

Informe Final

Desarrollo de una herramienta computacional para evaluar y visualizar cambios en biodiversidad frente a escenarios de cambio climático

Responsable:

Dr. Julián Andrés Velasco Vinasco
Investigador Asociado C TC
Instituto de Ciencias de la Atmósfera y Cambio Climático
Universidad Nacional Autónoma de México

Colaboradores:

M. en C. Oscar Calderón Bustamante
Técnico Académico Asociado C TC
Instituto de Ciencias de la Atmósfera y Cambio Climático
Universidad Nacional Autónoma de México

Dr. Carlos Alejandro Luna Aranguré
Becario posdoctoral
Instituto de Ciencias de la Atmósfera y Cambio Climático
Universidad Nacional Autónoma de México

2 de diciembre de 2021

Resumen

A continuación se presenta el informe final del proyecto "Desarrollo de una herramienta computacional para evaluar y visualizar cambios en biodiversidad frente a escenarios de cambio climático". El proyecto terminó de forma satisfactoria en la parte de modelación ecológica, validación estadística y generación de escenarios futuros de cambios en biodiversidad. La interface gráfica de la herramienta (software) está aún en una fase beta mientras se ajustan detalles de programación final y se realizan las pruebas correspondientes. Varios productos se han derivado de este proyecto que están en diferentes etapas de revisión en revistas indexadas. Al menos otros tres manuscritos están en proceso de escritura y se espera poder finalizarlos en el siguiente trimestre del 2022 (enero-marzo). En un manuscrito se presentará el marco conceptual y la modelación macroecológica a gran escala y se analizan diferentes fuentes de incertidumbre que afectan la capacidad predictiva de los modelos y las proyecciones a futuro bajo escenarios de cambio climático. De igual forma se hace un análisis exhaustivo de los efectos de autocorrelación espacial y la incertidumbre en las proyecciones dependiendo de los algoritmos usados, 14 modelos de circulación general (GCM) y dos escenarios de emisiones (RCPs). Otro manuscrito tratará sobre la efectividad de la política climática, particularmente el acuerdo de Montreal, en extinciones evitadas, y el cual hace parte de una colaboración con otros investigadores del ICACC-UNAM y la Universidad de New South Wales en Australia. El tercer manuscrito estará enfocado en la presentación de la interface gráfica de la herramienta computacional. Finalmente, los datos de biodiversidad del Sistema Nacional de Información de Biodiversidad de México (SNIB) se han depurado por completo y se tiene un análisis completo de los sitios con inventarios faunísticos completos. Se está trabajando en los análisis de rezagos climáticos y la escritura del manuscrito correspondiente que se espera someter el primer semestre del 2022. Todas las bases de datos, artículos publicados y en revisión, y las salidas de los modelos están disponibles en el siguiente enlace: <https://www.dropbox.com/sh/911thww3dc593cx/AAD2yJHdhD03ukpQyGoXNAia?dl=0>

Modelación ecológica de biodiversidad a gran escala

En este proyecto se adoptó un enfoque macroecológico [1] para generar proyecciones de cambios en biodiversidad en función de escenarios de cambio climático y cambio climático abrupto. El enfoque macroecológico surge a finales de los 80's y se establece como disciplina ecológica con el propósito de descubrir los patrones ecológicos a gran escala y entender cómo emerge la biodiversidad en escalas espaciales y temporales amplias [2, 1, 3]. La forma como diferentes procesos ecológicos y evolutivos configuran los gradients de biodiversidad es quizás uno de los desafíos más importantes en macroecología en los últimos 30 años [1, 4] y en ese sentido, investigación sobre este aspecto ha sido generada de forma intensiva a través de diferentes grupos de organismos y escalas espaciales y temporales [5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15]. En particular, hemos contribuido al entendimiento de los factores ecológicos y evolutivos que determinan el origen y mantenimiento de la biodiversidad en diferentes taxones como son lagartijas del género *Anolis* [10] y los anfibios [11, 16, 12, 13]. De igual forma hemos contribuido a entender el papel de las diferentes métricas de diversificación y cómo varían en la geografía [17, 18]. Estas investigaciones han permitido entender un poco más cómo un conjunto diverso de variables ambientales puede ser usadas como *proxies* de procesos eco-evolutivos dependientes de la escala y por lo tanto cómo estas variables pueden ser usadas para reproducir los patrones geográficos de biodiversidad [19, 20, 21, 22, 23, 4] (Figura 1).

La combinación de información geográfica, filogenética y de rasgos funcionales con enfoques de inferencia causal y enfoques computacionales de frontera permite inferir cómo se ha acumulado la biodiversidad a través del tiempo y del espacio [22, 12, 13, 14]. En este sentido el enfoque macroecológico ha empezado a pasar de ser un enfoque de prueba de hipótesis o de inferencia causal de mecanismos [24, 25] a un enfoque predictivo donde el interés está en evaluar la capacidad del modelo por predecir las observaciones por fuera de la muestra y por eso las métricas de validación son de gran importancia en este enfoque (e.g., raíz del error cuadrático medio -RECM-). El error promedio dimensionado (i.e., expresado en las unidades de la variable de interés) es uno de los indicadores fundamentales del desempeño de un modelo [26].

El enfoque macroecológico orientado a la predicción, más que la explicación, es particularmente útil para responder preguntas sobre escenarios futuros de cambio climático. Los escenarios de cambio climático particularmente son narrativas sobre desarrollo socioeconómico y política climática y por lo tanto la validación de las proyecciones futuras es compleja [27]. Sin embargo, los modelos macroecológicos resultan ser una pieza fundamental para el desarrollo y mantenimiento de iniciativas como la Plataforma Intergubernamental sobre Biodiversidad y Servicios Ecosistémicos (IPBES [28]). En particular, estos modelos pueden ser usados para modelar diferentes variables de biodiversidad esenciales (EBVs) como son la riqueza de especies o diversidad taxonómica [29, 30]. La riqueza de especies es usada como un proxy para medir impactos en biodiversidad bajo escenarios futuros de cambio climático o política climática. Los modelos macroecológicos correlativos han sido usados para estas tareas anteriormente (e.g., [31, 32, 33, 34, 35]) y aunque los modelos macroecológicos mecanísticos tiene mayor complejidad y capacidad explicativa [36, 22, 4, 37] son computacionalmente prohibitivos para muchos usuarios, particularmente tomadores de decisiones, y necesitan ser alimentados con una gran cantidad de datos que no están disponibles para un conjunto amplio de especies [38]. Por lo tanto, los modelos macroecológicos correlativos presentan una alternativa usando un marco conceptual sólido e incluyendo variables que estén relacionadas de forma mecanística con la generación y mantenimiento de la biodiversidad. Dada la flexibilidad de los modelos macroecológicos es posible responder preguntas sobre cómo la biodiversidad podría verse afectada

por una falla en lograr el acuerdo de París [39] o diferentes trayectorias socio-económicas [40] o políticas de cambio de uso de suelo [41, 35].

Modelación macroecológica

La información acerca de la distribución de cuatro grupos de vertebrados terrestres fue compilada a partir de mapas de distribución disponibles en línea [42, 43, 44]. Estos mapas fueron procesados y se construyeron matrices de presencia-ausencia y a partir de esto se generaron mapas de riqueza observada de especies (Figura 1). La riqueza observada es la variable de interés a modelar en este proyecto. La variación geográfica de diferentes factores ambientales ha sido considerada de importancia en la explicación de los gradientes de riqueza de especies a escala global en diferentes taxones [45, 7, 46]. La relación de estas variables con los patrones geográficos de riqueza se ha establecido a partir del estudio empírico realizado por más de 30 años [47, 48, 31, 10, 22]. Aunque los modelos macroecológicos usualmente han sido correlativos o fenomenológicos [49], su capacidad explicativa y predictiva ha mejorado de forma simultánea en los últimos años para predecir diversas facetas de la biodiversidad. Esto se ha logrado a medida que se hacen explícitos los mecanismos ecológicos y evolutivos en las variables predictoras empleadas en el proceso de modelación y sus respectivas rondas de pruebas de hipótesis usando métodos correlativos [50, 51]. En este sentido, la teoría macroecológica que se ha construido para ligar las variables ambientales a los patrones de distribución geográfica es bastante sólida y permite evaluar la contribución de estas variables a dichos patrones [24, 51]

En los últimos años se ha generado un fuerte consenso sobre los determinantes últimos de los gradientes geográficos de diversidad siendo estos un resultado de la interacción de tres procesos evolutivos y biogeográficos que son la especiación, extinción y dispersión [52]. Estos procesos han sido investigados usando árboles filogenéticos fechados en el tiempo [53, 54, 55, 56]. La disponibilidad de filogenias moleculares completas para diferentes grupos taxonómicos ha permitido evaluar cómo la interacción de estos procesos, particularmente especiación y extinción, explican la diversidad actual de especies. Varias métricas filogenéticas que estiman diferentes facetas de estos procesos evolutivos (e.g., tasa de especiación, tasa de diversificación neta, tiempo transcurrido de especiación) se han desarrollado en los últimos años y se han usado para explorar patrones geográficos de diversificación [57, 58, 18].

Algunos estudios recientes han mostrado a través de simulaciones que estas métricas capturan relativamente bien los procesos históricos subyacentes en la dinámica de diversidad y su variación geográfica [58]. Varias métricas que asignan una tasa de especiación a cada taxón en un árbol filogenético han sido desarrolladas, algunas son no-parámétricas (e.g., el estadístico DR de Jetz et al. [57]; node-density de Freckleton et al. [59]) y otras están basadas en modelos explícitos (e.g., BAMM tip-rates, [60, 61]). Las métricas no-parámétricas, como el estadístico DR, son un mejor estimador de la tasa de especiación que la tasa de diversificación [57, 58]. En un trabajo publicado recientemente, exploramos la relación entre las métricas no-parámétricas (DR) y métricas basadas en modelos (BAMM tip-rates) para la filogenia completa de anfibios y encontramos una correlación relativamente alta entre ambas métricas ($r=0.69$; $p\text{-value} < 0.01$). Ambas métricas predijeron bien la riqueza observada de especies de anfibios en regiones montañosas usando modelos de ecuaciones estructurales [12]. Al poder asignar a cada taxón una tasa de especiación es posible entonces ligarlas con los mapas de distribución geográfica y generar un gradiente geográfico de tasas de especiación [57, 62, 58, 63, 17]. De esta forma es posible evaluar los patrones geográficos de diversidad resultantes de procesos históricos y ecológicos de

forma simultánea que operan a diferentes escalas espaciales y temporales [64, 47, 65, 66]. La variación geográfica en riqueza de especies depende de al menos dos mecanismos evolutivos. Por un lado, el balance de las tasas de especiación y extinción determina la diversificación neta y por lo tanto controlan directamente el número de especies a nivel regional [63]. Por otro lado, la acumulación de especies en un área depende también de cuánto tiempo ha tenido un linaje para diversificar en una área particular, lo que se conoce como el efecto del tiempo para especiación [67, 12].

El efecto del clima del pasado, particularmente durante el periodo Cuaternario (2,59 millones de años atrás hasta el tiempo actual), sobre la distribución de especies y los patrones geográficos de diversidad ha sido evaluado en varios grupos taxonómicos y a diferentes escalas espaciales y temporales [68, 69, 70, 71, 72, 45, 73, 74, 75, 10]. En particular, hay evidencia empírica que apoya la hipótesis de estabilidad climática donde se predice que las regiones con climas estables acumularon más especies sobre el tiempo que regiones con mayores fluctuaciones en el pasado [68, 69, 10]. Esta predicción se ha evaluado mucho mejor usando métricas que calculan la tasa de desplazamiento del clima en la geografía (i.e., velocidad del clima; [76, 45]). Puesto que la supervivencia de las especies depende de su capacidad para tolerar las condiciones climáticas nuevas (i.e., a través de adaptación local) y/o de rastrear sus preferencias climáticas en el paisaje (i.e., dispersión) entonces es de esperarse que sitios con mayores velocidades tengan menor número de especies. Sandel et al. [45] encontraron que los sitios con velocidades climáticas mayores durante los periodos glaciares-interglaciares del Cuaternario se caracterizan por ausencias generalizadas de especies con áreas de distribución pequeñas. De igual forma, estos autores encontraron que especies con mejor capacidad de dispersión (e.g., anfibios) suelen estar ausentes de sitios con mayores velocidades, indicando una fuerte asociación entre la capacidad de movimiento a través de la geografía y el riesgo de extinción. En un estudio más reciente se encontró una gran variabilidad a través del tiempo en los sitios con mayor estabilidad climática desde el Último Máximo Glaciar [77].

A partir de estas consideraciones teóricas y empíricas discutidas en la literatura de forma extensa, procedimos a ajustar una serie de modelos macroecológicos para predecir riqueza de especies incorporando un conjunto de variables ambientales, de diversificación de especies y tiempo evolutivo. Se construyó una base de datos para cada celda con información de riqueza de especies y las variables predictoras. Se utilizaron las 19 variables bioclimáticas del Worldclim (Hijmans et al. 2005) para el periodo 1960-2000 que corresponden a la climatología actual y representan tendencias anuales, extremas y estacionales de la temperatura y precipitación. A partir de las variables bioclimáticas para una serie de eventos climáticos abruptos que ocurrieron durante el Pleistoceno y Holoceno [78] se calculó la velocidad para la temperatura promedio anual y la precipitación anual siguiendo a Sandel et al [45]. De igual forma se incluyó información sobre la evatranspiración actual [79], complejidad topográfica calculada a partir de la elevación [12], altura del dosel [80], tasas de especiación por especie [57] y tiempo evolutivo acumulado como la suma de edades de todas las especies presentes en una celda (modificado de [12]) (Figura 2Reptiles).

Calibración de modelos

Para cada grupo taxonómico se ajustaron una serie de modelos estadísticos con el fin de evaluar su poder explicativo y capacidad predictiva [81]. Se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM), Gradient Boosting Machine (GBM), Random Forest (RF) y Support Vector

Machine (SVM). La capacidad predictiva de todos los modelos se evaluó utilizando una serie de enfoques. Primero estimamos el ajuste de los datos predichos a los datos observados a través de una correlación (Figura 3) usando solo los datos climáticos actuales y del pasado. El modelo con el mejor ajuste es aquel que predice los valores de riqueza más parecidos a los valores observados. Los métodos de aprendizaje automático, particularmente el Random Forest, mostraron la mayor capacidad predictiva y mejor ajuste a los datos (Figura 4).

Proyecciones futuras de biodiversidad

En las figuras 5 a 8 se presentan los resultados de los sesgos de predicción de riqueza de especies actuales en la geografía para cada algoritmo. En general, el modelo ajustado con Random Forest fue el que menor sesgo de predicción de riqueza tuvo para los cuatro grupos de vertebrados examinados (Figura 5-8). En contraste, el modelo ajustado con un GLM fue el que mas error tanto de sobre-predicción y sub-predicción presentó para los cuatro taxones (Figura 5-8). En términos de grupo taxonómico, las aves presentaron errores de predicción mayores y los anfibios los menores.

Las proyecciones futuras de riqueza se examinaron en términos de pérdidas (déficits) y ganancias (superávits) de riqueza para cada celda (Figura 9-16). Los déficits y superávits proyectados de riqueza fueron altamente variables a través de los algoritmos de ajuste de los modelos macroecológicos y los cuatro taxones examinados (Figura 9-16). En la figura 17 se presenta una gráfica de boxplots de déficits proyectados a través de los 14 modelos de circulación general, dos escenarios de emisiones, cuatro algoritmos de ajuste, dos horizontes de tiempo, y cuatro grupos taxonómicos. La fuente de incertidumbre más grande en nuestros modelos macroecológicos es el algoritmo usado para ajustar la riqueza en función de las variables empleadas. Esto coincide con lo encontrado en modelos de nicho ecológico [82, 83]

Desarrollo del software

El software que incluirá el modelo ajustado está en proceso de finalización por parte de nuestro equipo. Se espera tener una versión beta en el primer trimestre del año 2022 que incluirá una interface gráfica y portable para el sistema operativo Windows, y varios controles de configuración por parte del usuario que permitirán generar resultados de experimentos variados definidos por el usuario. Dada la complejidad del software su desarrollo ha tomado más tiempo del previsto y se espera poder acoplarlo de forma satisfactoria a un emulador de proyecciones climáticas desarrollado previamente (AIRCC-Clim; [84]) para diferentes escenarios de emisiones y bajo diferentes GCMS pertenecientes al CMIP5.

Productos derivados del proyecto hasta la fecha

1. Haro, A., Mendoza-Ponce, A., Calderón, O., Velasco, J.A., Estrada, F. 2021. Evaluating risk and possible adaptations to climate change under a socio-ecological system approach. *Frontiers in Climate*, 10 June 2021 <https://doi.org/10.3389/fclim.2021.674693>.
2. Cruz-Elizalde, R., Ramírez-Bautista, A., Lozano, A., Velasco, J. A., Octavio-Aguilar, P., Berriozabal-Islas, C. Sexual size and shape dimorphism in the *Sceloporus scalaris* species

group (Squamata: Phrynosomatidae) from the Transvolcanic Belt of Mexico. Aceptado 02/12/2021. Biological Journal of the Linnean Society.

3. Martínez-Meyer, E and Velasco, J.A. Contemporary climate change impacts on Mexican fauna. Chapter 4.1. En revisión para la propuesta de libro: Mexican Fauna in the Anthropocene.
4. García-Rodríguez, A., Arias, E., Parra-Olea, G., Velasco, J. A. Unraveling the links between environmental heterogeneity, climatic instability and lineage diversification in the bridge of the Americas. En revisión en Evolution.
5. Velasco, J.A., Luna-Aranguré, C., Calderón-Bustamante, O, Mendoza, A., González-Salazar, C, Estrada, F. A macroecological approach to evaluate the relative role of geographical, ecological and socioeconomic drivers of urban biodiversity across Mexican cities. En revisión en Frontiers in Conservation Science.
6. Cisneros-Bernal, A. Y., Rodríguez-Gómez, F., Flores-Villela, O., Fujita, M.K., Velasco, J.A., Fernández, J.A. Phylogeography supports lineages divergence for an endemic rattlesnake (*Crotalus ravus*) of the Neotropical Montane Forest on the Trans-Mexican Volcanic Belt. En revisión en Journal of Biogeography.
7. García-Rodríguez, A., Villalobos, F, Velasco, J.A., Costa, GC. Causes and consequences of the latitudinal variation in amphibian speciation rates. En revisión en Journal of Biogeography.

Productos en preparación hasta la fecha

1. Velasco, J.A., Luna-Aranguré, C., González-Salazar, C., Calderón-Bustamante, O., Estrada, F., Vásquez-Restrepo, J.D., Ibarra-Reyes, A. A., García-Rodríguez, A. Incorporating paleo-climatic dynamics and evolutionary legacy improves spatial predictions of biodiversity at global scale. Para ser sometido a: Nature in Ecology and Evolution.
2. Velasco, J.A., Luna-Aranguré, C., Calderón-Bustamante, O., Estrada, F. *Bio-Impact-MEM*: A tool to explore future biodiversity under climate change and policy scenarios. Para ser sometido a: Methods in Ecology and Evolution.
3. Velasco, J.A., Luna-Aranguré, C., Martínez-Meyer, E. Calderón-Bustamante, O., Estrada, F. Lagged responses to climate change in terrestrial vertebrates assemblages in the Biogeographical Transition Zone. Para ser sometido a: Ecography.

Referencias

- [1] J. H. Brown *et al.*, *Macroecology*. University of Chicago Press, 1995.
- [2] J. H. Brown and B. A. Maurer, “Macroecology: the division of food and space among species on continents,” *Science*, vol. 243, no. 4895, pp. 1145–1150, 1989.
- [3] B. A. Maurer, *Untangling ecological complexity: the macroscopic perspective*. University of Chicago Press, 1999.
- [4] M. Pontarp, L. Bunnefeld, J. S. Cabral, R. S. Etienne, S. A. Fritz, R. Gillespie, C. H. Graham, O. Hagen, F. Hartig, S. Huang, *et al.*, “The latitudinal diversity gradient: novel understanding through mechanistic eco-evolutionary models,” *Trends in ecology & evolution*, vol. 34, no. 3, pp. 211–223, 2019.
- [5] K. L. Evans, P. H. Warren, and K. J. Gaston, “Species–energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms,” *Biological Reviews*, vol. 80, no. 1, pp. 1–25, 2005.
- [6] B. A. Hawkins, R. Field, H. V. Cornell, D. J. Currie, J.-F. Guégan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, E. M. O’Brien, *et al.*, “Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness,” *Ecology*, vol. 84, no. 12, pp. 3105–3117, 2003.
- [7] S. F. Gouveia, J. Hortal, F. A. Cassemiro, T. F. Rangel, and J. A. F. Diniz-Filho, “Nonstationary effects of productivity, seasonality, and historical climate changes on global amphibian diversity,” *Ecography*, vol. 36, no. 1, pp. 104–113, 2013.
- [8] C. Rahbek and G. R. Graves, “Multiscale assessment of patterns of avian species richness,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 98, no. 8, pp. 4534–4539, 2001.
- [9] J. S. Tello and R. D. Stevens, “Multiple environmental determinants of regional species richness and effects of geographic range size,” *Ecography*, vol. 33, no. 4, pp. 796–808, 2010.
- [10] J. A. Velasco, F. Villalobos, J. A. Diniz-Filho, A. C. Algar, O. Flores-Villela, G. Köhler, S. Poe, and E. Martínez-Meyer, “Climatic and evolutionary factors shaping geographical gradients of species richness in anolis lizards,” *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 123, no. 3, pp. 615–627, 2018.
- [11] L. M. Ochoa-Ochoa, N. R. Mejía-Domínguez, J. A. Velasco, K. A. Marske, and C. Rahbek, “Amphibian functional diversity is related to high annual precipitation and low precipitation seasonality in the new world,” *Global Ecology and Biogeography*, vol. 28, no. 9, pp. 1219–1229, 2019.
- [12] A. García-Rodríguez, J. A. Velasco, F. Villalobos, and G. Parra-Olea, “Effects of evolutionary time, speciation rates and local abiotic conditions on the origin and maintenance of amphibian montane diversity,” *Global Ecology and Biogeography*, vol. 30, no. 3, pp. 674–684, 2021.
- [13] A. García-Rodríguez, P. A. Martínez, B. F. Oliveira, J. A. Velasco, R. A. Pyron, and G. C. Costa, “Amphibian speciation rates support a general role of mountains as biodiversity pumps,” *The American Naturalist*, vol. 00, no. 0, pp. 000–000, 2021.

- [14] A. B. García-Andrade, J. D. Carvajal-Quintero, P. A. Tedesco, and F. Villalobos, “Evolutionary and environmental drivers of species richness in poeciliid fishes across the americas,” *Global Ecology and Biogeography*, vol. 30, no. 6, pp. 1245–1257, 2021.
- [15] E. C. Miller and C. Román-Palacios, “Evolutionary time best explains the latitudinal diversity gradient of living freshwater fish diversity,” *Global Ecology and Biogeography*, vol. 30, no. 3, pp. 749–763, 2021.
- [16] L. M. Ochoa-Ochoa, N. R. Mejía-Domínguez, J. A. Velasco, D. Dimitrov, and K. A. Marske, “Dimensions of amphibian alpha diversity in the new world,” *Journal of Biogeography*, vol. 47, no. 11, pp. 2293–2302, 2020.
- [17] J. A. Velasco and J. N. Pinto-Ledezma, “Mapping diversification metrics in macroecological studies: Prospects and challenges,” *bioRxiv*, p. 261867, 2018.
- [18] A. García-Rodríguez, F. Villalobos, J. Velasco, and G. Costa, “Causes and consequences of the latitudinal variation in amphibian speciation rates,” *Under review in Journal of Biogeography*, vol. 00, no. 00, pp. 00–00, 2021.
- [19] N. J. Gotelli, M. J. Anderson, H. T. Arita, A. Chao, R. K. Colwell, S. R. Connolly, D. J. Currie, R. R. Dunn, G. R. Graves, J. L. Green, *et al.*, “Patterns and causes of species richness: a general simulation model for macroecology,” *Ecology letters*, vol. 12, no. 9, pp. 873–886, 2009.
- [20] A. Guisan and C. Rahbek, “Sesam—a new framework integrating macroecological and species distribution models for predicting spatio-temporal patterns of species assemblages,” 2011.
- [21] M. A. Leibold and J. M. Chase, *Metacommunity ecology, volume 59*. Princeton University Press, 2017.
- [22] T. F. Rangel, N. R. Edwards, P. B. Holden, J. A. F. Diniz-Filho, W. D. Gosling, M. T. P. Coelho, F. A. Cassemiro, C. Rahbek, and R. K. Colwell, “Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves,” *Science*, vol. 361, no. 6399, 2018.
- [23] B. Worm and D. P. Tittensor, *A theory of global biodiversity (MPB-60)*. Princeton University Press, 2018.
- [24] S. R. Connolly, S. A. Keith, R. K. Colwell, and C. Rahbek, “Process, mechanism, and modeling in macroecology,” *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 32, no. 11, pp. 835–844, 2017.
- [25] J. S. Cabral, L. Valente, and F. Hartig, “Mechanistic simulation models in macroecology and biogeography: state-of-art and prospects,” *Ecography*, vol. 40, no. 2, pp. 267–280, 2017.
- [26] C. J. Willmott and K. Matsuura, “On the use of dimensioned measures of error to evaluate the performance of spatial interpolators,” *International Journal of Geographical Information Science*, vol. 20, no. 1, pp. 89–102, 2006.
- [27] N. Oreskes, K. Shrader-Frechette, and K. Belitz, “Verification, validation, and confirmation of numerical models in the earth sciences,” *Science*, vol. 263, no. 5147, pp. 641–646, 1994.

- [28] C. Hof, D. M. Dehling, A. Bonn, N. D. Burgess, F. Eigenbrod, M. B. Harfoot, T. Hickler, W. Jetz, E. Marquard, H. M. Pereira, *et al.*, “Macroecology meets ipbes,” *Frontiers of Biogeography*, vol. 7, no. 4, 2015.
- [29] H. M. Pereira, S. Ferrier, M. Walters, G. N. Geller, R. Jongman, R. J. Scholes, M. W. Bruford, N. Brummitt, S. Butchart, A. Cardoso, *et al.*, “Essential biodiversity variables,” *Science*, vol. 339, no. 6117, pp. 277–278, 2013.
- [30] W. Jetz, M. A. McGeoch, R. Guralnick, S. Ferrier, J. Beck, M. J. Costello, M. Fernandez, G. N. Geller, P. Keil, C. Merow, *et al.*, “Essential biodiversity variables for mapping and monitoring species populations,” *Nature ecology & evolution*, vol. 3, no. 4, pp. 539–551, 2019.
- [31] A. C. Algar, H. M. Kharouba, E. R. Young, and J. T. Kerr, “Predicting the future of species diversity: macroecological theory, climate change, and direct tests of alternative forecasting methods,” *Ecography*, vol. 32, no. 1, pp. 22–33, 2009.
- [32] T. Distler, J. G. Schuetz, J. Velásquez-Tibatá, and G. M. Langham, “Stacked species distribution models and macroecological models provide congruent projections of avian species richness under climate change,” *Journal of Biogeography*, vol. 42, no. 5, pp. 976–988, 2015.
- [33] D. J. Harris, S. D. Taylor, and E. P. White, “Forecasting biodiversity in breeding birds using best practices,” *PeerJ*, vol. 6, p. e4278, 2018.
- [34] M. F. Biber, A. Voskamp, A. Niamir, T. Hickler, and C. Hof, “A comparison of macroecological and stacked species distribution models to predict future global terrestrial vertebrate richness,” *Journal of Biogeography*, no. February, pp. 1–16, 2019.
- [35] D. Leclère, M. Obersteiner, M. Barrett, S. H. Butchart, A. Chaudhary, A. De Palma, F. A. DeClerck, M. Di Marco, J. C. Doelman, M. Dürauer, *et al.*, “Bending the curve of terrestrial biodiversity needs an integrated strategy,” *Nature*, vol. 585, no. 7826, pp. 551–556, 2020.
- [36] J. G. Kingsolver and L. B. Buckley, “Evolution of plasticity and adaptive responses to climate change along climate gradients,” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 284, no. 1860, pp. 2–8, 2017.
- [37] O. Hagen, B. Flück, F. Fopp, J. S. Cabral, F. Hartig, M. Pontarp, T. F. Rangel, and L. Pellissier, “gen3sis: A general engine for eco-evolutionary simulations of the processes that shape earth’s biodiversity,” *PLoS Biology*, vol. 19, no. 7, p. e3001340, 2021.
- [38] M. C. Urban, G. Bocedi, A. P. Hendry, J.-B. Mihoub, G. Pe’er, A. Singer, J. Bridle, L. Crozier, L. De Meester, W. Godsoe, *et al.*, “Improving the forecast for biodiversity under climate change,” *Science*, vol. 353, no. 6304, 2016.
- [39] F. Estrada and W. W. Botzen, “Economic impacts and risks of climate change under failure and success of the paris agreement,” *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2021.
- [40] B. C. O’Neill, E. Kriegler, K. Riahi, K. L. Ebi, S. Hallegatte, T. R. Carter, R. Mathur, and D. P. van Vuuren, “A new scenario framework for climate change research: the concept of shared socioeconomic pathways,” *Climatic change*, vol. 122, no. 3, pp. 387–400, 2014.

- [41] T. Newbold, “Future effects of climate and land-use change on terrestrial vertebrate community diversity under different scenarios,” *Proceedings of the Royal Society B*, vol. 285, no. 1881, p. 20180792, 2018.
- [42] IUCN, “The iucn red list of threatened species, version 2020-2. retrieved from <http://www.iucnredlist.org>,” 2020.
- [43] U. Roll, A. Feldman, M. Novosolov, A. Allison, A. M. Bauer, R. Bernard, M. Böhm, F. Castro-Herrera, L. Chirio, B. Collen, G. R. Colli, L. Dabool, I. Das, T. M. Doan, L. L. Grismer, M. Hoogmoed, Y. Itescu, F. Kraus, M. Lebreton, A. Lewin, M. Martins, E. Maza, D. Meirte, Z. T. Nagy, C. D. C. Nogueira, O. S. Pauwels, D. Pincheira-Donoso, G. D. Powney, R. Sindaco, O. J. Tallowin, O. Torres-Carvajal, J. F. Trape, E. Vidan, P. Uetz, P. Wagner, Y. Wang, C. D. L. Orme, R. Grenyer, and S. Meiri, “The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation,” *Nature Ecology and Evolution*, vol. 1, no. 11, pp. 1677–1682, 2017.
- [44] Birdlife International and NatureServe, “Bird species distribution maps of the world, Version 5.0,” 2015.
- [45] B. Sandel, L. Arge, B. Dalsgaard, R. Davies, K. Gaston, W. Sutherland, and J.-C. Svenning, “The influence of late quaternary climate-change velocity on species endemism,” *Science*, vol. 334, no. 6056, pp. 660–664, 2011.
- [46] J.-C. Svenning, W. L. Eiserhardt, S. Normand, A. Ordonez, and B. Sandel, “The influence of paleoclimate on present-day patterns in biodiversity and ecosystems,” *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 46, pp. 551–572, 2015.
- [47] D. J. Currie, G. G. Mittelbach, H. V. Cornell, R. Field, J.-F. Guégan, B. A. Hawkins, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, T. Oberdorff, E. O’Brien, *et al.*, “Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness,” *Ecology letters*, vol. 7, no. 12, pp. 1121–1134, 2004.
- [48] R. Field, B. A. Hawkins, H. V. Cornell, D. J. Currie, J. A. F. Diniz-Filho, J.-F. Guégan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, *et al.*, “Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis,” *Journal of biogeography*, vol. 36, no. 1, pp. 132–147, 2009.
- [49] C. F. Dormann, S. J. Schymanski, J. Cabral, I. Chuine, C. Graham, F. Hartig, M. Kearney, X. Morin, C. Römermann, B. Schröder, *et al.*, “Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy,” *Journal of Biogeography*, vol. 39, no. 12, pp. 2119–2131, 2012.
- [50] A. C. Algar, J. T. Kerr, and D. J. Currie, “A test of metabolic theory as the mechanism underlying broad-scale species-richness gradients,” *Global Ecology and Biogeography*, vol. 16, no. 2, pp. 170–178, 2007.
- [51] D. J. Currie, “Where newton might have taken ecology,” *Global ecology and biogeography*, vol. 28, no. 1, pp. 18–27, 2019.

- [52] J. J. Wiens, “The causes of species richness patterns across space, time, and clades and the role of “ecological limits”,” *The Quarterly Review of Biology*, vol. 86, no. 2, pp. 75–96, 2011.
- [53] S. Nee, E. C. Holmes, R. M. May, and P. H. Harvey, “Extinction rates can be estimated from molecular phylogenies,” *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, vol. 344, no. 1307, pp. 77–82, 1994.
- [54] D. L. Rabosky and I. J. Lovette, “Explosive evolutionary radiations: decreasing speciation or increasing extinction through time?,” *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, vol. 62, no. 8, pp. 1866–1875, 2008.
- [55] H. Morlon, M. D. Potts, and J. B. Plotkin, “Inferring the dynamics of diversification: a coalescent approach,” *PLoS Biol*, vol. 8, no. 9, p. e1000493, 2010.
- [56] D. Moen and H. Morlon, “Why does diversification slow down?,” *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 29, no. 4, pp. 190–197, 2014.
- [57] W. Jetz, G. H. Thomas, J. B. Joy, K. Hartmann, and A. O. Mooers, “The global diversity of birds in space and time,” *Nature*, vol. 491, no. 7424, pp. 444–448, 2012.
- [58] P. O. Title and D. L. Rabosky, “Tip rates, phylogenies and diversification: What are we estimating, and how good are the estimates?,” *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 10, no. 6, pp. 821–834, 2019.
- [59] R. P. Freckleton, A. B. Phillimore, and M. Pagel, “Relating traits to diversification: a simple test,” *The American Naturalist*, vol. 172, no. 1, pp. 102–115, 2008.
- [60] D. L. Rabosky, “Automatic detection of key innovations, rate shifts, and diversity-dependence on phylogenetic trees,” *PloS one*, vol. 9, no. 2, p. e89543, 2014.
- [61] D. L. Rabosky, M. Grudler, C. Anderson, P. Title, J. J. Shi, J. W. Brown, H. Huang, and J. G. Larson, “Bamm tools: an r package for the analysis of evolutionary dynamics on phylogenetic trees,” *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 5, no. 7, pp. 701–707, 2014.
- [62] X. Hua and L. Bromham, “Phylometrics: an r package for detecting macroevolutionary patterns, using phylogenetic metrics and backward tree simulation,” *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 7, no. 7, pp. 806–810, 2016.
- [63] D. Schluter and M. W. Pennell, “Speciation gradients and the distribution of biodiversity,” *Nature*, vol. 546, no. 7656, pp. 48–55, 2017.
- [64] E. R. Pianka, “Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts,” *The American Naturalist*, vol. 100, no. 910, pp. 33–46, 1966.
- [65] G. G. Mittelbach, D. W. Schemske, H. V. Cornell, A. P. Allen, J. M. Brown, M. B. Bush, S. P. Harrison, A. H. Hurlbert, N. Knowlton, H. A. Lessios, *et al.*, “Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography,” *Ecology letters*, vol. 10, no. 4, pp. 315–331, 2007.
- [66] P. V. Fine, “Ecological and evolutionary drivers of geographic variation in species diversity,” *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 46, pp. 369–392, 2015.

- [67] P. R. Stephens and J. J. Wiens, “Explaining species richness from continents to communities: the time-for-speciation effect in emydid turtles,” *The American Naturalist*, vol. 161, no. 1, pp. 112–128, 2003.
- [68] M. Dynesius and R. Jansson, “Evolutionary consequences of changes in species’ geographical distributions driven by milankovitch climate oscillations,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 97, no. 16, pp. 9115–9120, 2000.
- [69] R. Jansson, “Global patterns in endemism explained by past climatic change,” *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, vol. 270, no. 1515, pp. 583–590, 2003.
- [70] E. Martínez-Meyer, A. Townsend Peterson, and W. W. Hargrove, “Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity,” *Global Ecology and Biogeography*, vol. 13, no. 4, pp. 305–314, 2004.
- [71] E. Martínez-Meyer and A. T. Peterson, “Conservatism of ecological niche characteristics in north american plant species over the pleistocene-to-recent transition,” *Journal of Biogeography*, vol. 33, no. 10, pp. 1779–1789, 2006.
- [72] M. B. Araújo, D. Nogués-Bravo, J. A. F. Diniz-Filho, A. M. Haywood, P. J. Valdes, and C. Rahbek, “Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians,” *Ecography*, vol. 31, no. 1, pp. 8–15, 2008.
- [73] A. Blach-Overgaard, W. D. Kissling, J. Dransfield, H. Balslev, and J.-C. Svenning, “Multimillion-year climatic effects on palm species diversity in africa,” *Ecology*, vol. 94, no. 11, pp. 2426–2435, 2013.
- [74] M. Rakotoarinivo, A. Blach-Overgaard, W. J. Baker, J. Dransfield, J. Moat, and J.-C. Svenning, “Palaeo-precipitation is a major determinant of palm species richness patterns across madagascar: a tropical biodiversity hotspot,” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 280, no. 1757, p. 20123048, 2013.
- [75] B. Blonder, B. J. Enquist, B. J. Graae, J. Kattge, B. S. Maitner, N. Morueta-Holme, A. Ordoñez, I. Šímová, J. Singarayer, J.-C. Svenning, *et al.*, “Late quaternary climate legacies in contemporary plant functional composition,” *Global change biology*, vol. 24, no. 10, pp. 4827–4840, 2018.
- [76] S. R. Loarie, P. B. Duffy, H. Hamilton, G. P. Asner, C. B. Field, and D. D. Ackerly, “The velocity of climate change,” *Nature*, vol. 462, no. 7276, pp. 1052–1055, 2009.
- [77] D. A. Fordham, S. C. Brown, T. M. Wigley, and C. Rahbek, “Cradles of diversity are unlikely relics of regional climate stability,” *Current Biology*, vol. 29, no. 10, pp. R356–R357, 2019.
- [78] J. L. Brown, D. J. Hill, A. M. Dolan, A. C. Carnaval, and A. M. Haywood, “Paleoclim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas,” *Scientific data*, vol. 5, no. 1, pp. 1–9, 2018.

- [79] A. Trabucco and R. J. Zomer, “Global aridity index and potential evapotranspiration (et0) climate database v2,” *CGIAR Consort Spat Inf*, 2018.
- [80] M. Simard, N. Pinto, J. B. Fisher, and A. Baccini, “Mapping forest canopy height globally with spaceborne lidar,” *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, vol. 116, no. G4, 2011.
- [81] G. Shmueli *et al.*, “To explain or to predict?,” *Statistical science*, vol. 25, no. 3, pp. 289–310, 2010.
- [82] J. A. F. Diniz-Filho, L. Mauricio Bini, T. Fernando Rangel, R. D. Loyola, C. Hof, D. Nogués-Bravo, and M. B. Araújo, “Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change,” *Ecography*, vol. 32, pp. 897–906, dec 2009.
- [83] W. Thuiller, M. Guéguen, J. Renaud, D. N. Karger, and N. E. Zimmermann, “Uncertainty in ensembles of global biodiversity scenarios,” *Nature Communications*, vol. 10, no. 1, pp. 1–9, 2019.
- [84] F. Estrada, O. Calderón-Bustamante, W. Botzen, J. A. Velasco, and R. S. Tol, “Aircc-clim: a user-friendly tool for generating regional probabilistic climate change scenarios and risk measures,” *arXiv preprint arXiv:2111.01762*, 2021.

Figuras

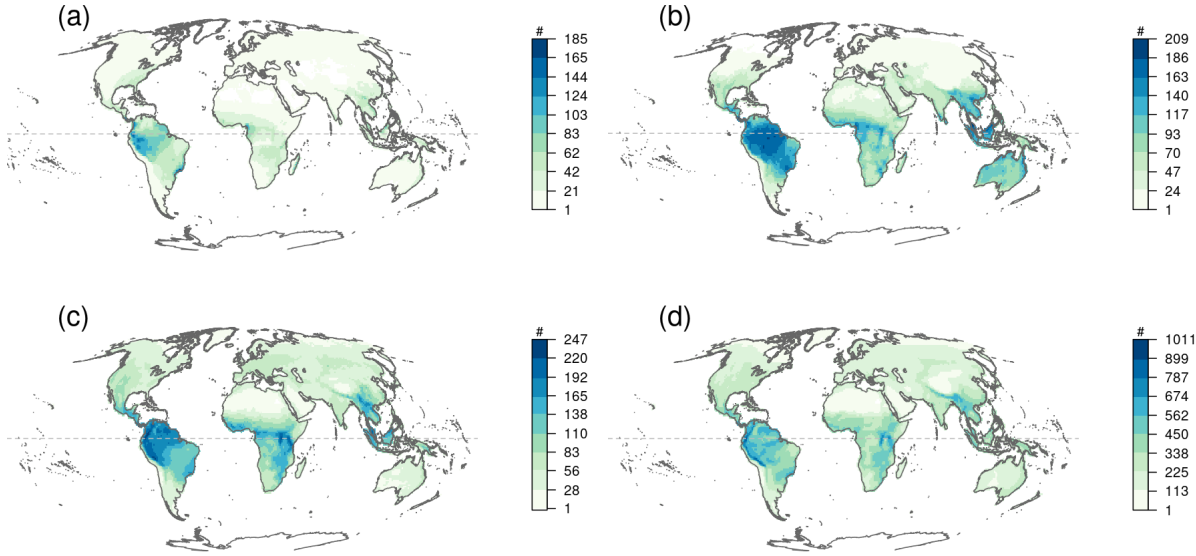


Figura 1: Diversidad taxonómica de los cuatro grupos de vertebrados terrestres.

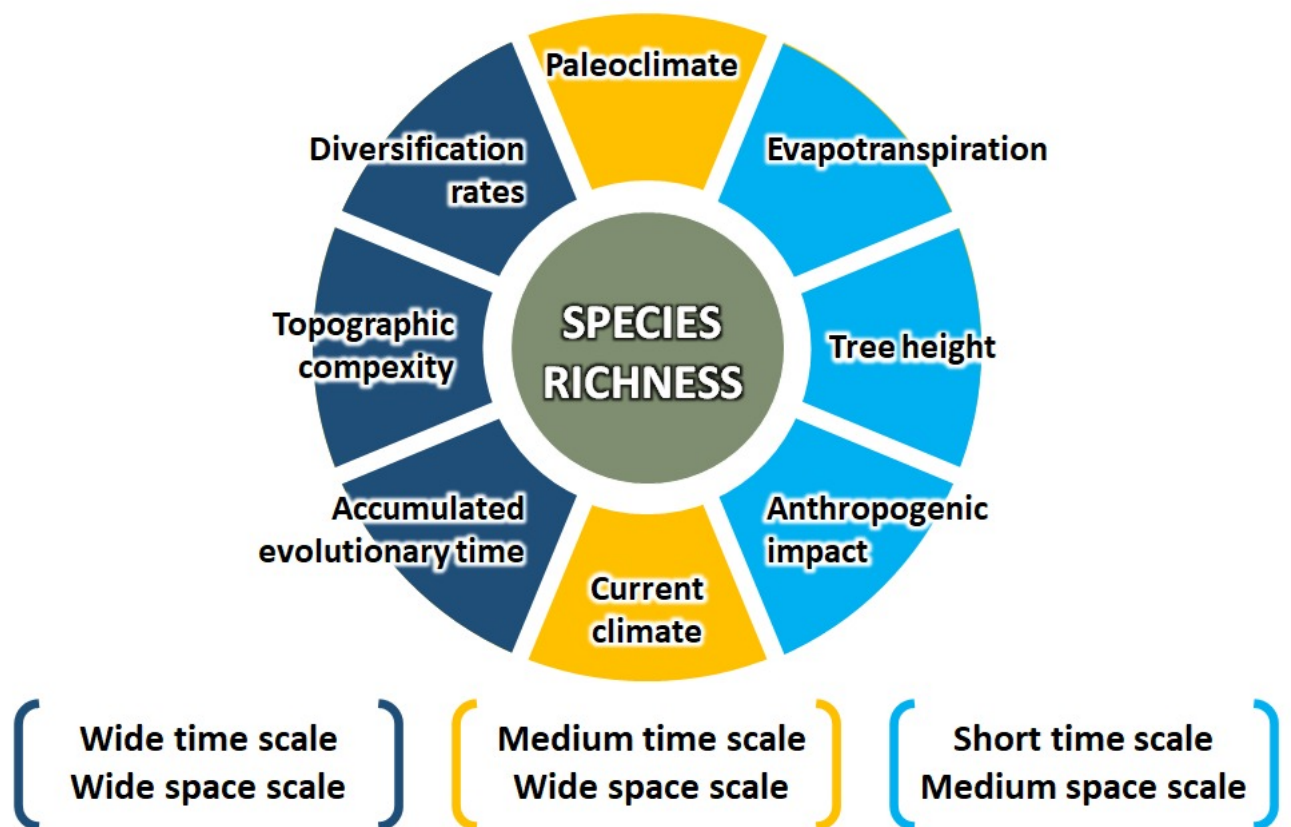


Figura 2: Factores ecológicos y evolutivos que determinan la riqueza de especies en grupos de vertebrados terrestres.

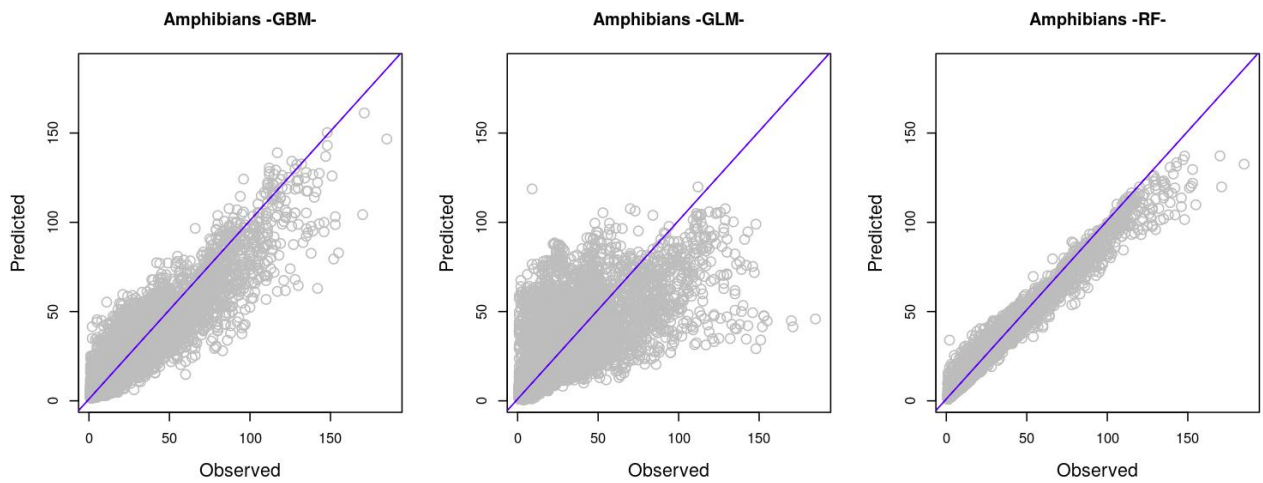


Figura 3: Correlaciones entre los valores observados de riqueza de especies y los valores predichos por cada modelo usando un conjunto de variables climáticas para anfibios a escala global.

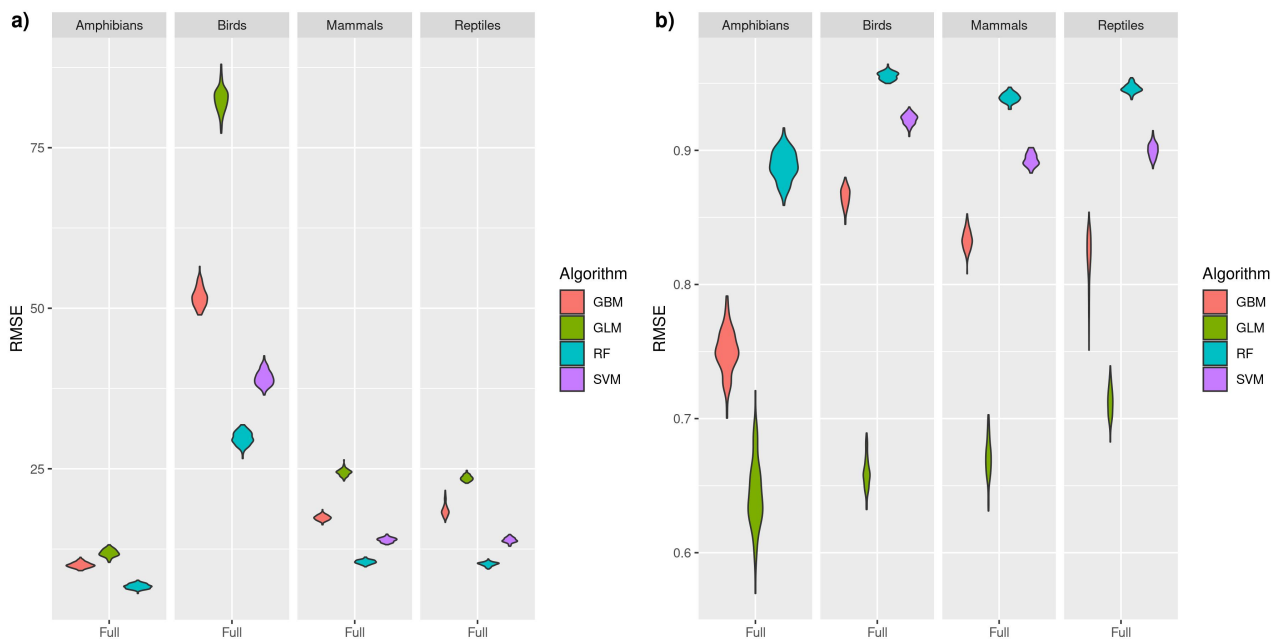


Figura 4: Métricas de validación para evaluar el desempeño predictivo por fuera de la muestra de los diferentes modelos usados para predecir riqueza de especies. R^2 y RMSE para 100 modelos de Random Forest usando una estrategia de validación cruzada 70-30 % para los cuatro grupos de vertebrados a nivel global comparando dos conjuntos de datos.

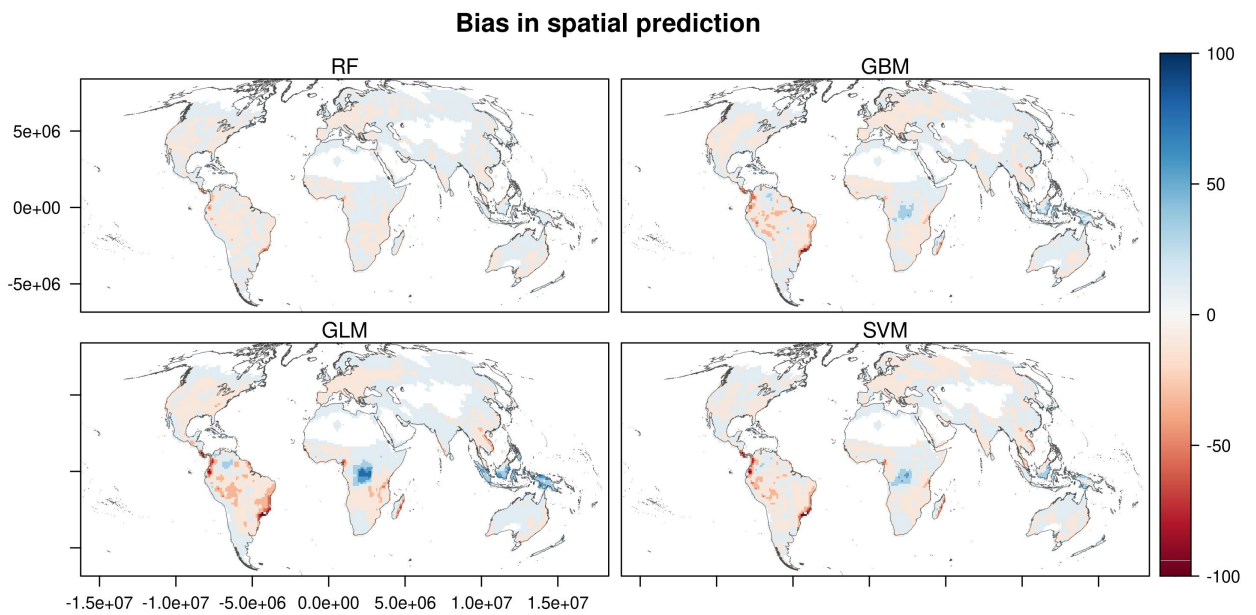


Figura 5: Sesgos de predicción de riqueza de especies actuales para anfibios usando cuatro algoritmos de modelación macroecológica: Random Forest (RF), Gradient boosting machine (GBM), Generalized linear model (GLM), Support vector machine (SVM). Los valores positivos (color azul) indican que el modelo sobre-predice la riqueza de especies observada. Los valores negativos (color rojo) indican que el modelo sub-predice la riqueza de especies observada.

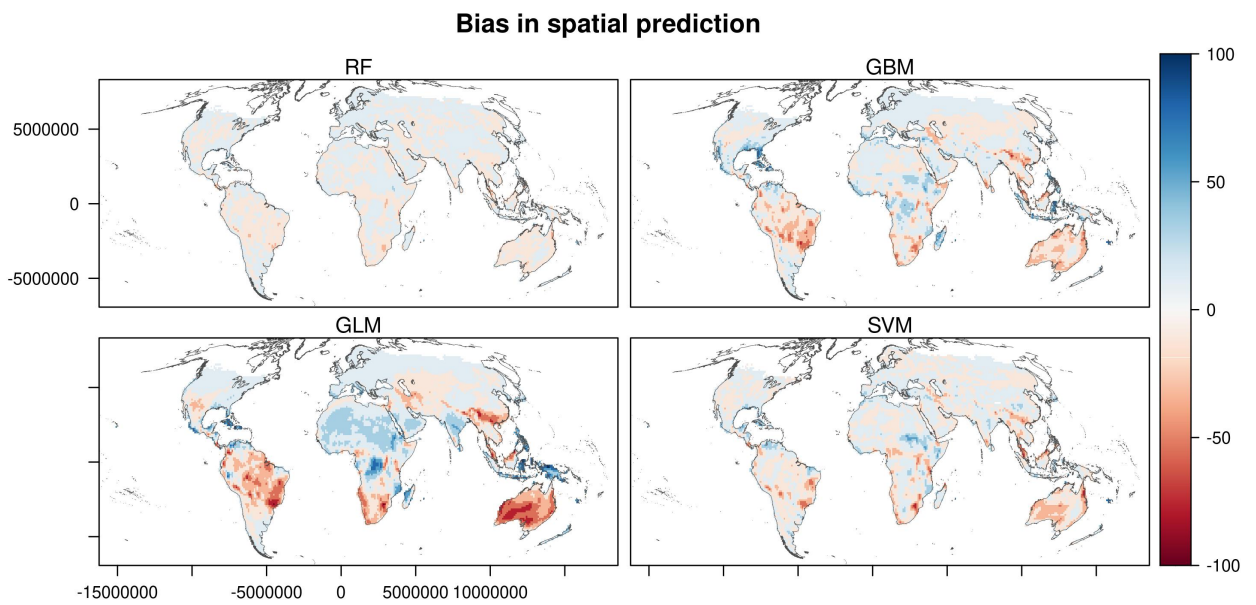


Figura 6: Sesgos de predicción de riqueza de especies actuales para reptiles usando cuatro algoritmos de modelación macroecológica: Random Forest (RF), Gradient boosting machine (GBM), Generalized linear model (GLM), Support vector machine (SVM). Los valores positivos (color azul) indican que el modelo sobre-predice la riqueza de especies observada. Los valores negativos (color rojo) indican que el modelo sub-predice la riqueza de especies observada.

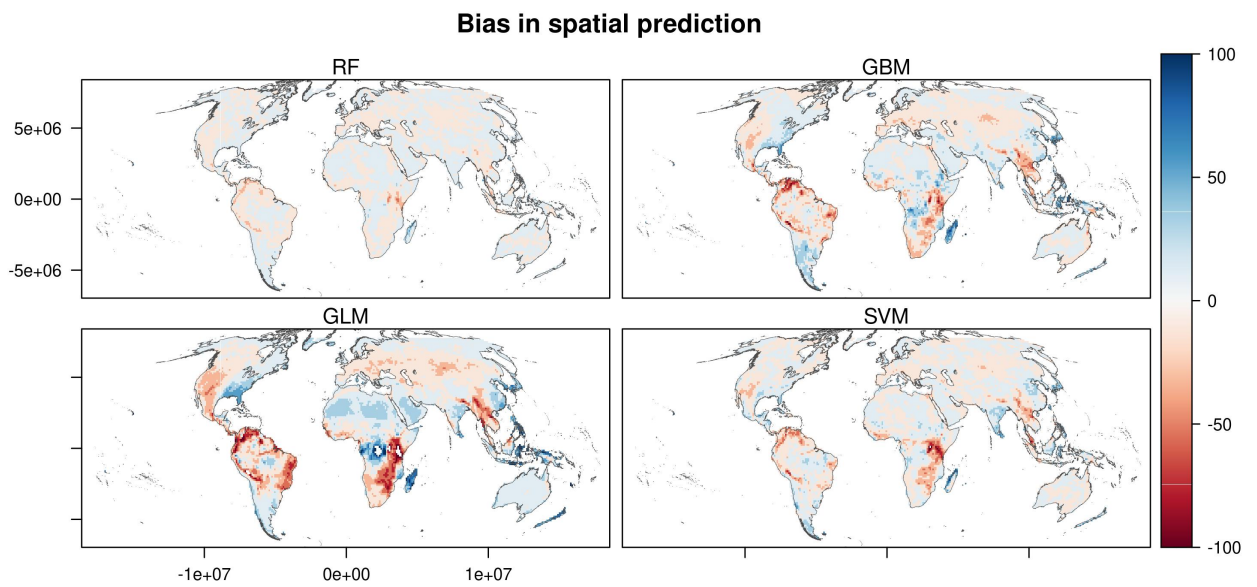


Figura 7: Sesgos de predicción de riqueza de especies actuales para mamíferos usando cuatro algoritmos de modelación macroecológica: Random Forest (RF), Gradient boosting machine (GBM), Generalized linear model (GLM), Support vector machine (SVM). Los valores positivos (color azul) indican que el modelo sobre-predice la riqueza de especies observada. Los valores negativos (color rojo) indican que el modelo sub-predice la riqueza de especies observada.

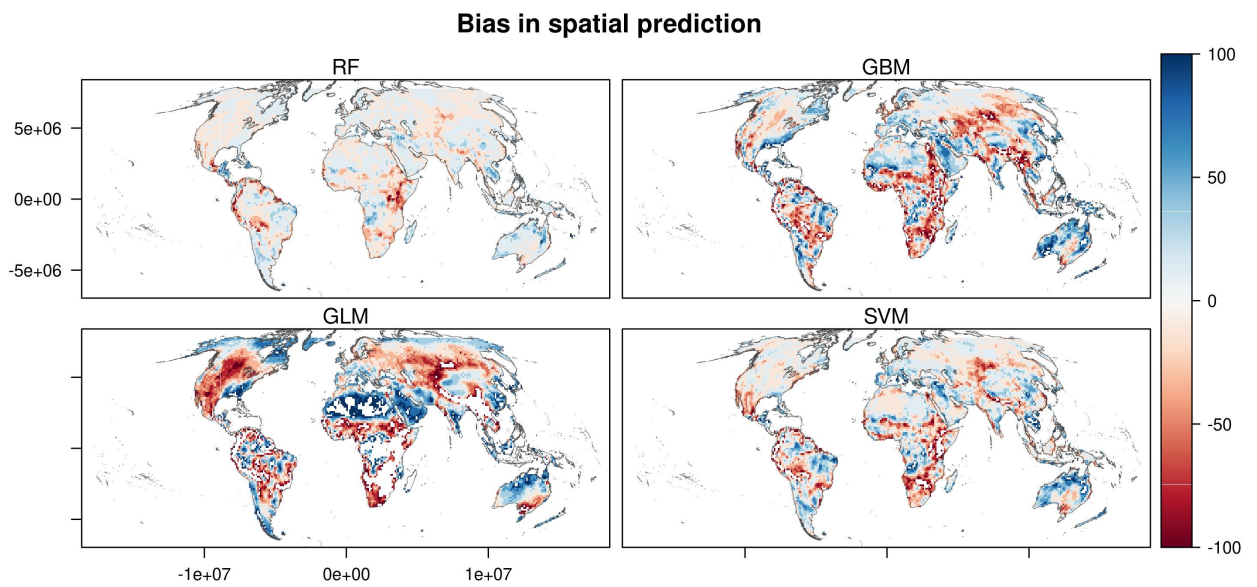


Figura 8: Sesgos de predicción de riqueza de especies actuales para aves usando cuatro algoritmos de modelación macroecológica: Random Forest (RF), Gradient boosting machine (GBM), Generalized linear model (GLM), Support vector machine (SVM). Los valores positivos (color azul) indican que el modelo sobre-predice la riqueza de especies observada. Los valores negativos (color rojo) indican que el modelo sub-predice la riqueza de especies observada.

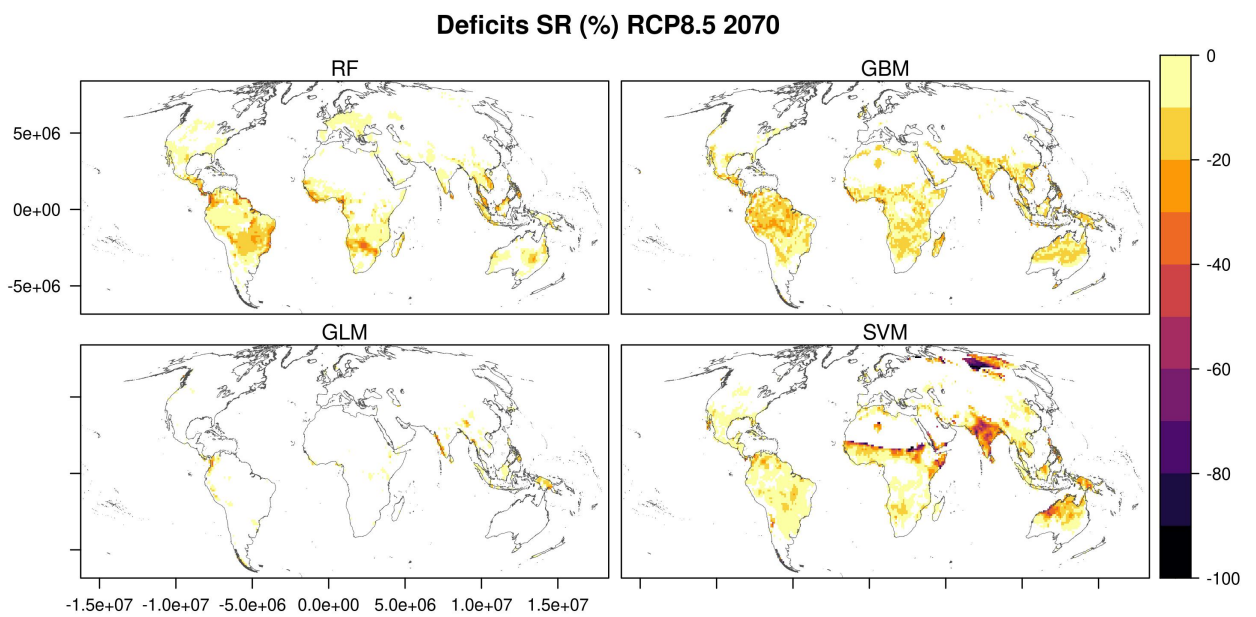


Figura 9: Déficits de riqueza de especies para anfibios expresados en términos porcentuales para un ensamble de 14 modelos de circulación general (GCM) y el escenario de emisiones RCP8.5 proyectado en el 2070. Cada mapa muestra los déficits que son generados a partir de un algoritmo diferente: Random Forest (RF), Gradient boosting machine (GBM), Generalized linear model (GLM), Support vector machine (SVM).

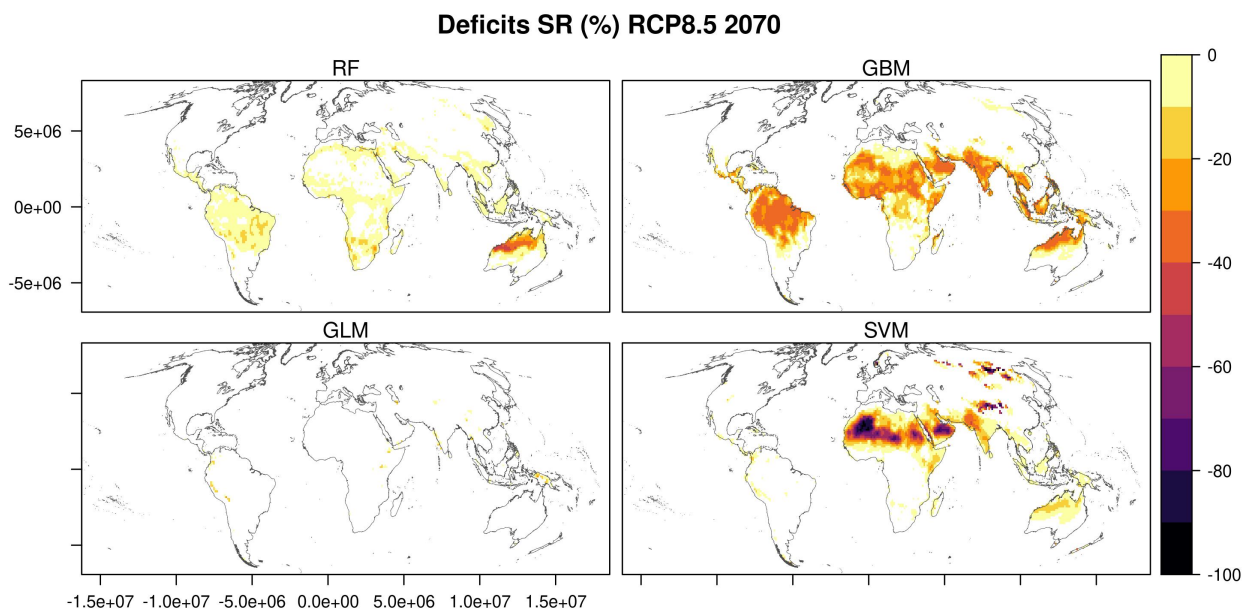


Figura 10: Déficits de riqueza de especies para reptiles expresados en términos porcentuales para un ensamble de 14 modelos de circulación general (GCM) y el escenario de emisiones RCP8.5 proyectado en el 2070. Cada mapa muestra los deficits que son generados a partir de un algoritmo diferente: Random Forest (RF), Gradient boosting machine (GBM), Generalized linear model (GLM), Support vector machine (SVM).

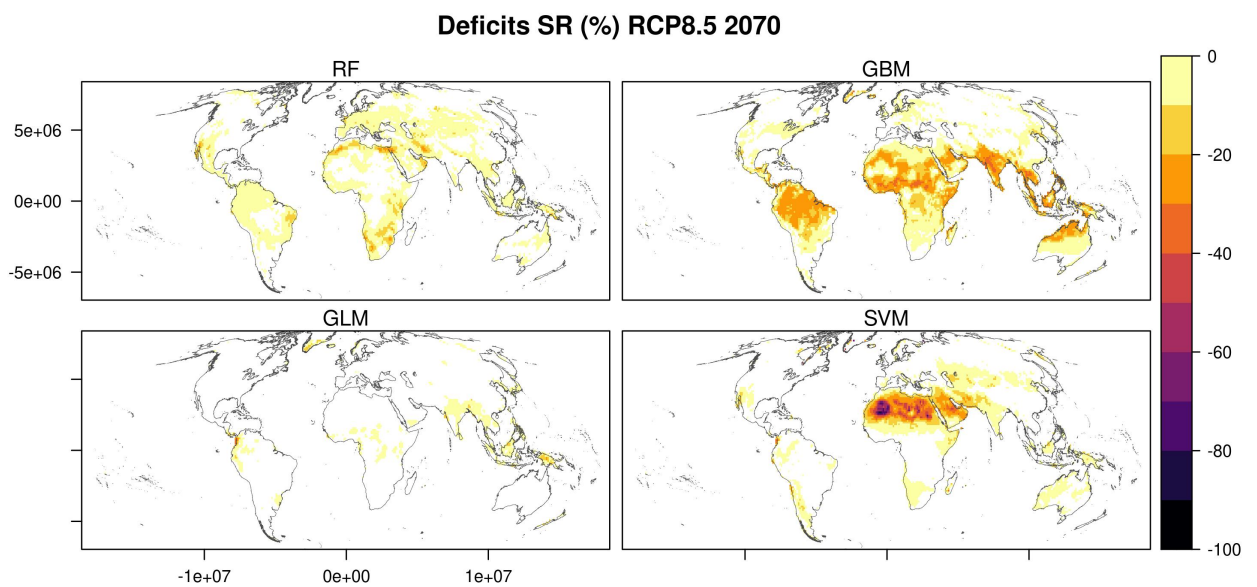


Figura 11: Déficits de riqueza de especies para mamíferos expresados en términos porcentuales para un ensamble de 14 modelos de circulación general (GCM) y el escenario de emisiones RCP8.5 proyectado en el 2070. Cada mapa muestra los déficits que son generados a partir de un algoritmo diferente: Random Forest (RF), Gradient boosting machine (GBM), Generalized linear model (GLM), Support vector machine (SVM).

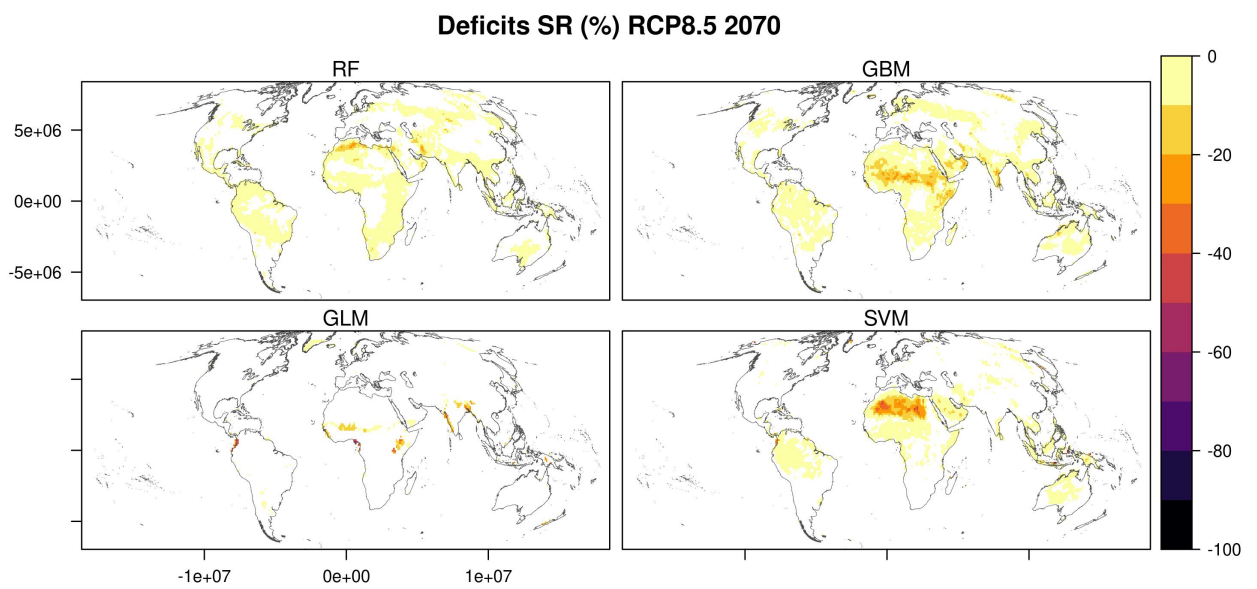


Figura 12: Déficits de riqueza de especies para aves expresados en términos porcentuales para un ensamble de 14 modelos de circulación general (GCM) y el escenario de emisiones RCP8.5 proyectado en el 2070. Cada mapa muestra los déficits que son generados a partir de un algoritmo diferente: Random Forest (RF), Gradient boosting machine (GBM), Generalized linear model (GLM), Support vector machine (SVM).

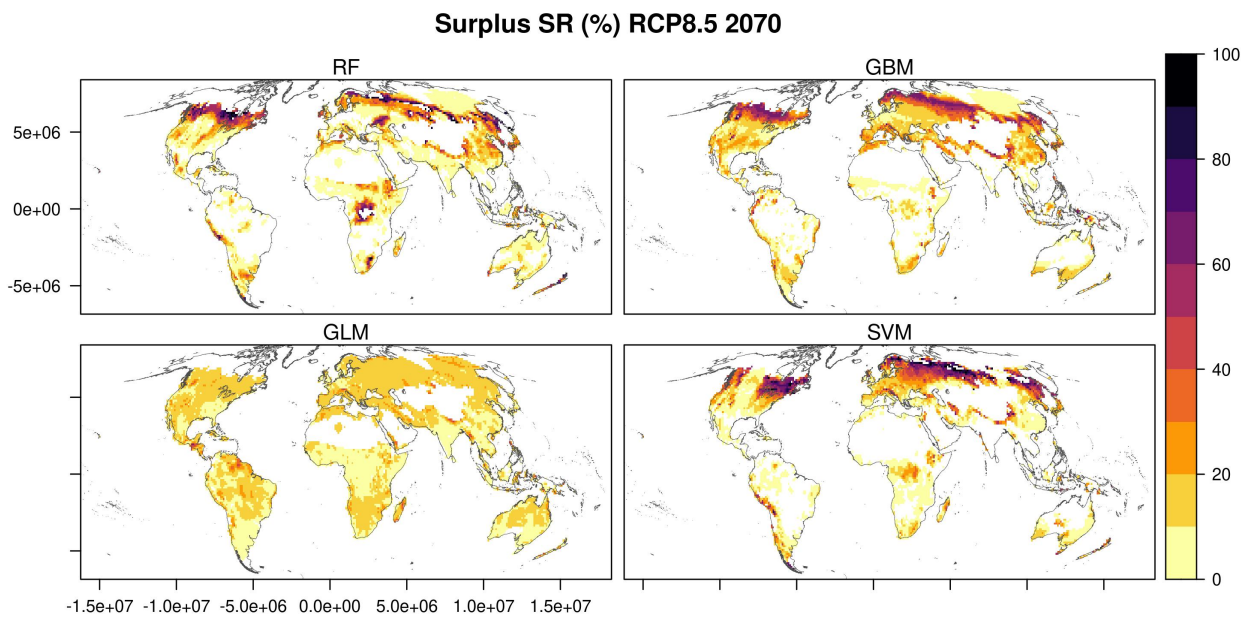


Figura 13: Superávit de riqueza de especies para anfibios expresados en términos porcentuales para un ensamble de 14 modelos de circulación general (GCM) y el escenario de emisiones RCP8.5 proyectado en el 2070. Cada mapa muestra los déficits que son generados a partir de un algoritmo diferente: Random Forest (RF), Gradient boosting machine (GBM), Generalized linear model (GLM), Support vector machine (SVM).

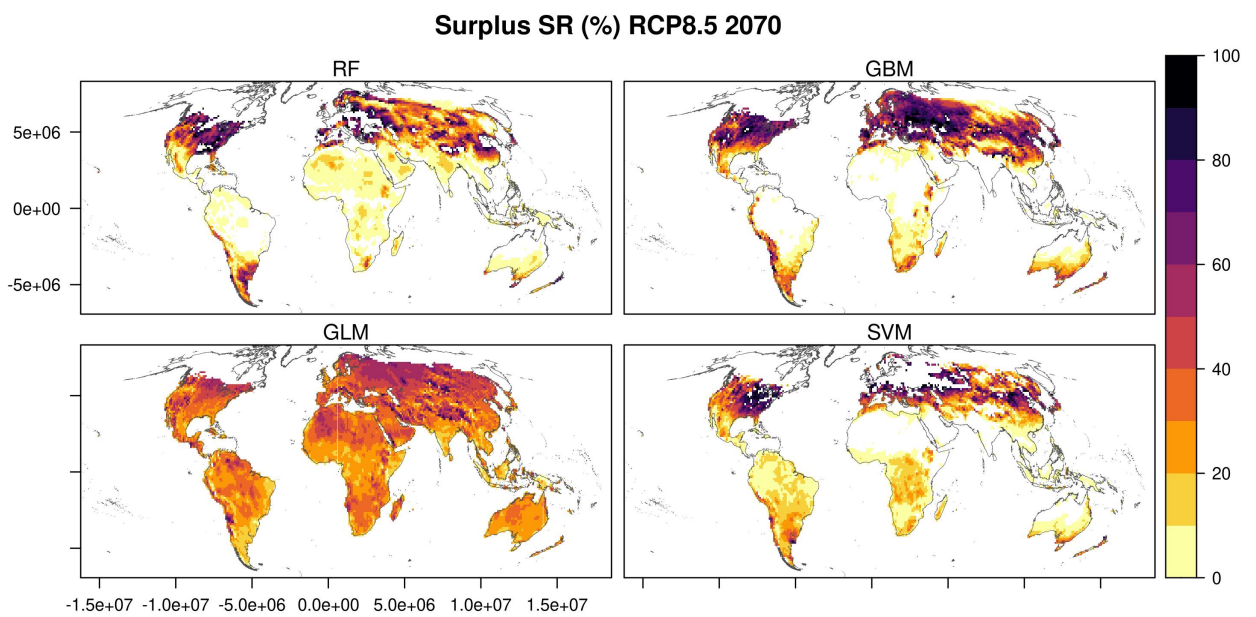


Figura 14: Superávit de riqueza de especies para reptiles expresados en términos porcentuales para un ensamble de 14 modelos de circulación general (GCM) y el escenario de emisiones RCP8.5 proyectado en el 2070. Cada mapa muestra los deficits que son generados a partir de un algoritmo diferente: Random Forest (RF), Gradient boosting machine (GBM), Generalized linear model (GLM), Support vector machine (SVM).

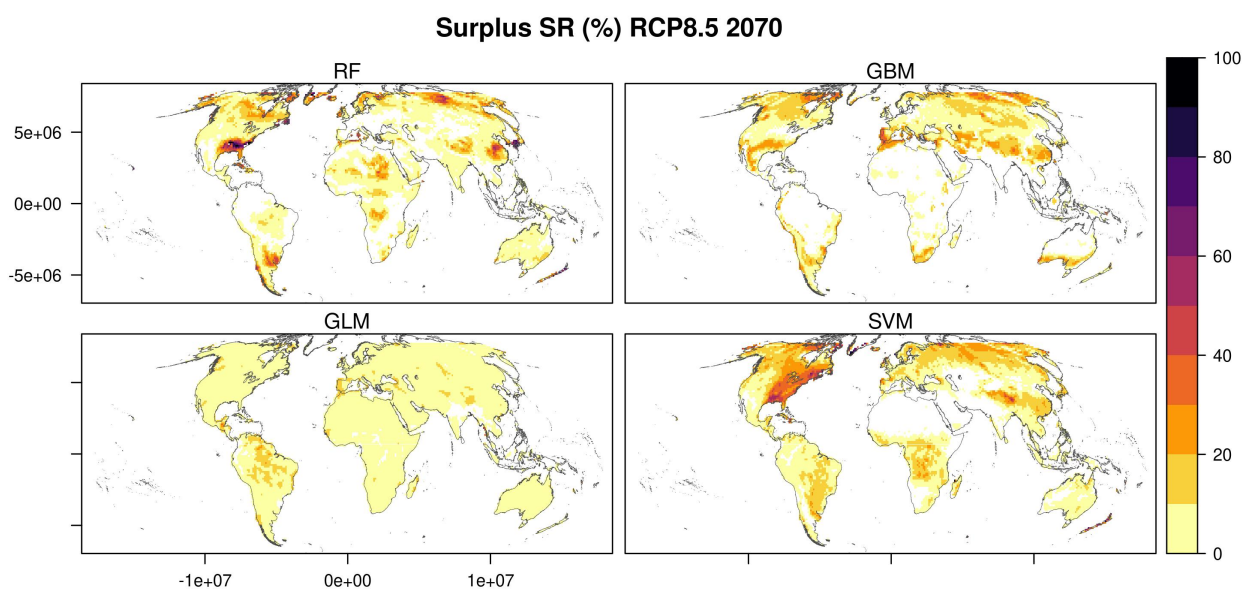


Figura 15: Superávit de riqueza de especies para mamíferos expresados en términos porcentuales para un ensamble de 14 modelos de circulación general (GCM) y el escenario de emisiones RCP8.5 proyectado en el 2070. Cada mapa muestra los déficits que son generados a partir de un algoritmo diferente: Random Forest (RF), Gradient boosting machine (GBM), Generalized linear model (GLM), Support vector machine (SVM).

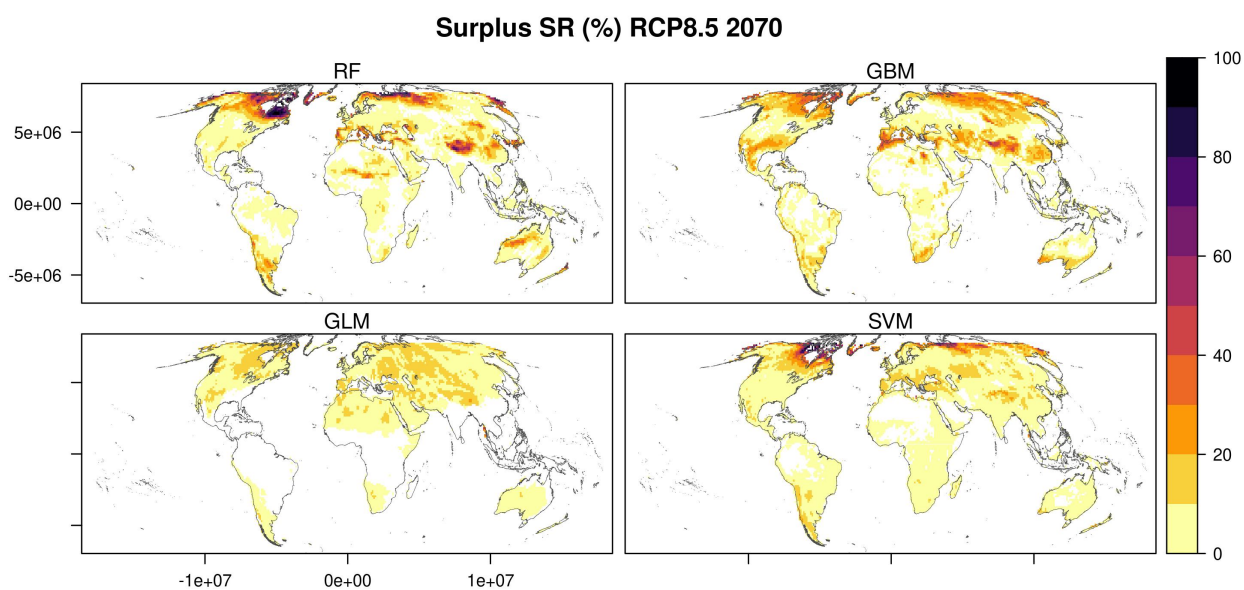


Figura 16: Superávit de riqueza de especies para aves expresados en términos porcentuales para un ensamble de 14 modelos de circulación general (GCM) y el escenario de emisiones RCP8.5 proyectado en el 2070. Cada mapa muestra los déficits que son generados a partir de un algoritmo diferente: Random Forest (RF), Gradient boosting machine (GBM), Generalized linear model (GLM), Support vector machine (SVM).

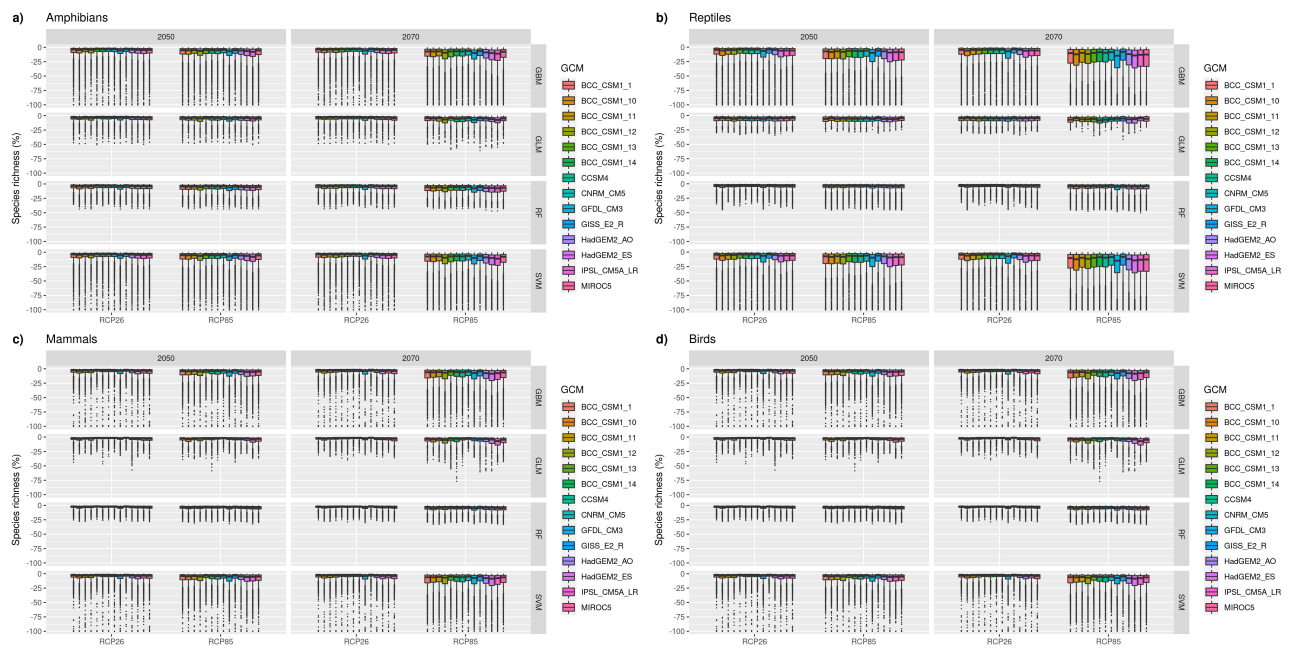


Figura 17: Variación en déficits proyectados de riqueza de especies para los cuatro grupos de vertebrados expresados en términos porcentuales para un ensamble de 14 modelos de circulación general (GCM), dos escenarios de emisiones, cuatro algoritmos de modelación y dos horizontes de tiempo.