una era cambiante..... | 4 |
| Objetivos..... | 6 |
| Metodología..... | 6 |
| Especie de estudio: <i>Carex nigra</i> | 6 |
| Datos de presencia | 7 |
| Datos ambientales | 7 |
| Modelización del nicho ecológico mediante el programa Maxent | 9 |
| Resultados..... | 10 |
| Variables climáticas más influyentes y su efecto en la distribución..... | 10 |
| Calidad del modelo | 14 |
| Nichos potenciales actuales de <i>Carex nigra</i> | 15 |
| Nichos climáticos potenciales de <i>Carex nigra</i> en el pasado: Último Máximo Glacial y Último Interglacial..... | 16 |
| Discusión | 18 |
| ¿Cómo de idóneo es el modelo estimado para estimar de manera fidedigna la distribución potencial de la especie? | 18 |
| ¿Son las diferencias entre la distribución potencial y la real causadas por la limitación en la capacidad de dispersión?..... | 19 |
| Cambios climáticos y su efecto en la distribución..... | 20 |
| Conclusiones..... | 21 |
| Bibliografía..... | 23 |

Introducción

El clima se considera el factor más importante en la distribución de especies de plantas y de sus dinámicas (Rodríguez-Sánchez & Arroyo, 2008). Desde la revolución industrial, la emisión de gases de efecto invernadero ha causado cambios en el clima del planeta a una velocidad sin precedentes (Edenhofer et al., 2014). Teniendo en cuenta estos hechos, cabe plantearse si serán las especies capaces de adaptarse a estos cambios. Para intentar responder a esta pregunta, se podría mirar al pasado para ver cómo las especies respondieron a los cambios climáticos del pasado.

Concepto de Nicho ecológico

El concepto de nicho ha tenido múltiples definiciones a lo largo de su historia, pero, la definición que propuso Hutchinson en 1957 tuvo especial éxito entre los ecólogos. En ella definió el nicho como un hipervolumen de “n” dimensiones donde podría desarrollarse la especie de estudio (Hutchinson, 1957). Cada una de las dimensiones se corresponde con una variable ambiental independiente, relevante para la supervivencia de la especie. El rango en cada una de estas variables incluye todos aquellos valores que permiten la existencia de poblaciones estables de la especie en cuestión. A este hipervolumen se le denomina nicho fundamental de la especie. Este concepto no debe confundirse con el nicho realizado de la especie. Mientras que el nicho fundamental es un concepto teórico que se deduce a partir de las necesidades ambientales de la especie de estudio, el nicho realizado es la parte del nicho fundamental que es realmente ocupada por la especie (Farmer, 2018).

La distribución de la especie está determinada por tres factores: la dispersión, el medio abiótico y las interacciones bióticas (Muñoz et al., 2014). Para que una especie se desarrolle en un lugar determinado debe pasar todos los filtros que imponen estos tres factores: debe ser capaz de llegar a esa zona, su fisiología debe ser compatible con las condiciones abióticas del lugar y con las especies que en él habitan. La discordancia entre el nicho realizado y el fundamental radica en que este último no tiene en cuenta ni la capacidad de dispersión de la especie, ni las interacciones bióticas, ni las interacciones entre las variables ambientales (Farmer, 2018). La importancia relativa de los factores bióticos y de los abióticos depende de la escala, siendo más importantes los factores abióticos a escalas mayores, mientras que a escalas menores adquieren

relevancia las interacciones bióticas (Lozada-Gobilard et al., 2019). En estudios anteriores se ha demostrado que el clima es el factor más determinante en la distribución de las especies de plantas a escala continental (Rodríguez-Sánchez & Arroyo, 2008). En consecuencia, el nicho climático fundamental suele ser representativo de la distribución de las especies de plantas a escala continental.

Cambios climáticos y sus efectos en la distribución de las especies

Dada la importancia del clima en la distribución de las especies, cabe preguntarse cuál será el efecto de los cambios climáticos en su distribución (Rodríguez-Sánchez & Arroyo, 2008). Para responder a esta cuestión se han desarrollado dos hipótesis sobre cómo las especies responden a éstos cambios climáticos: el conservacionismo y el cambio de nicho.

Según la hipótesis del conservacionismo de nicho, las especies no cambian sus requerimientos climáticos (Wiens & Graham, 2005). Ante cambios ambientales las especies alterarán su distribución a fin de ocupar lugares que tengan las mismas condiciones que su hábitat nativo. En el caso de los cambios climáticos, la distribución de las especies generalmente variará en altitud y latitud, pues son los factores geográficos más determinantes para la temperatura (Wiens & Graham, 2005). Por ejemplo, ante un incremento de las temperaturas, las especies se desplazarán hacia latitudes más altas y frías, así como a áreas de mayor altitud. Si una especie no puede cambiar su localización, su área de distribución podrá verse disminuida, o incluso la especie puede llegar a extinguirse (Wiens & Graham, 2005).

La hipótesis alternativa sería la del cambio de nicho, la cual supone que las especies pueden variar sus requerimientos ambientales (Villaverde et al., 2017). Esto les permitiría permanecer en un mismo lugar, aunque se den cambios climáticos, o expandirse a nuevos hábitats con condiciones diferentes al hábitat nativo (Villaverde et al., 2017). El cambio de nicho puede deberse a la plasticidad fenotípica, a interacciones bióticas, a cambios en la accesibilidad de un ambiente y/o evolución adaptativa de su tolerancia ambiental (Villaverde et al., 2017).

Pleistoceno: una era cambiante

El Pleistoceno (desde hace 2,59 millones de años hasta hace 11.700 años) se caracteriza por la alternancia de períodos glaciales e interglaciares, es decir, está definido por cambios climáticos relativamente rápidos (Johnson, 2018). Por este motivo, el estudio de la biodiversidad en este periodo aporta información sobre la respuesta de los diferentes taxones a los cambios climáticos. Además, debido a lo reciente que es el periodo, muchas de las especies actuales ya existían o surgieron durante en el Pleistoceno. El estudio, de la adaptabilidad de las especies frente a los cambios del Pleistoceno podría, por tanto, indicarnos la capacidad de adaptación de las especies actuales ante cambios climáticos (Johnson, 2018).

Los cambios en el clima y en el medio ambiente causaron migraciones a gran escala de plantas y animales, pequeñas evoluciones adaptativas y algunas extinciones (Johnson, 2018). Los hábitats cambiantes debidos a las variaciones climáticas entre los periodos glaciales e interglaciares causaron disrupciones drásticas de flora y fauna en la tierra y en los océanos (Johnson, 2018). La distribución de la vegetación está altamente influenciada por la variabilidad climática espacial y temporal. De hecho, los cambios en la distribución de la vegetación por los cambios climáticos se dan en miles de años, mientras que los cambios en la distribución de taxones de plantas individuales son más lentos (Herzschuh et al., 2016).

La comunidad con la que interacciona una especie influye en la tolerancia climática de ésta (Herzschuh et al., 2016), Por lo que aunque la tolerancia climática de la especie aislada no cambie en este periodo, al variar las comunidades de las que forma parte, puede variar su nicho realizado.

Para comparar el nicho de la especie de estudio en dos extremos opuestos de variación climática, estudiaremos el nicho de *Carex nigra* en el último máximo glacial y el último periodo interglaciar del Pleistoceno.

El Pleistoceno Superior se inicia con el Último Periodo Interglaciar (desde hace 128.000 años hasta hace 74.000 años). Esta etapa se define como el periodo más reciente de la historia de la tierra en la que el nivel del mar era significativamente

superior al actual, debido a que la expansión de los casquetes polares era menor (Hoffman et al , 2017). En esta época, las temperaturas medias anuales en latitudes altas y medias del hemisferio norte eran superiores a las actuales (Otto-Bliesner et al., 2013).

El Último Máximo Glacial tiene lugar hace 21.000 años (Selin & Michael, 2020). Las diferencias climáticas entre esta época y la Pre-Industrial radican en: la menor concentración de gases de efecto invernadero y de aerosoles, el menor nivel del mar, las capas de hielo más extensas, que llegaban a latitudes medias como la de Londres o Nueva York, y los cambios en la distribución y expansión de los diferentes tipos de vegetación (Otto-Bliesner et al., 2006; Selin & Michael, 2020). En esta época la temperatura media global era de 4°C-5°C inferior a la temperatura pre-Industrial. La diferencia entre la temperatura media de las dos épocas no es uniforme en todo el planeta siendo menor en las latitudes bajas y mayor en los polos (Otto-Bliesner et al., 2006). La Tierra era más seca, con una precipitación 0,25 mm/día de media menor que la actual (Otto-Bliesner et al., 2006). Además, la estacionalidad de las temperaturas era cuatro veces superior a la actual (Rehfeld et al., 2018).

Todos estos cambios provocaron variaciones en la distribución de la vegetación. En el hemisferio norte, los bosques boreales de coníferas, se desplazaron hacia el sur ocupando las áreas mediterráneas (Johnson, 2018). En las zonas templadas de Europa y Norte América, la vegetación era similar a la tundra, en lugar de los bosques caducifolios que presentan actualmente (Johnson, 2018). Además, las áreas entre los 30° y los 60° de latitud del hemisferio norte se desertificaron (O'Ishi & Abe-Ouchi, 2013). La vegetación influye en el clima, y por ello las retro-alimentaciones clima-vegetación son un componente importante de los modelos climáticos. Uno de los factores sobre los que influye la vegetación es el albedo (porcentaje de la radiación recibida por una superficie que es reflejada; Woodward, 1998). Las diferencias en la expansión de los diferentes tipos de vegetación entre la época actual y la del Último Máximo Glacial contribuyen a explicar las temperaturas más frías de este periodo. La expansión de la tundra, en detrimento de los bosques, y la desertificación aumentaron el albedo, disminuyendo la cantidad de radiación solar absorbida por la superficie terrestre (O'Ishi & Abe-Ouchi, 2013).

Objetivos

En este trabajo modelizamos el nicho fundamental actual de *Carex nigra* (L.) Reichard (Cyperaceae) determinando las variables climáticas más relevantes para explicar el nicho de la especie y cómo afectan a la distribución de ésta. Se compara la distribución potencial (proyección geográfica del modelo de nicho fundamental en la actualidad) con la distribución actual de la especie (nicho realizado), poniendo especial énfasis en determinar la importancia de la capacidad de dispersión en su distribución. Adicionalmente, se infiere la distribución de la especie en el Último periodo Interglaciario y el Último Máximo Glacial durante el Pleistoceno, mediante la proyección del modelo del nicho fundamental obtenido para el presente, asumiendo el conservacionismo de nicho. Por último, se relaciona la distribución de la especie con los cambios climáticos ocurridos durante el Pleistoceno, comparando con el nicho que ocupa la especie en la actualidad.

Metodología

Especie de estudio: *Carex nigra*

Carex nigra (Cyperaceae), es una planta herbácea perenne, capaz de reproducirse de forma clonal a través de sus rizomas (Reisch et al., 2020).

Las flores se disponen en inflorescencias en forma de espiga. Las espigas suelen ser unisexuales. Mientras que las espigas masculinas son solitarias y terminales, las femeninas son laterales y se disponen en grupos de dos a cuatro, entre las cuales podemos encontrar algunas espigas andróginas (Luceño et al., 2008). La polinización es anemófila y los frutos no presentan ninguna adaptación para la dispersión, aunque hay evidencias de la dispersión de semillas mediante zoocoria por aves (Reisch et al., 2020).

La planta se distribuye por gran parte de Europa, las zonas montañosas del Norte de África (Rif y Atlas), el Noroeste de Asia, Groenlandia y el Noreste de Norte América. Generalmente se desarrolla en prados húmedos, turberas, pozas parcialmente húmedas y

bordes de arroyos. Esta especie tiene una gran diversidad morfológica y genética, con una filogenia intra-específica bastante compleja. (Jiménez-Mejías et al., 2012).

Datos de presencia

Los datos de distribución de *Carex nigra* se han obtenido de la base de datos del Global Biodiversity Information (<https://www.gbif.org/>), incluyendo los sinónimos: *Carex wiliuca* y *Carex juncella*. Los datos obtenidos se han filtrado eliminando los puntos situados en el mar, duplicados y de fuentes dudosas (datos localizados en países o regiones donde la especie bajo estudio no ha sido reportada de manera fiable en literatura científica). Además, se han excluido los puntos de aquellos países donde la especie ha sido introducida. En ciertas zonas como en Dinamarca y los países bálticos, se seleccionaron aleatoriamente un 10% de los datos para los análisis, debido al sobremuestreo de estas áreas en comparación con el resto de la distribución de la especie. Finalmente, se han obtenido 2254 observaciones de la especie.

Datos ambientales

Los datos climáticos se obtuvieron de la base de datos Worldclim (<https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>). De esta base de datos se obtuvieron 19 variables bioclimáticas relacionadas con la temperatura y las precipitaciones tanto para el presente, para el cual se usó Worldclim 2.0, como para el Último Periodo Interglacial y el Último Máximo Glacial, para los cuales se usó Worldclim 1.4. También se obtuvo el pH del suelo de la base de datos de la base de datos del ISRIC (World Soil Information; Batjes, 2005). Los datos de cada variable se obtuvieron en forma de capas espaciales: matrices geo-referenciadas donde se expone el valor de la variable para cada una de las celdillas en las que se divide el área de estudio. El área de estudio es la superficie terrestre, la cual se dividió en celdas de 30 segundos de lado. Para el Último Máximo Glacial, se usó las capas espaciales con máxima resolución disponible, las de 2,5°. Los datos del Último Máximo Glacial y los del Último Interglacial se obtuvieron mediante la proyecciones climáticas a partir del modelo CCSM4 (Gent et al., 2011).

Tabla 1: Variables ambientales escogidas para el modelo.

| Abreviatura | Variable | Fórmula |
|-------------|---|---|
| Bio 1 | Temperatura media anual (°C) | |
| Bio 4 | Estacionalidad de las temperaturas (%) | Coefficiente de variación de los estimadores mensuales de las temperaturas $\times 100$ |
| Bio 5 | Temperatura máxima del mes más cálido (°C) | |
| Bio 8 | Temperatura media del cuartil más húmedo (°C) | |
| Bio 12 | Precipitación anual (mm) | Suma de los estimadores mensuales de la precipitación |
| Bio 15 | Estacionalidad de la precipitación | Coefficiente de variación de la estimadores mensuales de la precipitación $\times 100$ |
| Bio 18 | Precipitación del cuartil más cálido | |
| pH | Acidez de la solución acuosa del suelo | |

Modelización del nicho ecológico mediante el programa Maxent

La modelización del nicho se ha realizado con el programa Maxent 3.4.1. (Phillips, Dudík & Schapire, 2017). En los modelados de nicho, la variable dependiente es un mapa de presencia-ausencia de la especie, y las variables explicativas, son las variables ambientales (Ghanbarian et al., 2019). Las variables ambientales para este estudio son las que se muestran en la Tabla 1. Este programa requiere como datos de entrada las capas ambientales de las variables de estudio y los datos de presencia, anteriormente descritos (Phillips, 2017). El modelo se obtiene mediante la comparación de las características ambientales de las celdillas donde la especie está presente con las de una muestra aleatoria de celdillas donde la presencia de la especie es desconocida. Dentro de los diferentes modelos que se ajustan a los datos, se escoge el que presente máxima entropía, es decir, el que se ajuste mejor a las suposiciones previas. En

biogeografía, esta suposición previa es la distribución uniforme de la especie en el área de estudio (Merow et al., 2013).

Además de ajustarse correctamente a los datos con los que se entrena, el modelo debe tener capacidad predictiva. A fin de evaluar esta capacidad predictiva, Maxent extrae un subconjunto de los datos de entrada (en este caso un 25%), calcula el modelo con el resto de los datos y comprueba el modelo con el subconjunto extraído (Chicco, 2017).

El valor resultante del análisis para cada celdilla del mapa se interpreta como la probabilidad de nicho favorable o como la adecuación del hábitat (Phillips, 2017). Cuánto más idóneo es el hábitat de una celdilla, más parecidas son las condiciones ambientales a las óptimas para la especie de estudio. En una celdilla donde todas las variables ambientales son muy parecidas a los óptimos de la especie, el modelo predecirá que la probabilidad de que la especie se establezca, si llega, es muy alta, adquiriendo un valor cercano a 1.

En nuestro caso, se realizan 100 réplicas del análisis en Maxent para posteriormente calcular los valores medios. Una vez obtenida la reconstrucción del nicho para el presente, se realiza una proyección al Último Máximo Glacial y al Último Interglaciario.

Resultados

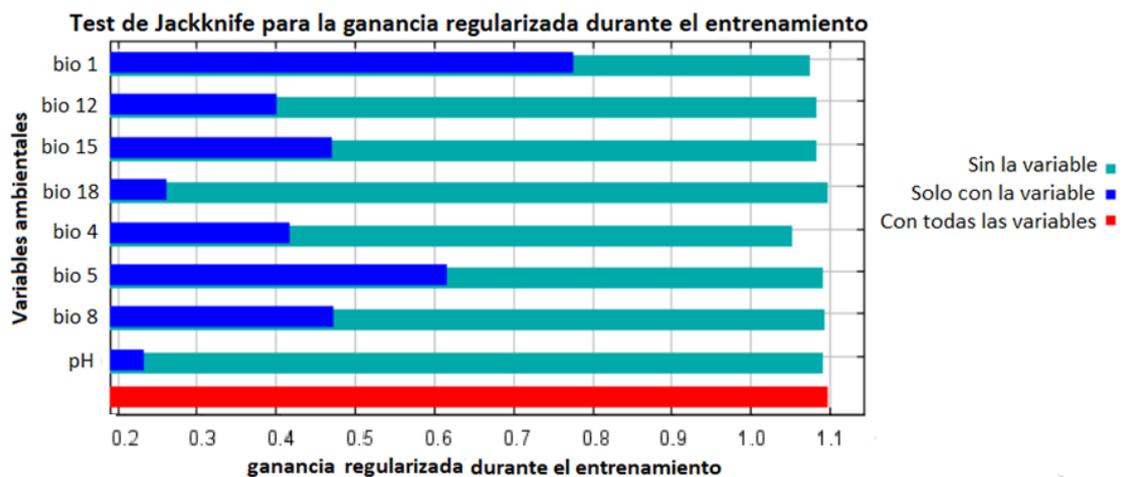
VARIABLES CLIMÁTICAS MÁS INFLUYENTES Y SU EFECTO EN LA DISTRIBUCIÓN

El programa Maxent hace diferentes análisis a fin de determinar qué variables son más importantes para determinar el hábitat de la especie. Uno de los análisis es el porcentaje de varianza explicado por cada variable. La interpretación de los resultados de este análisis debe realizarse con precaución si hay correlaciones entre variables. Aunque se han eliminado las variables muy correlacionadas, puede haber ciertas correlaciones dentro de las variables del mismo tipo: las variables de temperatura entre sí y las variables de precipitación entre sí.

También se han realizado análisis de Jackknife para cada variable. En estos análisis se evalúa un modelo donde sólo se encuentra la variable y otro donde se encuentran el resto de variables excepto la variable en cuestión. Se han realizado 3 análisis de Jackknife: uno donde se mide el ajuste del modelo (ganancia regularizada durante el entrenamiento) y otros dos donde se mide la predictibilidad del modelo (ganancia del test y AUC) (Phillips, 2008). En la Tabla 2, y en la Figura 2, se muestran los resultados del análisis del porcentaje de varianza y de los análisis de Jackknife.

Tabla 2: Porcentaje de varianza explicada por cada variable.

| Variable | Porcentaje de contribución (%) |
|----------|--------------------------------|
| Bio 1 | 48,6 |
| Bio 12 | 28,2 |
| Bio 4 | 9,6 |
| Bio 5 | 5,3 |
| Bio 15 | 5 |
| Bio 8 | 1,5 |
| pH | 1,4 |
| Bio 18 | 0,4 |



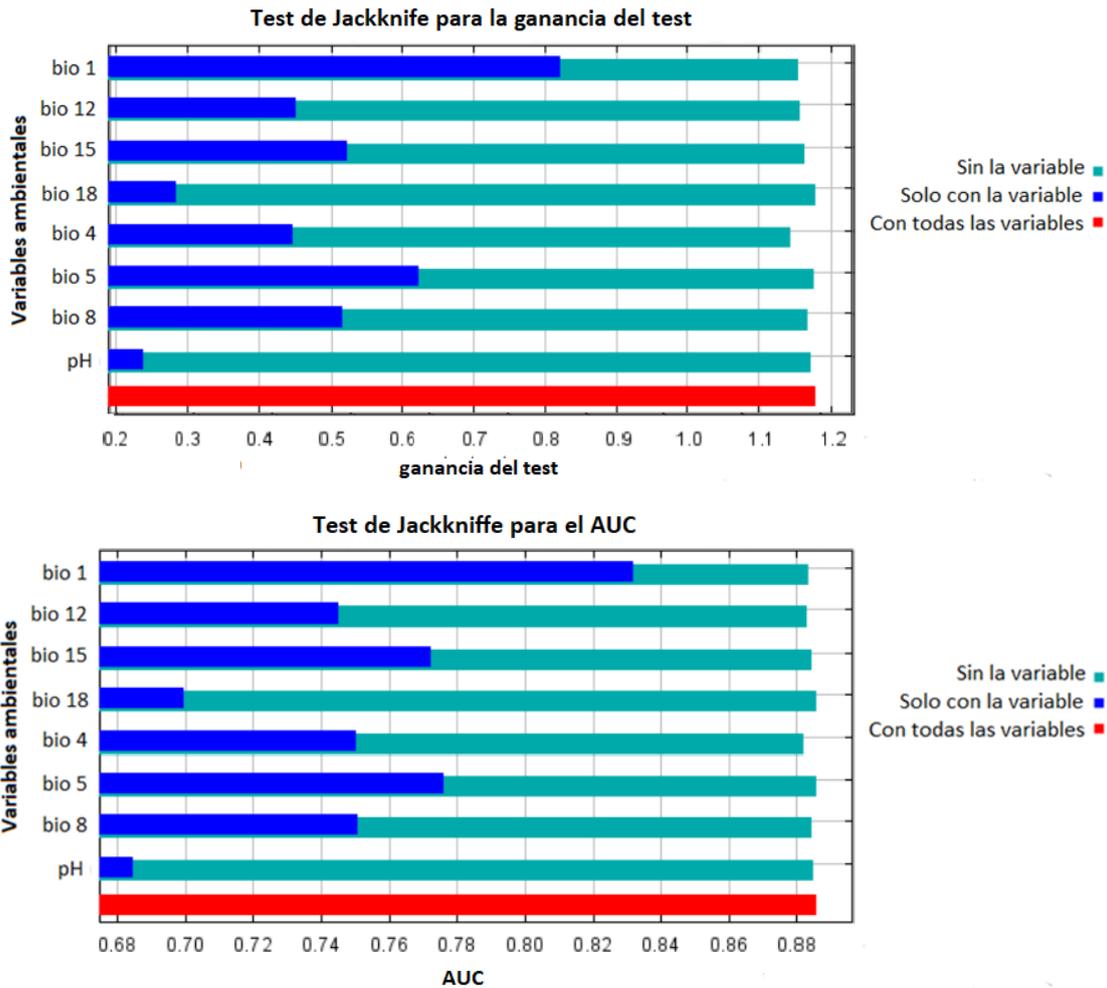


Figura 1: Tests de jackknife para la ganancia regularizada para el entrenamiento, la ganancia del test y el AUC.

La temperatura media anual (bio 1) es considerada la variable más importante según todos los análisis (Tabla 2 y Figura 2). De hecho, el AUC del modelo donde esta es la única variable alcanza un valor de 0,8 (Figura 2). Destaca la importancia de la temperatura máxima del mes más cálido (bio 5) como la segunda variable más influyente (Figura 2). También es destacable la temperatura media del cuartil más húmedo (bio 8), aunque menos que las otras medidas de temperatura (bio 1 y 5). Al contrario que para las variables bioclimática de temperatura, donde la estacionalidad es de las variables menos importantes, en las medidas de precipitación la ésta es la más destacable. La medida de la precipitación en el cuartil más cálido (bio 18) apenas tiene impacto al igual que el pH del suelo.

A continuación, se muestran las curvas de respuesta de la idoneidad del hábitat en relación a las diferentes variables. En el primer grupo de gráficas (Figura 3) se observa el efecto de alterar la variable en cuestión si el resto de variables se mantienen

en un valor fijo óptimo: la media de las celdas donde la presencia de la especie está documentada. Este grupo de gráficas debe ser interpretado con precaución si hay correlaciones entre variables. En el segundo grupo de gráficas (Figura 4), se obtienen de un modelo de nicho donde la variable del eje x es la única del modelo, se ignoran la influencia del resto de variables.

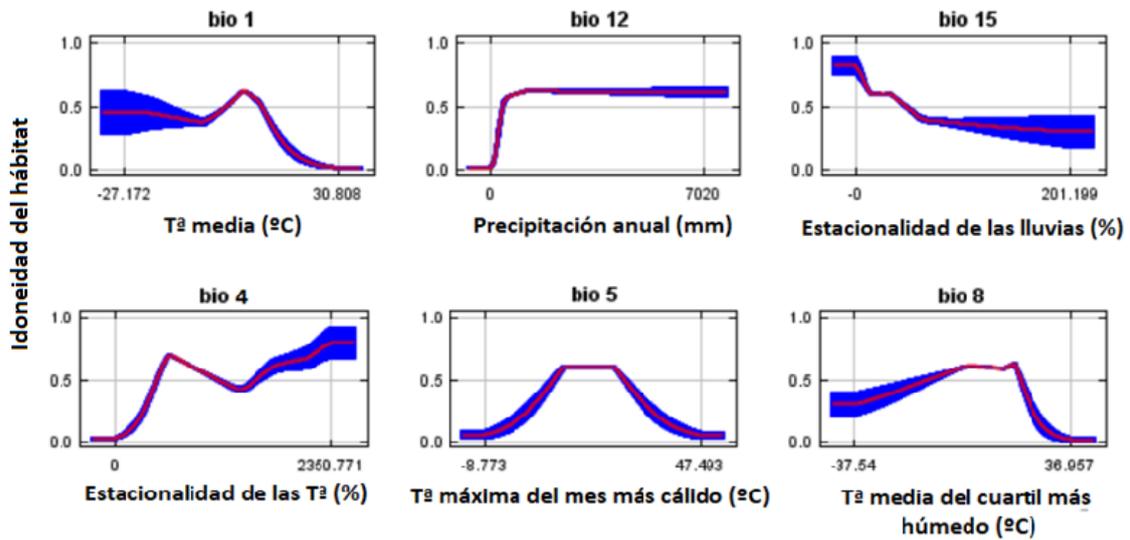


Figura 2: Curvas de respuesta de la idoneidad del nicho a las diferentes variables. En estas curvas se varía la variable bioclimática manteniendo el resto de variables con un valor fijo, la media de las celdas donde la presencia está documentada.

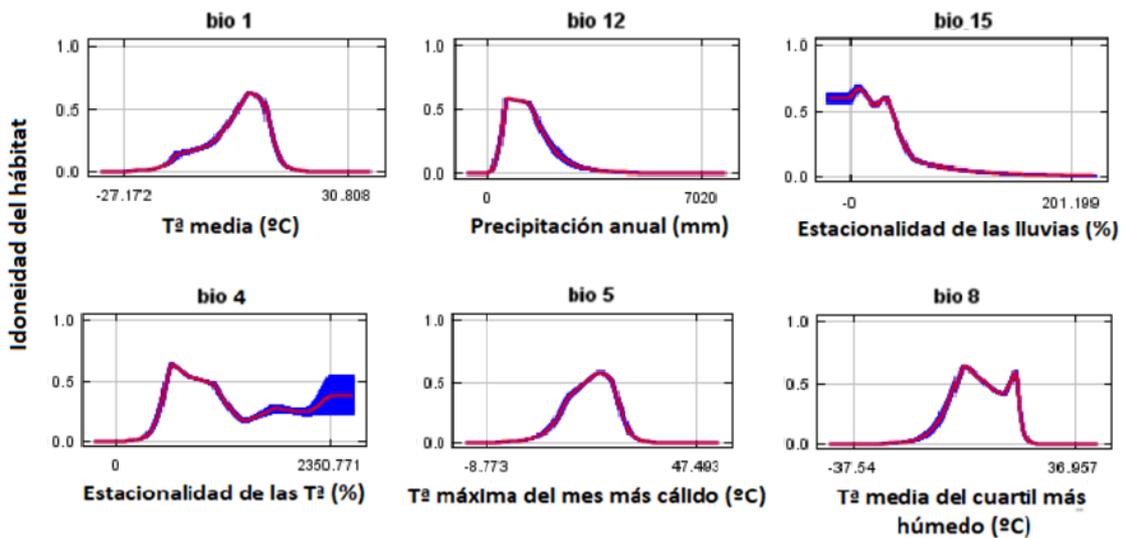


Figura 3: Curvas de respuesta de la idoneidad del nicho a las diferentes variables. En estas curvas se mide el modelo donde la variable del eje x es la única variable.

Tabla 3: Rango y óptimos para las principales variables bioclimáticas en orden decreciente de importancia. Se basan en el segundo grupo de las curvas de respuesta.

| Variable | Abreviatura de la variable en Worldclim | Rango | Óptimo(s) |
|--|--|---------------|------------------|
| Temperatura media anual | bio 1 | -15 a 12 °C | 5°C |
| Temperatura máxima del mes más cálido | bio 5 | 7 a 29 °C | 22°C |
| Temperatura media del cuartil más húmedo | bio 8 | -12 a 20 °C | 0 °C, 16 °C |
| Estacionalidad de las precipitaciones | bio 15 | 0 a 70 % | 10 % |
| Precipitación anual | bio 12 | 300 a 2600 mm | 600 a 1300 mm |
| Estacionalidad de la temperatura | bio 4 | 400 a 2350 % | 600 % |

Calidad del modelo

Uno de los parámetros más utilizados para determinar el ajuste del modelo a nuestros datos de presencia es el AUC (Area debajo de la Curva Operador-Receptor), siendo ésta una medida de la predictibilidad del modelo (Merow et al., 2013). La curva del Operador-Receptor se obtiene al representar la tasa de verdaderos positivos o la sensibilidad, en función de la tasa de falsos positivos o 1-especificidad. La sensibilidad se interpreta como 1-tasa de omisión, es decir, como la proporción de las celdillas donde la presencia de la especie está documentada y que el modelo predice que la especie va a estar presente en ellas. Como solo hay datos de presencia, la tasa de falsos positivos se interpreta como la fracción del área total de estudio donde el modelo predice que la especie está presente (Phillips, 2018; Fielding & Bell, 1997). El AUC mide la capacidad que tiene el modelo de asignar un índice de idoneidad mayor a una celdilla donde la presencia de la especie está documentada frente a otra celdilla (Merow et al., 2013). Esta capacidad se manifiesta en la curva, de modo que cuanto más arriba y a la derecha se encuentre mayor es esta capacidad y mayor será el AUC del modelo (Phillips, 2018). En nuestro caso, el modelo obtenido presenta una capacidad predictiva alta, como muestra su AUC de 0,885 (Figura 5).

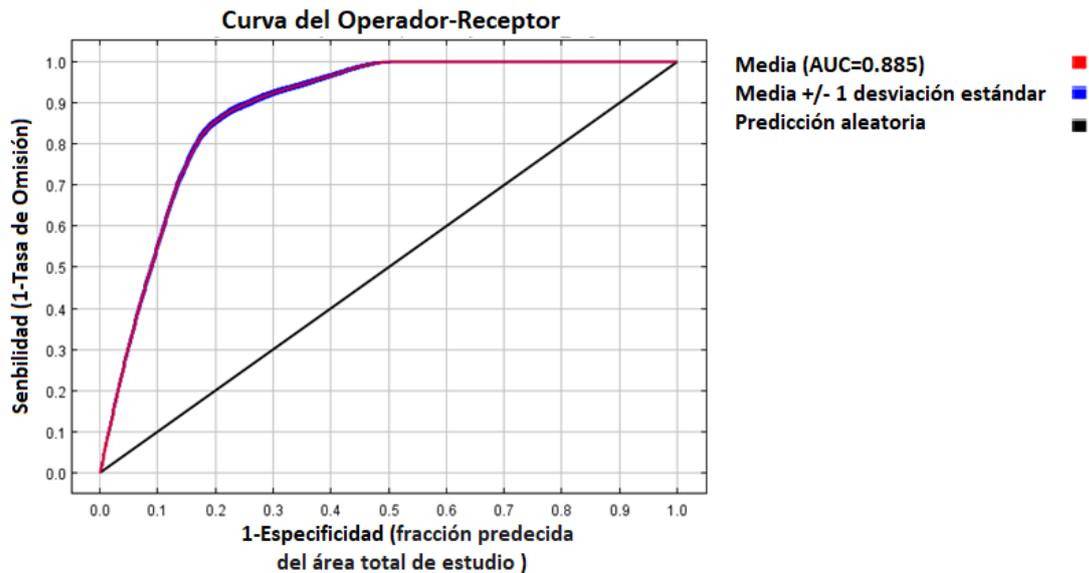


Figura 4: Curva del Operador-Receptor obtenida en el análisis de Maxent para *Carex nigra*.

Nicho potencial actual de *Carex nigra*

La distribución potencial de *Carex nigra* (Figura 6) abarca el norte y centro de Europa, el norte de Norteamérica (sobre todo áreas costeras septentrionales), Groenlandia, Islandia, Siberia, la isla de Hokkaido, el norte y costa occidental de China, la costa sureste de Australia, Nueva Zelanda y la Patagonia. En latitudes más bajas se encuentra en zonas de montaña: las áreas montañosas del sur de Europa y de la costa norte de África, el norte de la Península de Anatolia, el Cáucaso, los montes de Tien Shan, el Himalaya y el oeste de la meseta de Mongolia. El porcentaje de la superficie terrestre que tiene una probabilidad de nicho por encima del umbral (0,323) es del 13,40%. El umbral se ha seleccionado bajo el criterio de la maximización de sensibilidad durante el entrenamiento, teniendo en cuenta la especificidad. Muchos de los puntos de muestreo se encuentran en celdillas cuyo índice de idoneidad es alto (Figura 6). En Siberia hay puntos de muestreo en áreas con probabilidad baja de nicho favorable. También, hay varias áreas con alta probabilidad de nicho favorable donde la especie no está presente como la costa oeste de Norte América, la Península de Kamchatka y el archipiélago japonés (Figura 6). En el hemisferio sur la especie está ausente, a pesar de haber áreas con cierta probabilidad de nicho. No obstante, la mayoría de las áreas tienen una probabilidad de nicho inferior a 0,3 (Figura 6).

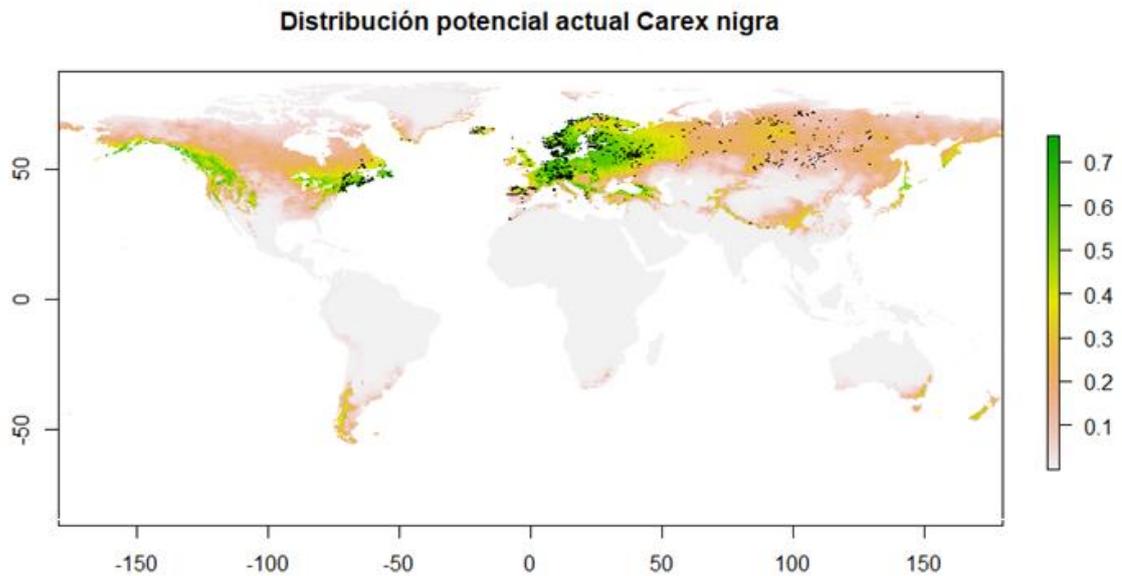


Figura 5: Nicho potencial actual de *Carex nigra* y los puntos donde su presencia ha sido confirmada.

Nicho climático potencial de *Carex nigra* en el pasado: Último Máximo Glacial y Último Interglaciario

El modelo obtenido con los datos del presente se ha proyectado al Último Periodo Interglaciario y el Último Máximo Glacial, suponiendo que los requerimientos ecológicos de la especie no han variado desde entonces.

Durante el Último Máximo Glacial, el nicho potencial llegaba hasta latitudes más bajas, ocupando el sur de Europa y de Norteamérica y el Norte de África (Figura 7). La superficie de nicho favorable para la especie es menor a la actual (solo un 6,71% de la Tierra tiene una probabilidad de nicho favorable por encima del umbral). Esta disminución del nicho potencial a pesar de la expansión al sur, se debe a la ausencia de áreas favorables cerca del círculo polar ártico (Figura 7).

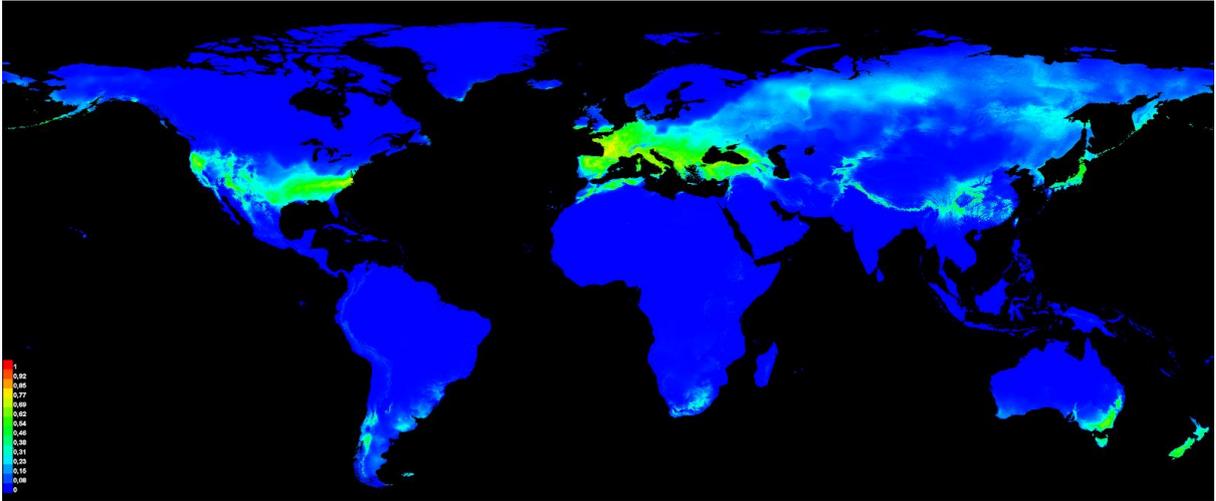


Figura 6: Mapa de la distribución potencial de *Carex nigra* en el Último Máximo Glacial.

En el Último Periodo Interglaciario, las áreas adecuadas para la especie se encuentran más al norte y en las áreas costeras principalmente (Figura 8). De forma general, la extensión del nicho potencial es menor que en el presente. Solo un 6,81 % de la superficie terrestre tiene una probabilidad de nicho favorable por encima del umbral.

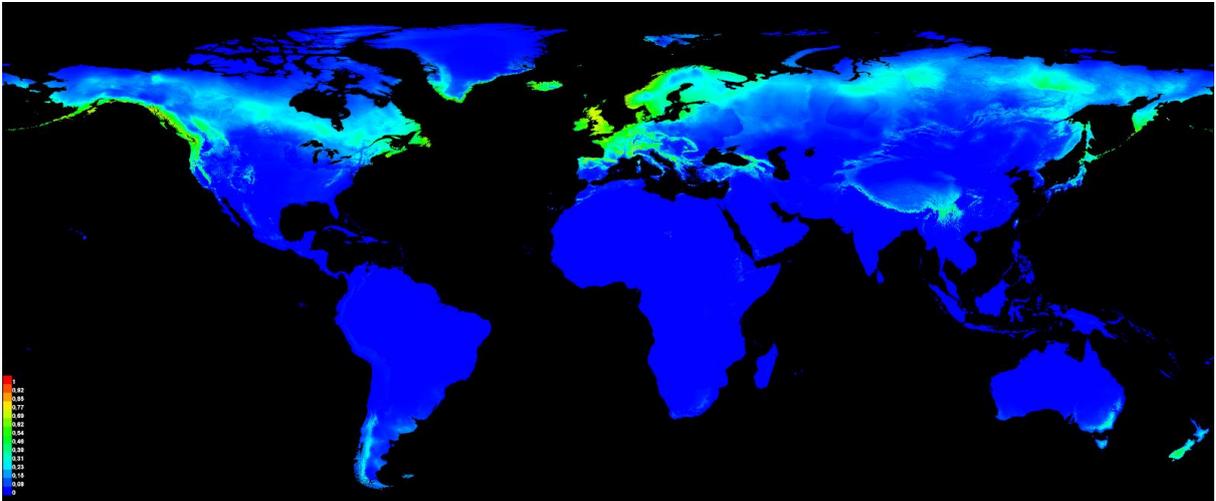


Figura 7: Mapa de la distribución potencial de *Carex nigra* durante el Último Interglaciario.

Discusión

¿Cómo de idóneo es el modelo estimado para estimar de manera fidedigna la distribución potencial de la especie?

Según el modelo obtenido con Maxent, el factor más importante para el desarrollo *Carex nigra* es la temperatura media (Tabla 2 y Figura 2). La especie se desarrolla en áreas cuya temperatura es de entre 12°C y -15°C, siendo 5°C la temperatura óptima (Tabla 3). Esta especie requiere un suministro de agua más o menos constante a lo largo del año, por lo que, la estacionalidad de las precipitaciones no favorece el desarrollo de la especie (Figura 4). La temperatura del mes más cálido también tiene una importancia moderada, limitando la especie a lugares cuya temperatura se encuentra entre 7 y 29 °C (Tabla 3).

La variable más importante, la temperatura media anual (Tabla 2 y Figura 2), limita el rango latitudinal de la especie, impidiendo su expansión a latitudes cercanas al Ecuador (Figura 6). Mientras que en Siberia, un área de clima más frío que las áreas óptimas, hay áreas con una probabilidad baja y moderada de nicho (0,2-0,4), en zonas mediterráneas y del centro de Asia, áreas más cálidas que las zonas óptimas del norte y centro de Europa, la probabilidad de presencia es prácticamente nula, a excepción de las áreas montañosas (Figura 6). La temperatura del mes más cálido limita la latitud a la que se desarrolla la especie e impide su expansión a ciertas zonas continentales del centro de Asia y de Norte América (Figura 6).

La estacionalidad de las precipitaciones, a pesar de tener una importancia moderada en el modelo (Figura 2), parece explicar la distribución de la especie en Norte América y Siberia, áreas con un clima caracterizado por lluvias más estacionales que las zonas óptimas del centro y norte de Europa. Se encuentra en las áreas con precipitaciones más constantes: las costas de Norte América, la península de Kamchatka y las zonas más elevadas de la Meseta Central Siberiana (Figura 6). La importancia de este factor también se manifiesta en la ausencia de la planta en las zonas no montañosas mediterráneas, pues el clima mediterráneo se caracteriza por dos meses de sequía en la época más cálida (Figura 6).

Si se compara el nicho potencial con un mapa bioclimático (Rivas-Martínez, Penas, & Díaz, 2010) se observa que, según el modelo, la especie se desarrolla en diferentes regiones bioclimáticas. La mayoría de áreas con un índice alto de idoneidad del hábitat son áreas con bioclima templado (Figura 6). Estas áreas tienen características climáticas favorables para la especie con temperaturas moderadas, y sin una sequía durante el bimestre más cálido. También se encuentra en zonas con bioclimas más fríos como el Boreal o el Polar, donde encontramos condiciones más favorables en zonas con influencia oceánica (costa noroeste de Norteamérica, Islandia, la costa de los países Bálticos, y la costa noreste de Asia) (Figura 6). Esta influencia oceánica modera las temperaturas y aumenta el régimen de lluvias.

¿Son las diferencias entre la distribución potencial y la real causadas por la limitación en la capacidad de dispersión?

En el mapa del nicho potencial actual se observa cómo hay varias zonas de la distribución potencial que no son ocupadas por la especie. Las áreas no ocupadas son: la costa oeste de Siberia, la isla de Hokkaido, la costa este de Norte América y todas las áreas del hemisferio sur.

La ausencia de la planta en el hemisferio sur puede deberse a que las poblaciones no hayan sido capaces de llegar y establecerse en estas áreas. En la mitad de las especies de plantas europeas, se cree que su distribución actual está influida por sus limitaciones en la colonización de nuevas áreas partiendo de las zonas ocupadas en el Último Máximo Glacial (Normand et al., 2011). El género *Carex* es el género de plantas con más especies bipolares, es decir, muchas de sus especies se encuentran en las latitudes medias y/o altas de ambos hemisferios sin poblaciones en latitudes intermedias (Villaverde et al., 2017). Esta distribución se debe en muchos casos a la dispersión a larga distancia desde el hemisferio norte hasta el hemisferio sur durante el Plioceno-Pleistoceno (Villaverde et al., 2017).

La posibilidad de dispersión de una especie radica en la capacidad que tienen sus diásporas de alcanzar nuevas áreas y en la adecuación que tienen estos individuos fundadores para formar poblaciones estables (Villaverde et al., 2017). Una hipótesis para explicar la posible menor capacidad de dispersión de *Carex nigra* en comparación

a la especie bipolares, es que la morfología de las diásporas de nuestra especie de estudio sea menos adecuada para la dispersión a larga distancia. No obstante, esta hipótesis no parece probable puesto que hay especies bipolares que no tienen síndromes específicos para la dispersión a larga distancia (Villaverde et al., 2017). Además, se ha demostrado que la falta de estos síndromes específicos, no impide una gran capacidad de dispersión (Green et al., 2016; Villaverde et al., 2015; 2017). Villaverde et al. (2017) exponen que la capacidad de establecimiento de las poblaciones de la planta tras la llegada de las diásporas, podría ser el proceso más limitante para la dispersión de varias especies. El género *Carex* tiene características que favorecen este establecimiento de nuevas poblaciones como su modo de vida herbáceo, el breve ciclo perenne, la autocompatibilidad y la frecuente autopolinización (Villaverde et al., 2017). No obstante, nuestra especie es más o menos auto incompatible, por lo que, para colonizar un nuevo área y que las poblaciones no sean monoclonales, requiere la llegada de varios individuos (Reisch et al., 2020). Estas diferencias reproductivas podrían haber limitado la capacidad de dispersión y colonización de *C. nigra*.

La ausencia de la especie en la costa noreste de Norte América y noroeste de Asia, no es evidente que se deba a una limitación en la capacidad de dispersión. Ambas áreas actualmente o en el Último Máximo Glacial han estado en contacto con otras zonas con probabilidad alta o moderada de nicho favorable para la especie.

Cambios climáticos y su efecto en la distribución

El Último Máximo Glacial era una época más fría que la actual, por lo que, se podría pensar que el área potencial de la especie era mayor. No obstante, observamos en las figuras 6 y 7 que el número de celdas cuya idoneidad del hábitat está por encima del umbral es menor que en la época actual. Esta menor temperatura global permitiría que la especie se desarrollara en zonas más bajas respecto al nicho calculado para el presente, como el sur de Europa y de Estados Unidos (Figura 7). Sin embargo, su distribución potencial en latitudes altas se interrumpe bruscamente por la presencia de los casquetes polares, que en esta época ocupaban el norte de Europa hasta Polonia y el norte de Norte América hasta Nueva York (Johnson, 2018). Hacia el sur, hay otra barrera que impide su expansión: los desiertos de Centroamérica, del centro asiático y

del Norte de África, los cuáles en esta época tenían una expansión superior a la actual (O’Ishi & Abe-Ouchi, 2013).

El nicho potencial en el Último Interglaciario es parecido al actual, aunque su expansión era menor (Figura 8). Además, la proporción de celdas con probabilidad de presencia alta era menor que la actual. Se aprecia cómo la distribución potencial disminuye sobre todo en las zonas de interior de Europa y América del Norte respecto de la reconstrucción del nicho en el presente (Figuras 6 y 8), debido probablemente a diferencias en las temperaturas entre el Último Periodo Interglaciario y el presente. Las diferencias más significativas radican en la mayor temperatura del verano boreal en el hemisferio norte en esta época, especialmente en zonas de interior (Otto-Bliesner et al., 2013). Las zonas con mayor probabilidad de nicho favorable son áreas con gran influencia oceánica, donde las temperaturas son más moderadas en verano.

Conclusiones

El clima explica en gran medida la distribución actual de *Carex nigra*, siendo la distribución potencial de la especie un reflejo de sus requerimientos climáticos y muy parecida a la distribución real.

Algunas de las diferencias entre la distribución potencial y la real, pueden deberse a la limitación en la capacidad de dispersión de *Carex nigra*. Los nichos potenciales del hemisferio sur pueden no haber sido ocupados porque las diásporas no han sido capaces de llegar y formar posteriormente poblaciones estables en estas áreas, a pesar de encontrar nichos favorables en nuestros análisis.

En el Último Máximo Glacial, la tierra era más fría y los casquetes polares llegaban a latitudes más bajas. La distribución de la especie estaba limitada por los casquetes polares hacia el norte y por los desiertos del Sahara y el sur de Norte América. Esta época tiene una expansión menor a la actual, a pesar de tener el clima más frío. En el Último Interglaciario, la Tierra tenía un clima similar al actual. Las diferencias más grandes se dan en las mayores temperaturas del verano boreal en el hemisferio norte, sobre todo en el interior. Esta diferencia climática explica por qué las

zonas con índice de idoneidad alto se concentran en áreas con influencia oceánica, cuya continentalidad es menor.

En vista de los resultados, podemos concluir que los cambios climáticos del Pleistoceno causaron variaciones importantes en la distribución de *Carex nigra*. Actualmente, es previsible que ante un cambio climático mucho más rápido y acusado que aquellos que tuvieron lugar en el Pleistoceno, la distribución de ésta y muchas otras especies vaya cambiando y adaptándose a las nuevas condiciones climáticas.

Bibliografía

- Batjes, N.H. (2015). *World soil property estimates for broad-scale modelling (WISE30sec)*. ISRIC - World Soil Information, Wageningen. <https://www.isric.org/explore/wise-databases>
- Chicco, D. (2017). Ten quick tips for machine learning in computational biology *BioData Mining*, 10, 53. <https://doi.org/10.1186/s13040-017-0155-3>
- Edenhofer, O., Pichs, R., & Sokono, Y. (2015). Cambio climático 2014 mitigación del cambio climático. Resumen para responsables de políticas. *IPCC*, 40. <https://doi.org/10.1256/004316502320517344>
- Farmer, J. D. (2018). Habitability as a Tool in Astrobiological Exploration. En N. A. Cabrol y E. A. Grin. (Eds.), *From Habitability to Life on Mars* (pp. 1-12). Elsevier.
- 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. <https://doi.org/10.1017/S0376892997000088>
- Herzschuh, U., Birks, H. J. B., Laepple, T., Andreev, A., Melles, M., & Brigham-Grette, J. (2016). Glacial legacies on interglacial vegetation at the Pliocene-Pleistocene transition in NE Asia. *Nature Communications*, 7(11967), 1-11. <https://doi.org/10.1038/ncomms11967>
- Hoffman, J. S., Clark, P. U., Parnell, A. C., & He, F. (2017). Regional and global sea-surface temperatures during the last interglaciation. *Science*, 355(6322), 276-279. <https://doi.org/10.1126/science.aai8464>
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427. <http://dx.doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Gent, P. R., Danabasoglu, G., Donner, L. J., Holland, M. M., Hunke, E. C., Jayne, S. R. & Zhang, M. (2011). The community climate system model version 4. *Journal of Climate*, 24(19), 4973–4991. <https://doi.org/10.1175/2011JCLI4083.1>

Green , A. J., Soons M., Brochet A. L., & Kleyheeg E. (2016). Dispersal of plants by waterbirds. En Sekercioglu C. H., Wenny D. G., & Whelan C. J. (Eds.), *Why birds matter: Avian ecological function and ecosystem services*, (pp 147). University of Chicago Press.

Ghanbarian, G., Raoufat, M. R., Pourghasemi, H. R., & Safaeian, R. (2019). Habitat Suitability Mapping of *Artemisia aucheri* Boiss Based on the GLM Model in R. En Pourghasemi, H. R. & Gokceoglu, C. (Eds.), *Spatial Modeling in GIS and R for Earth and Environmental Sciences* (pp. 213-227). Elsevier.

Jiménez-Mejías, P., Luceño, M., Lye, K. A., Brochmann, C., & Gussarova, G. (2012). Genetically diverse but with surprisingly little geographical structure: The complex history of the widespread herb *Carex nigra* (Cyperaceae). *Journal of Biogeography*, 39(12), 2279–2291. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02740.x>

Johnson, H. W. (2018). *Pleistocene Epoch*. En *Encyclopaedia Britannica Online*. Recuperado el 5 de mayo de 2020 de: <https://www.britannica.com/science/Pleistocene-Epoch>

Lozada-Gobilard, S., Stang, S., Pirhofer-Walzl, K., Kalettka, T., Heinken, T., Schröder, B., Eccard, J., & Joshi, J. (2019). Environmental filtering predicts plant-community trait distribution and diversity: Kettle holes as models of meta-community systems. *Ecology and Evolution*, 9(4), 1898-1910. <https://doi.org/10.1002/ece3.4883>

Luceño , M. (2008) . *Carex* L . En Castroviejo, S., Luceño, M., Galán, A., Jiménez-Mejías, P., Cabezas, F., & Medina, L. (Eds.), *Flora Ibérica* vol. XVIII: 146–151. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid, España.

Merow, C., Smith, M. J., & Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>

Muñoz, F., Anthelme, F., & Raavel, V. (2014). Multi-scale ecological processes driving plant community dynamics in high- elevation peatlands of Bolivia. *Ecología En Bolivia*, 49(3), 104-119. http://www.scielo.org.bo/pdf/reb/v49n3/v49n3_a10.pdf

- Normand, S., Ricklefs, R. E., Skov, F., Blatt, J., Tackenberg, O., & Svenning, J. C. (2011). Postglacial migration supplements climate in determining plant species ranges in Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1725), 3644–3653. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2769>
- Phillips, S. J. (2017). *A Brief Tutorial on Maxent*. Recuperado el 30 de junio del 2020 en: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/
- O’Ishi, R., & Abe-Ouchi, A. (2013). Influence of dynamic vegetation on climate change and terrestrial carbon storage in the Last Glacial Maximum. *Climate of the Past*, 9(4), 1571-1587. <https://doi.org/10.5194/cp-9-1571-2013>
- Otto-Bliesner, B. L., Brady, E. C., Clauzet, G., Tomas, R., Levis, S., & Kothavala, Z. (2006). Last glacial maximum and Holocene climate in CCSM3. *Journal of Climate*, 19(11), 2526-2544. <https://doi.org/10.1175/JCLI3748.1>
- Otto-Bliesner, B. L., Rosenbloom, N., Stone, E. J., McKay, N. P., Lunt, D. J., Brady, E. C., & Overpeck, J. T. (2013). How warm was the last interglacial? new model-data comparisons. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 371(2001), 1-20. <https://doi.org/10.1098/rsta.2013.0097>
- Rehfeld, K., Münch, T., Ho, S. L., & Laepple, T. (2018). Global patterns of declining temperature variability from the Last Glacial Maximum to the Holocene. *Nature*, 554(7692), 356-359. <https://doi.org/10.1038/nature25454>
- Reisch, C., Meier, S., Schmid, C., & Bartelheimer, M. (2020). Clonal diversity and genetic variation of the sedge *Carex nigra* in an alpine fen depend on soil nutrients. *PeerJ*, 39(12), 2279-2291. <https://doi.org/10.7717/peerj.8887>
- Rivas-Martínez, S., Penas, A., & Díaz, T. (2010). Computerized Bioclimatic Maps of the World. Obtenido el 7 de julio de 2020 en: http://www.globalbioclimatics.org/cbm/static/geogr/World_Bioclimates_gb.png
- Rodríguez-Sánchez, F., & Arroyo, J. (2008). Reconstructing the demise of Tethyan plants: Climate-driven range dynamics of *Laurus* since the Pliocene. *Global Ecology and Biogeography*, 17(6), 685–695. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00410.x>

Selin, H., & Michael, M. E. (2020). *Global warming*. En *Encyclopaedia Britannica Online*. Obtenido el 30 de mayo de 2020 en: <https://www.britannica.com/science/global-warming>

Villaverde, T., Escudero, M., Luceño, M., & Martín-Bravo, S. (2015). Long-distance dispersal during the middle-late Pleistocene explains the bipolar disjunction of *Carex maritima* (Cyperaceae). *Journal of Biogeography*, 42(10), 1820 – 1831. <https://doi.org/10.1111/jbi.12559>

Villaverde, T., González-Moreno, P., Rodríguez-Sánchez, F., & Escudero, M. (2017). Niche shifts after long-distance dispersal events in bipolar sedges (*Carex*, Cyperaceae). *American Journal of Botany*, 104(11), 1765–1774. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700171>

Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 519-539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>

Woodward, F. I. (1998). Vegetation-climate feedbacks in a greenhouse world. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 353(1365), 29-39. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0188>