

***Dendrocereus nudiflorus* (Cactaceae): pasado, presente y futuro de un anacronismo en peligro de extinción según modelos de nicho climático**

***Dendrocereus nudiflorus* (Cactaceae): past, present and future of an anachronism in extinction risk according to climatic niche modeling**

Duniel Barrios^{1,*} y Carlos A. Mancina²

RESUMEN

Dendrocereus nudiflorus es una especie amenazada de cactus cubano cuyas poblaciones muestran una distribución disyunta y están integradas principalmente por individuos adultos. El conocimiento sobre la ecología de esta especie es muy escaso y las causas naturales de su reducido número de individuos se desconocen. El presente estudio exploró dos hipótesis sobre las causas naturales que pudieron afectar las poblaciones de *D. nudiflorus*, así como, se consideraron dos escenarios futuros para evaluar el posible impacto del cambio climático sobre esta especie e identificar zonas de importancia para su conservación. Mediante la modelación del nicho climático de *D. nudiflorus* se evaluaron los cambios en la extensión y distribución espacial de sus áreas de idoneidad climática en cuatro momentos. Por otra parte, también se exploró el posible papel que pudieron desempeñar *Megalocnus rodens* y *Cyclura nubila* sobre la dispersión de *D. nudiflorus* en base al análisis de la superposición de los modelos paleoclimáticos de ambas especies. Los resultados mostraron una drástica reducción en las áreas de idoneidad climática de *D. nudiflorus* desde el Último Máximo Glacial al Holoceno. De acuerdo a las áreas de idoneidad climática para los posibles dispersores, *C. nubila* debió jugar un papel importante en la dispersión de esta cactácea, mientras que el contraste de los modelos paleoclimáticos entre la cactácea y *M. rodens* muestran poca coincidencia. Aunque para el 2050 *D. nudiflorus* debe permanecer en áreas protegidas, su tendencia es a reducir sus áreas de idoneidad climática. Los resultados apoyan la necesidad de un plan de recuperación para la especie en áreas del Sistema Nacional de Áreas Protegidas.

Palabras clave: áreas de idoneidad climática, cambio climático, *Cyclura nubila*, *Megalocnus rodens*, modelación de distribución, ruptura de interacción

ABSTRACT

Dendrocereus nudiflorus is an endangered species of Cuban cactus primarily composed of adult individuals with disconnected populations. Ecological knowledge of the species is limited and the natural causes of its deteriorated condition are unclear. Herein we evaluate two natural causes hypothesized to affect *D. nudiflorus* populations. Furthermore, we consider two future scenarios to evaluate the possible impact of climate change on this species and to identify important zones for its conservation. Using climatic niche modeling of *D. nudiflorus*, we evaluate changes in the extent and spatial distribution of its climatically suitable areas over four time periods. We further use the overlap analysis of paleoclimatic models of *Megalocnus rodens* and *Cyclura nubila* to explore their suspected roles in the dispersal of *D. nudiflorus*. Results show a drastic reduction in the climatically suitable areas of *D. nudiflorus* from the Last Glacial Maximum to the Holocene. Based on climatically suitable areas for the suspected dispersers, *C. nubila* is thought to play an important role in cactaceae dispersal, while there were few significant overlaps in the paleoclimatic models between *M. rodens* and this cactus. Although *D. nudiflorus* is projected to remain in protected areas through 2050, its tendency is to reduce its climatically suitable areas. The results support the need for a recuperation plan for this cactus species through the National System of Protected Areas.

Keywords: climatically suitable areas, climate change, *Cyclura nubila*, *Megalocnus rodens*, distribution modeling, interactions disruption

Recibido: 25 de abril 2017 **Aceptado:** 5 de agosto 2017

Publicado online 10 de noviembre de 2017. ISSN 2410-5546 RNPS 2372 (DIGITAL) - ISSN 0253-5696 RNPS 0060 (IMPRESA)

INTRODUCCIÓN

Dendrocereus nudiflorus (C. Wright) Britton & Rose es un cactus arborescente que puede alcanzar hasta 7 m de altura y alrededor de 1,5 m de diámetro (Alain 1953, Toledo 1988, Areces 1997). Esta cactácea endémica de Cuba está presente en casi todas las costas secas de la isla (Alain 1953). Sin embargo, a pesar de su amplia distribución, sus poblaciones no son abundantes y es poco frecuente la presencia de individuos juveniles

(Barrios & *al.* 2009), que en general se encuentran asociados a individuos adultos (Toledo 1988). Desde principios del siglo XX autores como Wilson (1911) y Carabia (1937) consideraron la especie escasa. Por otro lado el hecho de que no se conozcan usos por los pobladores en toda la Isla, son evidencias de que el reducido tamaño de las poblaciones de este cactus no es una consecuencia directa de la actividad humana. Sin embargo, en los último 30 años las afectaciones a su hábitat provocadas por el hombre, unido a su tamaño y baja regeneración natural han propiciado que la especie sea considerada En Peligro Crítico de extinción (González-Torres & *al.* 2016).

¹Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana, Carretera El Rocío km 3½, Calabazar, Boyeros, La Habana, Cuba. C.P. 19 230. ²Instituto de Ecología y Sistemática, CITMA. Carretera Varona km 3½, Capdevila, Boyeros, La Habana, Cuba. C.P. 10 800. *Autor para correspondencia (e-mail: duniel.barrios@gmail.com).

Entre los factores más críticos para el mantenimiento de las poblaciones de plantas se encuentran aquellos asociados a las fases de semilla y plántula como son la dispersión (Harper 1977), la germinación (Pérez-Sánchez & *al.* 2011) y el establecimiento (Castillo & Valiente-Banuet 2010). En el caso particular de *Dendrocereus nudiflorus* se han encontrado porcentajes de germinación de sus semillas superiores al 75 % (Toledo 1988, Barrios & *al.* 2009). Esto sugiere que la dispersión de sus semillas hacia sitios adecuados para la supervivencia de las plántulas podría ser un factor importante para explicar la fragmentación y el tamaño reducido de sus poblaciones, así como la escasez de juveniles. Hasta el momento ningún estudio sobre fauna ha reportado el consumo de frutas de *D. nudiflorus*. Los frutos de esta especie se consideran entre los mayores de la familia *Cactaceae* (Cabrera 1935) y pueden alcanzar medio kilogramo de peso y una longitud de 15 cm. Otra característica muy particular de la especie, es la caída de todos los frutos (que son verdes al madurar) bajo la planta madre. Aunque los frutos maduros al caer no tienen olor y son de una consistencia dura, entre la segunda y tercera semana en el suelo la cubierta se torna suave y de un color pardo claro, en cuyo estado los frutos presentan olor a fruta fermentada y son consumidos por insectos.

Dada las características que poseen los frutos de *Dendrocereus nudiflorus* resulta difícil relacionar la dispersión de estos con la actual fauna cubana de dispersores, con la excepción de la iguana cubana (*Cyclura nubila*). Este reptil de gran talla, puede ser considerado un fitófago generalista (González & *al.* 2012) y es bien conocida la importancia que tiene la saurocoria en las islas (Valido 1999, Hartley & *al.* 2000, Olesen & Valido 2003). Otra posible alternativa sería la dispersión de *D. nudiflorus* por perezosos cubanos extintos debido a que estas especies y las características de los frutos de *D. nudiflorus* se ajustan a la hipótesis de Janzen & Martin (1982) y a los resultados obtenidos por Guimarães & *al.* (2008) para especies de plantas del Neotrópico dispersadas por la megafauna extinta. Actualmente existe evidencia de que los perezosos cubanos eran herbívoros (Arredondo & Rodríguez 2014) y según Janzen & Martin (1982) las interacciones planta - dispersor no coevolucionan tan ajustadas como para que la extinción de una conllevara inmediatamente a la extinción de la otra. Esta idea, podría explicar la existencia de poblaciones de *D. nudiflorus* en la actualidad con una distribución más reducida que antes de la extinción de sus principales dispersores.

Por otra parte, si bien la ruptura de interacción planta - dispersor en *Dendrocereus nudiflorus* podría explicar el reducido número de individuos existentes y escasez

de juveniles, la pérdida de condiciones ambientales idóneas podría haber provocado el aislamiento y fragmentación de sus poblaciones a través del territorio cubano. El proceso de desglaciación provocó una reducción en las islas del Caribe incluida el área emergida de Cuba y un incremento de la humedad del clima (Hodell & *al.* 1991, Pajón & *al.* 2001, Iturralde-Vinent 2003), esto último favoreció la expansión de la vegetación mesofítica y la consecuente reducción de la vegetación xerofítica (Curtis & *al.* 2001, Iturralde-Vinent 2005). Este evento probablemente constituyó la principal causa del aislamiento que hoy poseen muchos de los géneros y especies de plantas xerofitas cubanas, entre las que se encuentra *D. nudiflorus*.

En la última década, la modelación del nicho ecológico se ha convertido en una herramienta de uso creciente en ecología y biogeografía (Vaz & *al.* 2015). De manera general, los modelos obtenidos mediante técnicas de correlación, generan representaciones cartográficas de la idoneidad ambiental de las especies, basadas en datos de presencia y variables ambientales que están disponibles en formato de sistemas de información geográfica (Franklin 2010, Peterson & *al.* 2011). Estos modelos han sido empleados para evaluar hipótesis relacionadas con la biología evolutiva (Serra-Varela & *al.* 2015, Loveless & *al.* 2016), la biogeografía (Brown & *al.* 2014), la conservación y los efectos del cambio climático (Anderson 2013, Zank & *al.* 2014, Pacifici 2015). En paleobiología los modelos de nicho brindan estimaciones sobre la distribución de las especies en el pasado (Nogués-Bravo 2009, Varela & *al.* 2010, McGuire & Davis 2013), exploran hipótesis relacionadas con la extinción (Lima-Ribeiro & *al.* 2012, Soto-Centeno & *al.* 2015) y han sido usados para identificar refugios climáticos (Waltari & *al.* 2007).

Se ha señalado que la reducción de hábitats climáticamente idóneos causa reducción en la distribución realizada de las especies, lo que contribuye al decline de su tamaño poblacional y al incremento del riesgo de extinción (Purvis & *al.* 2000, Lima-Ribeiro & *al.* 2012). En el presente estudio se evalúa mediante la modelación del nicho ecológico los cambios en la extensión y distribución espacial de áreas de idoneidad climática de *Dendrocereus nudiflorus*. Nosotros hipotetizamos que la distribución actual y el reducido número poblacional están relacionadas con la disminución de las áreas climáticamente idóneas para la especie desde el Último Máximo Glacial (UMG) hasta el presente. Adicionalmente, el modelo de *D. nudiflorus* fue transferido a escenarios de cambio climático futuros para evaluar el posible impacto de este fenómeno sobre esta especie e identificar zonas de importancia para su conservación. Por último, se explora el posible papel que pudieron desempeñar *Megalocnus rodens* y *Cyclura nubila* sobre

la dispersión de *D. nudiflorus* en base a la superposición de los modelos paleoclimáticos de ambas especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Selección de los registros de presencia

Para el modelado del nicho ecológico de *Dendrocereus nudiflorus*, *Megalocnus rodens* y *Cyclura nubila* se compilieron registros de localidades geo-referenciadas obtenidas en el campo, publicaciones científicas, materiales de herbarios y colecciones zoológicas. Silva (2007) y Rodríguez-Schettino & al. (2013) publicaron el sumario con la mayoría de las localidades conocidas para *M. rodens* y *C. nubila* respectivamente. Las coordenadas geográficas no tomadas *in situ*, se obtuvieron con la ayuda de mapas cartográficos digitalizados 1: 50 000 proyectados con el Datum WGS 1984.

Se realizó el filtrado espacial de las localidades debido a que sesgos en el espacio geográfico podrían generar modelos con una sobre representación de las condiciones climáticas asociadas a regiones con mayor concentración de registros de presencia (Veloz 2009, Boria & al. 2014). Para el filtrado se eliminaron aleatoriamente localidades cercanas menores a 10 km lineales. A pesar que este valor es arbitrario, se consideró que esta distancia podría ser suficiente para incrementar la independencia espacial de los puntos de presencia de las tres especies. El filtrado se realizó con el paquete “*spThin*” (Aiello-Lammens & al. 2015) sobre R 3.2.2 (R CoreTeam 2015). Después del filtrado se emplearon para obtener los modelos 22, 73 y 113 puntos de presencia de *D. nudiflorus*, *M. rodens* y *C. nubila* respectivamente (Figura 1).

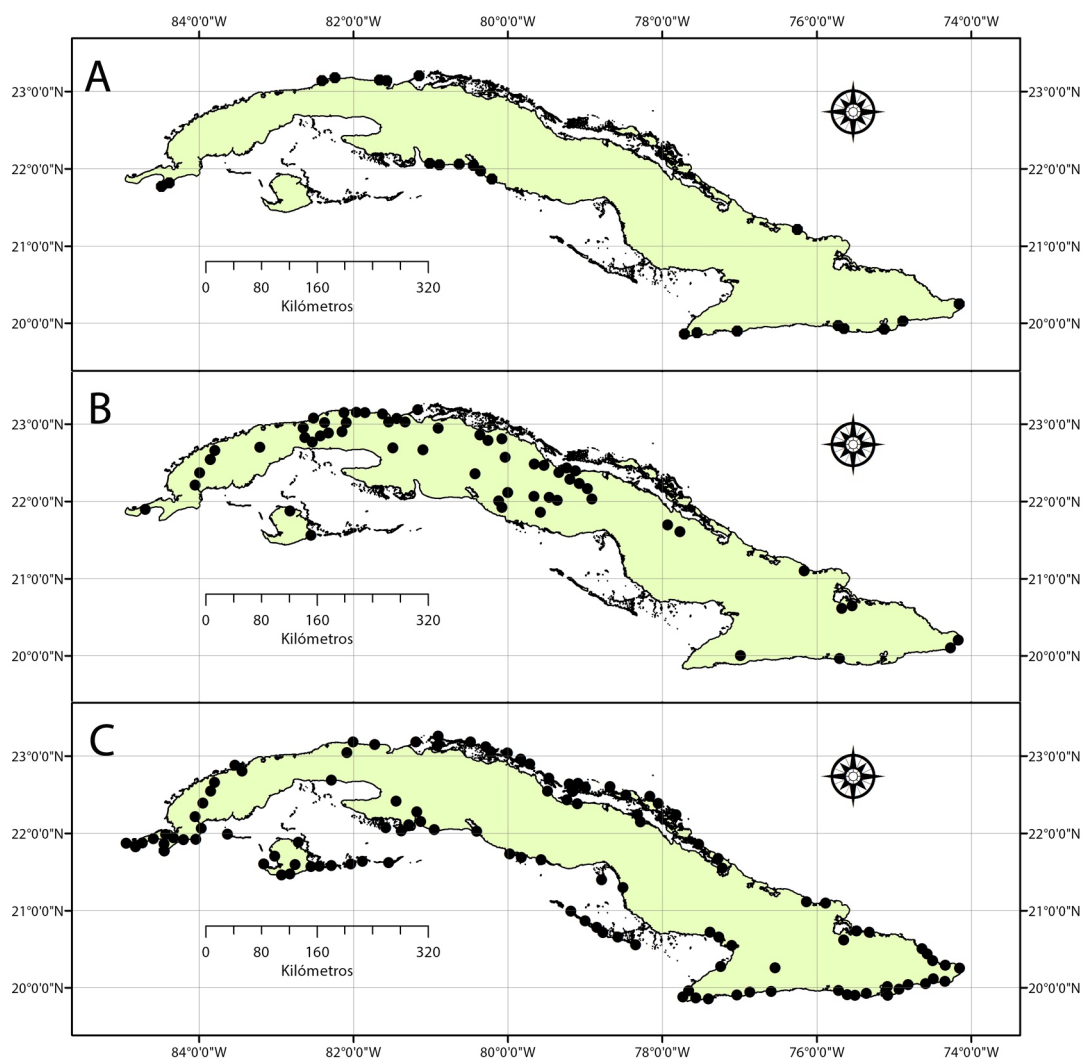


Fig. 1. Distribución de los puntos de presencia utilizados para la modelación del nicho climático de *Dendrocereus nudiflorus* (A), *Megalocnus rodens* (B) y *Cyclura nubila* (C).

Fig. 1. Distribution of presence points used in the climatic niche modeling of *Dendrocereus nudiflorus* (A), *Megalocnus rodens* (B) and *Cyclura nubila* (C).

Escenarios y variables climáticas

Para caracterizar el nicho ecológico de las tres especies se emplearon ensambles de modelos de circulación general (MCG) que brindan simulaciones climáticas de las diferentes etapas analizadas. De manera general, los MCGs son representaciones matemáticas de los procesos físicos que operan en la atmósfera, el océano, la criósfera y la superficie terrestre, los que son ampliamente empleados como predictores en los modelos de nicho ecológico para explorar cambios en la distribución del nicho de las especies como consecuencia de los cambios del clima (McGuffie & Henderson-Sellers 2014, Lima-Ribeiro & al. 2015). Para el Último Máximo Glacial (-20 000 años) se emplearon: MIROC-ESM, MPI-ESM-P y CCSM4 y para el Holoceno medio (-6 000 años): BCC-CSM1-1, HadGEM2-CC, MIROC-ESM y MPI-ESM-P. Para predecir los cambios en escenarios de cambio climático en el futuro (2050) se emplearon nueve MCGs: BCC-CSM1-1, CCSM4, CNRM-CM5, HadGEM2-ES, MIROC5, MPI-ESM-LR, MRI-CGCM3, GISS-E2-R, NorESM1-M. Para cada MCG del futuro se emplearon dos valores de forzamiento radiativo (2,6 y 8,5 W/m²) que representan los dos escenarios extremos (8,5 representa el peor escenario) de la posible concentración de gases efectos invernadero en el clima futuro (Moss & al. 2010). Como variables predictivas del pasado, presente y futuro se emplearon 19 variables bioclimáticas, las que fueron descargadas de la base de datos WorldClim (www.worldclim.com). Para la latitud donde se encuentra el archipiélago cubano, las variables del Último Máximo Glacial se obtuvieron con una resolución espacial de 1 pixel \approx 18,06 km² y las del Holoceno medio, actual y del futuro 1 pixel \approx 0,85 km².

Modelación del nicho climático y proyección de modelos

Se utilizaron modelos correlativos de nicho ecológico que relacionan las condiciones ambientales (variables climáticas) con los datos de presencia, empleando el algoritmo de máxima entropía implementado en el programa Maxent 3.3.3k (Phillips & al. 2006, www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/). Este algoritmo solo usa registros de presencia y genera modelos de elevada predictibilidad, aún con pocos registros (Elith & al. 2011). Se usaron los parámetros por defecto del programa (número máximo de iteraciones = 500, umbral de convergencia = 0,00001, número máximo de puntos de *background* = 10000), excepto que se utilizó un valor de regularización = 2, para reducir el sobre ajuste de los modelos y no se aplicó extrapolación, lo que evita que el programa extrapole más allá de los valores extremos de las variables bioclimáticas durante la calibración de los modelos (Elith & al. 2011). Del total de puntos de presencia de cada especie se empleó el 75 % para calibrar y el 25 % para validar los modelos. El tipo de replicación empleada fue el *bootstrap*, la que es recomendada cuando se modela con pocos puntos de presencia (Phillips & Dudík 2008).

Para la selección de las variables primero se corrieron 10 réplicas del modelo de cada especie para identificar las variables de mayor importancia mediante pruebas de *Jackknife* (implementada en el programa Maxent). De esta forma se identificaron aquellas que aportaron mayor ganancia a la calibración. Posteriormente se eliminaron las variables bioclimáticas que mostraron altos valores del coeficiente de correlación de Pearson $|r| > 0,85$ dándoles prioridad a aquellas que aportaron mayor ganancia a los modelos. Para cada especie se seleccionaron seis variables (Tabla I), el empleo

TABLA I

Variables usadas para la modelación y su porcentaje de contribución al modelo de nicho climático de las tres especies analizadas

TABLE I

Variables used for modeling and their percentage contribution to the climatic niche model for the three species analyzed

Variables climáticas	<i>Dendrocereus nudiflorus</i>	<i>Megalocnus rodens</i>	<i>Cyclura nubila</i>
Temperatura media anual (bio 1)			4,7
Temperatura media del rango diurno (bio 2)		5,6	28,2
Estacionalidad de la temperatura (bio 4)		32,4	17,3
Temperatura máxima del mes más cálido (bio 5)	7,5		
Temperatura mínima del mes más frío (bio 6)	49,2		24,0
Rango anual de temperatura (bio 7)	20,3		
Temperatura media del trimestre más frío (bio 11)		6,0	
Precipitación media anual (bio 12)	20,0	0,9	15,7
Precipitación del mes más húmedo (bio 13)	0,8		
Precipitación del mes más seco (bio 14)	2,2		
Precipitación del trimestre más seco (bio 17)		46,2	
Precipitación del trimestre más cálido (bio 18)		8,9	10,0

de un mayor número de variables podría limitar la transferibilidad e incrementar el sobre ajuste de los modelos (Peterson & *al.* 2011). Para la construcción de los modelos finales se obtuvieron 50 réplicas. Los modelos se evaluaron mediante el área bajo la curva (AUC) de la Curva Característica Operativa del Receptor (ROC) de los datos de calibración. Este índice varía entre 0 y 1, valores inferiores a 0,5 significan que el valor predictivo de los modelos no es superior que el esperado por el azar; valores de AUC superiores a 0,7 se consideran modelos con buen desempeño (Peterson & *al.* 2011).

Se utilizó el umbral de “*minimum training presence*” para discriminar las áreas de idoneidad climática. Este umbral es el valor mínimo que es capaz de predecir adecuadamente todos los registros de presencia utilizados para la calibración del modelo (Liu & *al.* 2005, Radosavljevic & Anderson 2014). También, se utilizó la salida logística de Maxent (modelo continuo) y mediante el sistema de información geográfica ArcGIS v. 10.2 (ESRI, Redlands) y se aplicó el valor umbral para convertir el modelo en un mapa binario de áreas idóneas - no idóneas. Los modelos de nicho ecológico de *Dendrocereus nudiflorus* y *Cyclura nubila* fueron calibrados con los valores de las variables en el periodo actual (1950-2000) y proyectados a los escenarios del pasado. En el caso de *Megalocnus rodens* el modelo fue calibrado con los valores del Holoceno medio. El análisis de los escenarios para Cuba indican que el clima del Holoceno medio fue ligeramente más frío (diferencia media $-0,3 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$) y húmedo (diferencia media de la precipitación media anual $88,6 \pm 47,2$ mm) que en la actualidad. Los restos fósiles de *M. rodens* son abundantes y su distribución en el archipiélago cubano (Figura 1B) sugiere que este perezoso gigante debió tener una amplia distribución durante la transición Pleistoceno-Holoceno; el fechado más tardío de *M. rodens* reveló una edad de 4190 ± 40 años antes del presente (MacPhee & *al.* 2007). En este trabajo asumimos que los valores del Holoceno medio podrían describir mejor la tolerancia climática de la especie que los del presente.

Los modelos de las tres especies fueron proyectados en escenarios del pasado y en el caso de *Dendrocereus nudiflorus* se utilizaron escenarios de cambio climático futuro. En este estudio los resultados de las proyecciones fueron resumidos como la media del valor de idoneidad entre todos los MCG de un periodo dado. El empleo de ensambles de MCGs, tanto de escenarios pasados como del futuro, podría reducir las discrepancias en variables climáticas entre MCG y reducir las incertidumbre en los modelos (Araújo & New 2006, Varela & *al.* 2015). Mediante la herramienta de “álgebra de mapas” de ArcGIS v.10.2 se calcularon

los cambios en la distribución espacial de las áreas climáticamente idóneas y utilizando el mapa vectorial del Sistema Nacional de Áreas protegidas (CNAP 2013) se estimó la extensión de las áreas idóneas dentro de los límites de las áreas protegidas, tanto en la actualidad como en los escenarios de cambio climático.

De los mapas obtenidos con las áreas de idoneidad climática se calcularon las extensiones para cada periodo teniendo en cuenta la resolución espacial de cada modelo. El efecto del cambio climático sobre la distribución de *Dendrocereus nudiflorus* se estimó en base a dos índices: el OI (índice de superposición) $OI = o/m$ y el RRS (tamaño de extensión relativa), el cual se calcula dependiendo del tamaño del área actual y pasado. Cuando el área actual es mayor que en el pasado el $RRS = c/m - 1$, para un área actual menor que el pasado $RRS = -1 \times [m/c - 1]$. Donde m es la distribución en las condiciones actuales del clima, c la distribución en las condiciones pasadas del clima y o es la superposición entre la distribución de las condiciones actuales y pasadas del clima (Hijmans & Graham 2006). El RRS estima la magnitud y direccionalidad del cambio en la distribución de las áreas; un valor positivo de RRS indica que la distribución pasada fue mayor a la actual, un valor negativo indica lo contrario, mientras que cero indica que no ocurrió ningún cambio. Por otra parte, el OI se determinó para evaluar las áreas que quedaron estables entre la distribución presente y la pasada de acuerdo a Hijmans & Graham (2006).

RESULTADOS

Los modelos de nicho ecológico de las tres especies analizadas tuvieron valores de AUC de calibración superior a 0,83 y de prueba de 0,78 (Tabla II), lo que indica modelos con buen poder discriminativo para los datos de calibración y prueba. El índice RRS revela que existió una contracción en las áreas de idoneidad climática de *Dendrocereus nudiflorus* desde el Último Máximo Glacial (UMG) al presente (Tabla III). En la transición del UMG al Holoceno medio (Ho) las áreas idóneas se redujeron en 72 %; durante esta transición 26 421 km² de estas áreas quedaron sumergidas producto de la desglaciación (Figura 2 A y B). Sin embargo, durante la transición UMG-Ho aparecieron áreas nuevas, entre las que se destacan por su extensión: la Península de Guanahacabibes, el centro de la Isla de la Juventud, las costas norte de La Habana, Las Tunas y Banes-Gibara-Caletones, así como, el valle que rodea la bahía de Guantánamo (Figura 2B). Del Holoceno a la actualidad las áreas de idoneidad climática de *D. nudiflorus* se extendieron (Figura 2C), aunque respecto al UMG siguieron siendo menores (Tabla III). La estabilidad (OI) de las áreas de idoneidad climática predichas para cada periodo, a excepción del Holoceno, fue inferior al 50 % (Tabla III).

TABLA II

Desempeño de los modelos de nicho climático para las tres especies estudiadas

Para cada especie se brinda el valor umbral de mínimo valor de presencia de entrenamiento (*minimum training presence threshold*) y los valores del área bajo la curva (AUC) de calibración (AUCc) y de prueba (AUCp).

TABLE II

Climatic niche models performance for the three species studied

The values listed for each species include the minimum training presence threshold and the area under the curve (AUC) for the calibration (AUCc) and test curves (AUCp).

Especie	Umbral	AUCc	AUCp
<i>Dendrocereus nudiflorus</i>	0,243	0,924 ± 0,031	0,852 ± 0,067
<i>Megalocnus rodens</i>	0,218	0,834 ± 0,021	0,787 ± 0,048
<i>Cyclura nubila</i>	0,057	0,873 ± 0,018	0,827 ± 0,056

TABLA III

Índice de superposición (OI) y tamaño de extensión relativa (RRS) del nicho climático de *Dendrocereus nudiflorus* desde el Último Máximo Glacial (UMG) al futuro (2050), incluido el Holoceno medio (Ho) y la actualidad (Act)

Para el clima futuro (año 2050) se emplearon dos escenarios extremos de forzamiento radiativo: 2,6 W/m² y 8,5 W/m². Valores de RRS positivos indican una contracción en el rango de distribución de la especie, mientras que valores negativos refieren una expansión.

TABLE III

Overlap index (OI) and relative range size (RRS) for the climatic niche of *Dendrocereus nudiflorus* from the Last Glacial Maximum (UMG) to the future (2050), passing through the mid Holocene (Ho) and the present (Act)

Two extreme radiative forcing scenarios were employed for the future climate (2050): 2.6 W/m² and 8.5 W/m². Positive RRS values indicate a decrease in the species distribution range, while negative values indicate an expansion.

Índices	UMG-Ho	Ho-Act	UMG-Act	Act-F2,6	Act-F8,5
OI	0,54	0,38	0,47	0,41	0,17
RRS	0,72	-0,61	0,27	0,50	0,68

Bajo los dos escenarios de cambio climático para 2050 los modelos predicen una reducción, como mínimo de la mitad, de los 33 760 km² de áreas climáticamente idóneas actuales de *Dendrocereus nudiflorus* (Tabla III). Bajo el escenario más conservador (2,6 W/m² de forzamiento radiativo) *D. nudiflorus* tendrá un área de nicho climático de 16 941 km² con 26,4 % de estas áreas incluidas dentro del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP); en este escenario se mantienen condi-

ciones climáticamente idóneas en la mayoría de las áreas existentes, con la excepción de las correspondientes a las subpoblaciones de Punta Guanos a Varadero y costa sur de Matanzas (Figura 3A). Por otra parte, bajo el escenario más catastrófico (8,5 W/m² de forzamiento radiativo) la especie tendrá un área de ocupación potencial de 10 847 km² con 37,6 % incluidas dentro de los límites actuales del SNAP, y se proyecta que desaparezcan condiciones idóneas para su supervivencia en las áreas correspondientes a las subpoblaciones de Punta Guanos a Varadero, las del sur de Matanzas y Cienfuegos, y la mayor parte de las áreas de la costa de Banes-Gibara-Caletones (Figura 3B). Bajo este escenario de forzamiento extremo en cuanto a la concentración de gases de efecto invernadero, la reducción de áreas idóneas muestra valores similares a lo ocurrido durante la transición UMG al Ho (Tabla III). En ambos escenarios futuros se observan zonas de expansión potencial en la región más oriental de la Isla; no obstante, debería tratarse con reserva dado la baja capacidad de dispersión y regeneración actual de este cactus.

Basado en la superposición espacial de las áreas de distribución potencial de *Dendrocereus nudiflorus* y *Megalocnus rodens* durante el Último Máximo Glacial se aprecia que sólo 9,84 % de sus áreas coinciden espacialmente (Figura 4); aunque durante el Holoceno medio la superposición se incrementó a 66,02 %. Contrariamente, el porcentaje de superposición de áreas idóneas de *D. nudiflorus* coincidió con el de *Cyclura nubila* en 91,91 % y 93,78 % en el UMG y Ho, respectivamente. En la actualidad 97,1 % de las áreas de idoneidad climática de *D. nudiflorus* se superpone con las de *C. nubila* (Figura 4).

DISCUSIÓN**Último Máximo Glacial**

Durante el Último Máximo Glacial el clima de Cuba era más seco y frío que el actual (Ortega & al. 2011) lo que pudo favorecer el establecimiento de poblaciones de *Dendrocereus nudiflorus* en áreas relativamente extensas. Basado en el modelo de nicho climático, durante este periodo la distribución potencial de *Dendrocereus nudiflorus* pudo estar limitada a los ambientes áridos y semiáridos de la región centro-oriental de la isla, de acuerdo a los estudios de Ortega (1983) y Ortega & al. (2011). El modelo para este periodo pudiera explicar (sin tener en cuenta los dispersores), la conexión de todas las poblaciones de *D. nudiflorus* del centro y oriente de la Isla, que actualmente se encuentran aisladas. Sin embargo, quedaría sin explicación la conexión de las poblaciones de la costa norte desde La Habana a Varadero y las del sur de la península de Guanahacabibes. Según Ortega & al. (2011) para estas dos regiones el clima durante el Último Máximo Glacial era semiárido, pero algo más

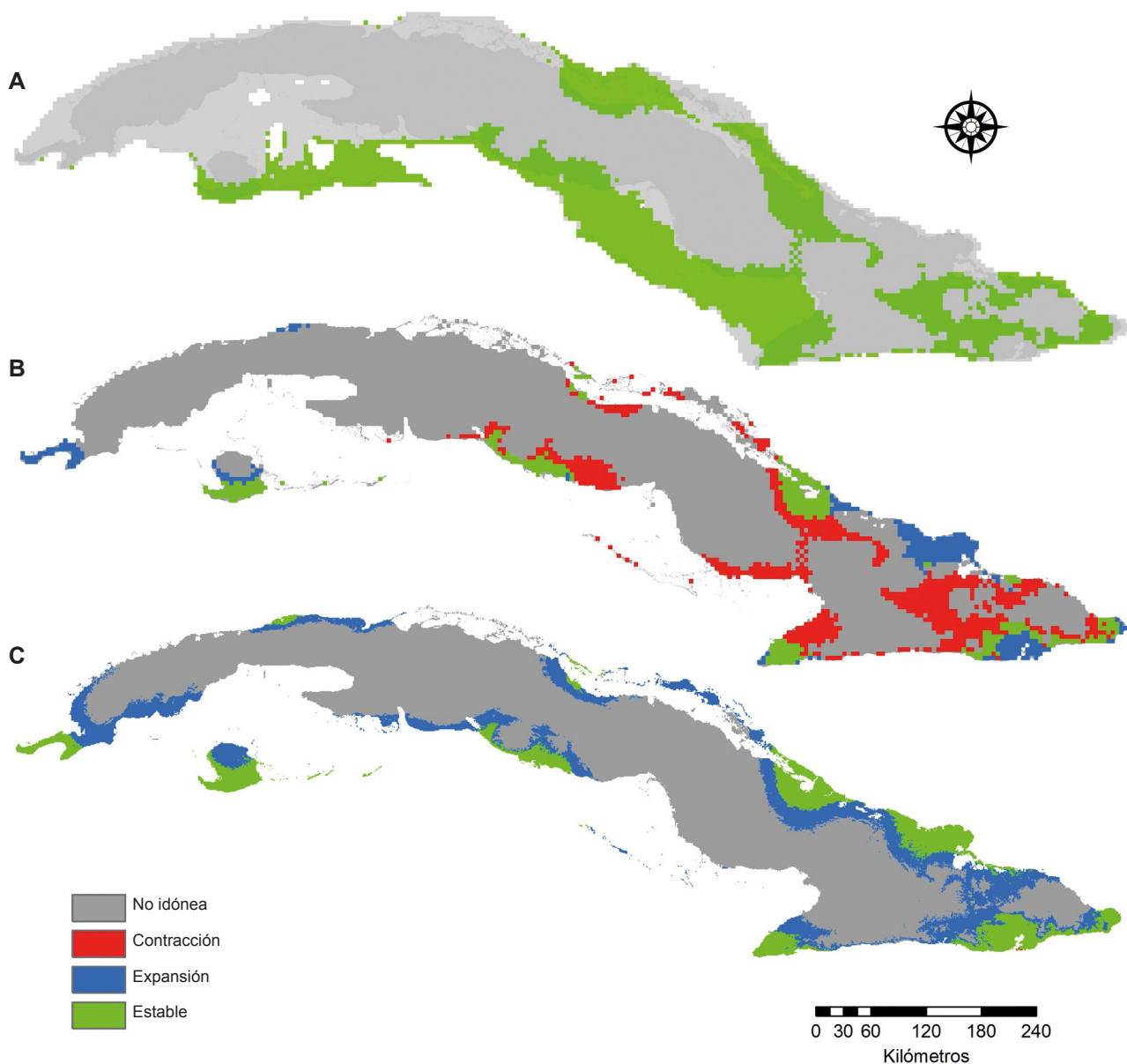


Fig. 2. Modelos de idoneidad climática de *Dendrocereus nudiflorus*. A. Último Máximo Glacial (-20 000 años). B. Holoceno medio (-6 000 años). C. Actualidad.

Fig.2. Climatically suitable area models for *Dendrocereus nudiflorus*. Last Glacial Maximum (20.000 years ago). B. Mid-Holocene (6.000 years ago). C. Today.

frío y húmedo que para la costa sur del centro y oriente de Cuba. Por lo cual, es probable que las poblaciones actuales de *D. nudiflorus* de la franja costera Habana-Varadero y Guanahacabibes sean más recientes que las del centro y oriente de Cuba. Se debe tener en cuenta que las pequeñas áreas de idoneidad climática obtenidas por el modelo para el Último Máximo Glacial en estas dos franjas; pudieran indicar la existencia de refugios climáticos que llegaron a extenderse durante el tránsito al Holoceno. La conexión entre las poblaciones occidentales y las del resto de la isla podría ser explicada por la distribución de los dispersores.

La superposición de áreas de idoneidad climática entre los dos potenciales dispersores incluidos en el presente estudio y *Dendrocereus nudiflorus* muestran patrones contrastantes. Por una parte, las áreas de idoneidad climática de *Megalocnus rodens* mostraron un patrón opuesto a las áreas de *D. nudiflorus* con poca superposición espacial, lo que podría sugerir que *M. rodens* no debió jugar un papel importante en la dispersión de las semillas de esta planta. Las áreas de idoneidad climática de *M. rodens* coinciden con las regiones más húmedas y frías del clima wisconsiniano en Cuba (Ortega 1983, Ortega & al. 2011); esto sugiere

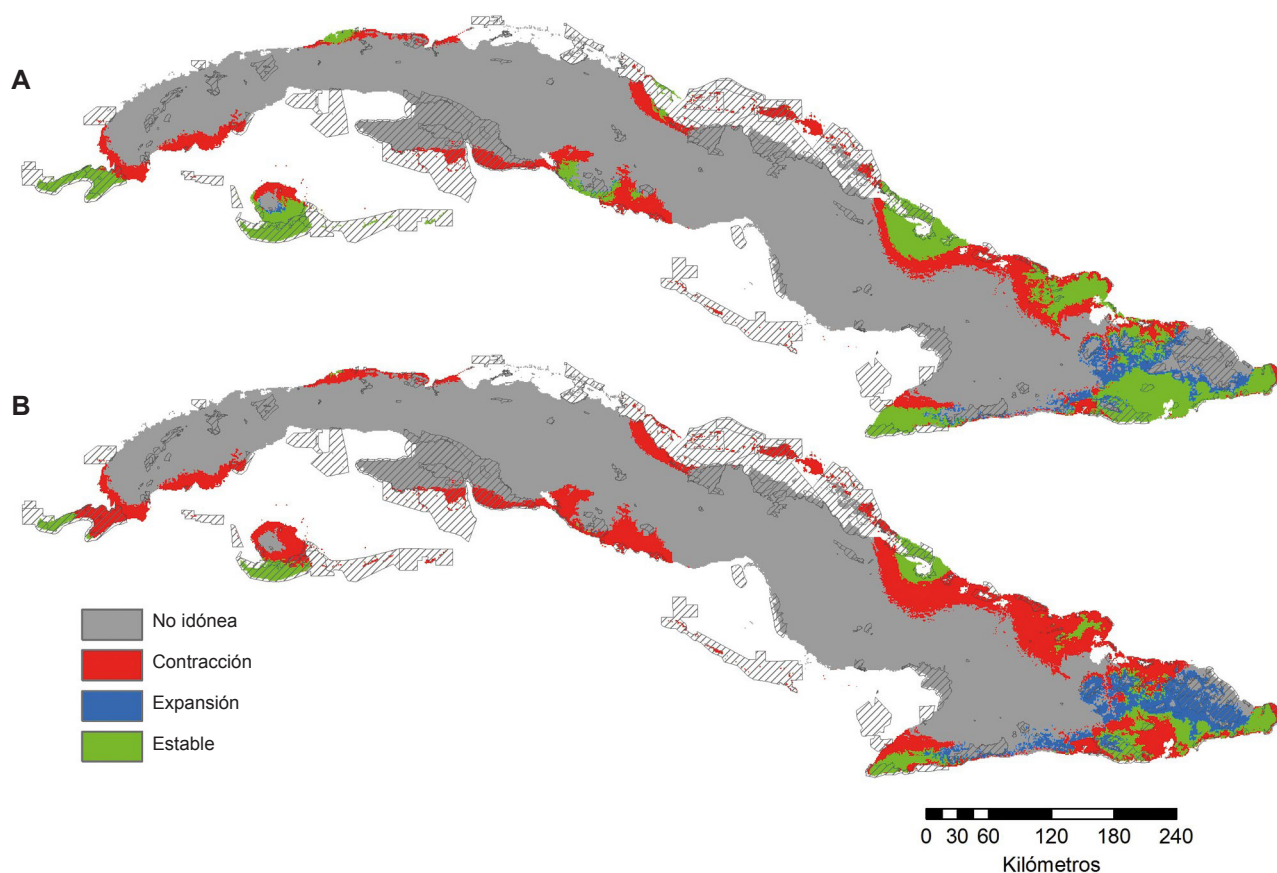


Fig. 3. Distribución de las áreas de idoneidad climática de *Dendrocereus nudiflorus* para el año 2050 en dos escenarios extremos de forzamiento radiativo: 2,6 W/m² (A) y 8,5 W/m² (B). Los mapas representan el consenso de nueve modelos de circulación general global. Las áreas subrayadas representan las áreas comprendidas en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas.

Fig. 3. Distribution of the climatically suitable areas of *Dendrocereus nudiflorus* by the year 2050 in two extreme scenarios of radiative values: 2.6 W/m² (A) and 8.5 W/m² (B). The maps represent the consensus of nine global climate models. Underlined areas represent the National System of Protected Areas.

que este perezoso pudo preferir los hábitats boscosos a los de vegetación xerofítica presente en las áreas áridas y semiárida donde debió habitar *D. nudiflorus*. Este tipo de vegetación pudo ser desventajosa dado la elevada biomasa vegetal que debieron consumir estos grandes mamíferos herbívoros.

Contrariamente, las áreas de idoneidad climática de *Cyclura nubila* en el Último Máximo Glacial se superponen casi totalmente con las de *Dendrocereus nudiflorus*. Esto podría ser evidencia indirecta de la posible dispersión de esta cactácea por iguanas. Adicionalmente, la distribución continua de las áreas de *C. nubila* podría explicar las conexiones entre las poblaciones de *D. nudiflorus* del sur de Cienfuegos-Matanzas con las de Guanahacabibes, y las del centro norte de la Isla con las poblaciones de Varadero a la Habana. Este reptil de gran tamaño es un fitófago generalista (Perera 1985, Beovides & Mancina 2006) y en la actualidad es más abundante en hábitats secos costeros y subcosteros y raro en zonas húmedas del

archipiélago cubano (González & al. 2012). Existen estudios que han mostrado que el paso de semillas por el tracto digestivo de iguanas son viables y en algunos casos mejora la germinación (e.g. Hartley & al. 2000, Benites-Malvido & al. 2003). Por otra parte, Traveset (2000) y Olesen & Valido (2003) señalan que la dispersión de semillas por reptiles es una interacción común en las islas y ha sido demostrada su efectividad como dispersores en varios trabajos (e.g. Traveset 1998, Hartley & al. 2000, Godínez-Álvarez 2004, Rodríguez-Pérez & al. 2005).

Un hecho notable es la presencia de áreas de idoneidad climática de *Dendrocereus nudiflorus* en la Isla de la Juventud, que muestran un incremento en extensión desde el Último Máximo Glacial al presente (Figura 2). Sin embargo, no se conoce ninguna recolecta de esta cactácea en ese territorio, ni se encuentra reportada en los estudios de flora y vegetación realizados por Britton (1916), Alain (1946) y García & al. (1985). Para la colonización de la costa de Guanahacabibes por

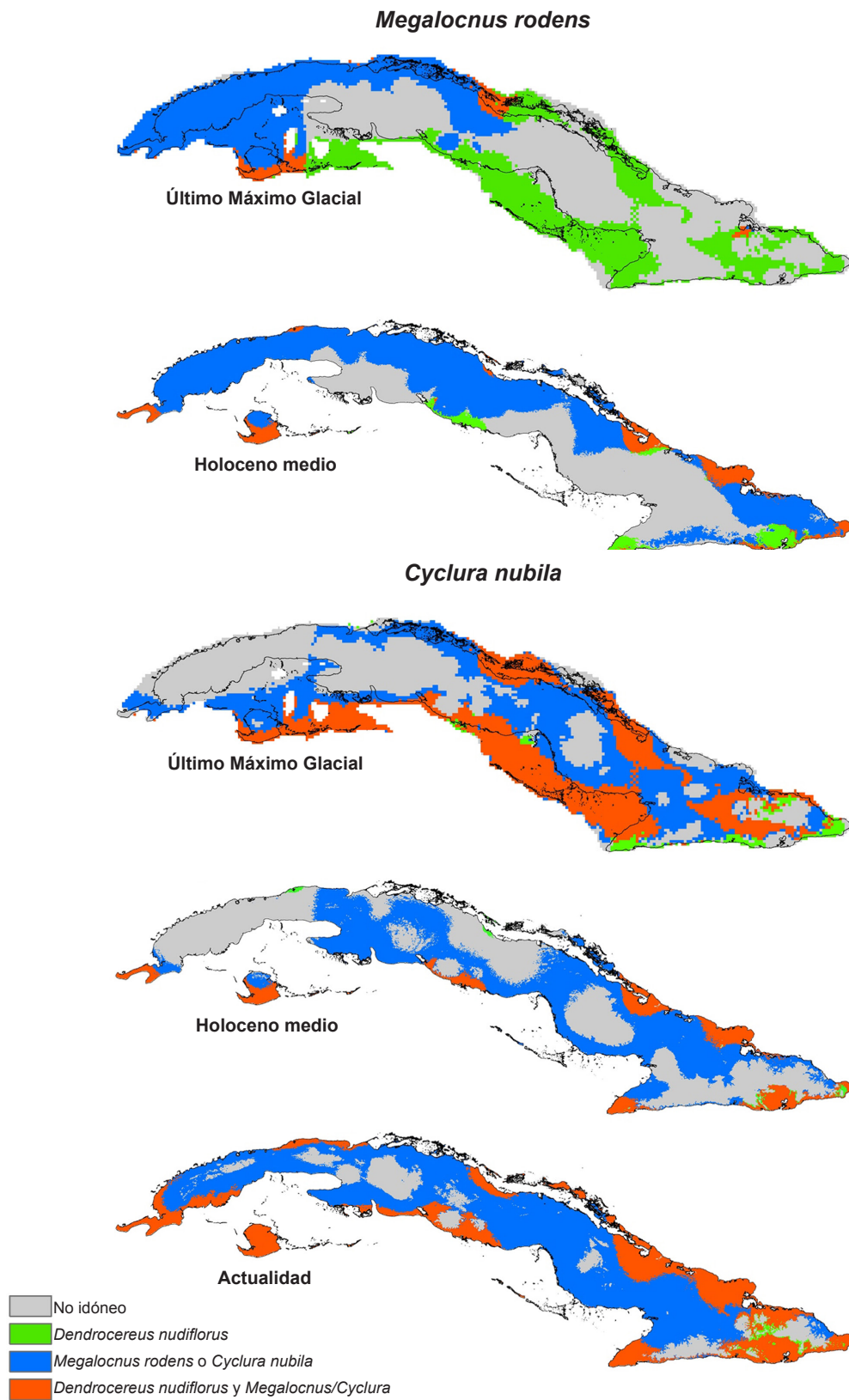


Fig. 4. Superposición espacial de las áreas de idoneidad climática de *Dendrocereus nudiflorus* respecto a dos vertebrados de gran tamaño y potenciales dispersores de sus semillas: el perezoso gigante (*Megalocnus rodens*) y la iguana cubana (*Cyclura nubila*).

Fig. 4. Spatial overlap of climatically suitable areas of *Dendrocereus nudiflorus* relative to two potential seed dispersers: Cuban giant sloth (*Megalocnus rodens*) and Cuban iguana (*Cyclura nubila*).

D. nudiflorus, es de esperar la existencia de poblaciones de la especie en áreas entre el sur de Matanzas y el cabo de San Antonio, como sugieren los modelos de nicho climático de *D. nudiflorus* y *Cyclura nubila*. Al parecer, la ausencia de *D. nudiflorus* en la actualidad en la Isla de la Juventud pudiera estar relacionada con un evento de extinción local. No obstante, los resultados de este trabajo sugieren la necesidad de nuevas prospecciones de flora en el sur de la Isla de la juventud con el fin de verificar la presencia de individuos de *D. nudiflorus*. Existen precedentes de la utilidad de estos modelos para encontrar poblaciones desconocidas de especies de plantas amenazadas (Jarvis & al. 2005; Fois & al. 2015).

Holoceno medio

El tránsito climático hacia el Holoceno estuvo marcado por un aumento en las temperaturas y los regímenes de precipitaciones, incluso superiores a la actualidad, lo cual provocó cambios en los patrones de distribución de la vegetación (Hodell & al. 1991, Iturralde-Vinent 2005, Ortega & al. 2011). Estos cambios se reflejan en el modelo obtenido para *Dendrocereus nudiflorus* donde existe una marcada reducción y fragmentación de sus áreas de idoneidad climática. Sin embargo, la mayor pérdida se debió al incremento del nivel del mar, el cual ha sido una de las principales causas de la extinción de poblaciones y especies en pequeñas islas de las Antillas (Dávalos & Russell 2012). Esta considerable reducción en las áreas de idoneidad climática pudo marcar un punto de inflexión en la vulnerabilidad de la especie e impactar en la estructura y dinámica poblacional de esta cactácea cubana con consecuencias aún visibles en la actualidad. Por otra parte, las áreas de *D. nudiflorus* identificadas durante el Holoceno medio pudieron funcionar como refugios climáticos para posteriores colonizaciones a nuevas áreas.

Con respecto a los potenciales dispersores, en el Holoceno medio las áreas idóneas de *Megalocnus rodens* se extendieron, posiblemente como consecuencia de la expansión de la vegetación de hábitats húmedos (Iturralde-Vinent 2005). Estos resultados contrastan con los obtenidos por Lima-Ribeiro & al. (2012) quienes obtuvieron, para dos especies de perezosos gigantes del continente (géneros *Eremotherium* y *Megatherium*), una reducción drástica de sus áreas de idoneidad en la transición del Máximo Glacial al Holoceno medio. Nuestros resultados sugieren que el cambio climático exclusivamente no debió representar la causa de la extinción de *Megalocnus rodens* en el archipiélago cubano. En el Holoceno medio la superposición de áreas de idoneidad de la cactácea y el perezoso son mayores que durante el Máximo Glacial. Sin embargo, en

este periodo las poblaciones de *M. rodens* debieron haber sido escasas como consecuencia de la presión antropogénica y el cambio climático de finales del Pleistoceno (MacPhee & al. 2007, Silva & al. 2007, Jaimez & Ortega 2009).

Las áreas idóneas de *Cyclura nubila* y *Dendrocereus nudiflorus* durante el Holoceno medio coinciden en todas las poblaciones actuales de la cactácea, con la excepción de la costa habanera. Durante este período las poblaciones de iguana debieron ser abundantes, por lo que podrían haber mantenido un papel funcional importante en las áreas donde estuvieron presentes. Según los modelos, en el Holoceno medio las actuales poblaciones de *D. nudiflorus* de las costas norte y sur de Matanzas se encontraban en áreas no idóneas. De haber ocurrido de acuerdo a los modelos, estas poblaciones serían las más jóvenes de la especie en toda la Isla.

Actualidad

En los últimos 3 000 años el clima se ha caracterizado por el incremento gradual de la temperatura y la aridez (Hodell & al. 1991, Curtis & al. 2001), lo que podría haber favorecido la extensión de zonas idóneas para *Dendrocereus nudiflorus* con respecto al Holoceno medio. Sin embargo, pese a la existencia de un clima más favorable, las actuales poblaciones de este cactus son pequeñas y con escasos número de juveniles. Es muy probable que el cambio climático ocurrido entre el Último Máximo Glacial y el Holoceno medio haya tenido un elevado impacto negativo sobre las poblaciones de esta especie, del que le ha sido imposible recuperarse. Lo anterior podría haberse acentuado por la reducción o eventos de extinciones locales de potenciales dispersores como *Cyclura nubila*. Al igual que *D. nudiflorus*, las áreas idóneas de *C. nubila* aumentaron desde el Holoceno medio y actualmente abarcan casi toda la Isla; sin embargo, este reptil solo se encuentra en cayos y algunas franjas costeras de la isla principal del archipiélago cubano, aunque en los cayos este reptil muestra las poblaciones más numerosas (González & al. 2012).

Existen evidencias que las mayores tasas de extinción de vertebrados en las Antillas ocurrieron durante el período amerindio y post-colombino (Steadman & al. 1984, Silva & al. 2007, MacPhee 2009). *Cyclura nubila* fue una especie consumida por los aborígenes (Pérez & Guarch 2011), lo que unido al consumo postcolombino (en la actualidad la iguana continúa siendo consumida en varias regiones de Cuba) y la depredación por especies exóticas ha provocado la reducción de las poblaciones costeras. Dado estos factores, se explica que la distribución realizada de *C. nubila* sea inferior a la predicha por el modelo de nicho ecológico. Por tanto, la extinción o reducción local de las poblaciones

de iguanas en áreas donde actualmente habita *Dendrocereus nudiflorus*, permite inferir que, si estos reptiles desempeñaron un papel importante en la dispersión de esta cactácea, entonces en la actualidad tal interacción es ocasional o no existe. Por lo cual sería plausible esperar que las poblaciones actuales de *D. nudiflorus* sean remanentes. Nuestra hipótesis de ruptura de interacciones coincide con los resultados de Traveset (2002) y Traveset & Riera (2005), en los cuales la extinción en islas Baleares de una especie de lagarto provocó la regresión poblacional de un arbusto de la cual era su único dispersor.

Perspectivas futuras para la conservación

La transferencia del modelo de nicho climático de *Dendrocereus nudiflorus* predice una reducción en la extensión de sus áreas de idoneidad climática. Sin embargo, ambos escenarios predicen que al menos un tercio de estas áreas podrían permanecer dentro del Sistema Nacional de Áreas Protegidas. En este sentido, las áreas con mayores perspectivas para la conservación de esta cactácea son las presentes en el sur de la Isla. Las franjas costeras al sur de las provincias de Guantánamo, Santiago de Cuba y Granma, contienen las principales áreas protegidas por su extensión en áreas de idoneidad climática donde se debieran concentrar esfuerzos para la conservación, en especial el Parque Nacional Desembarco del Granma, la Reserva Ecológica El Macío, la Reserva de La Biosfera Baconao y las Reservas Ecológicas Baitiquirí y Maisí-Caleta. Por otra parte, el Parque Nacional Guanahacabibes y las pequeñas áreas que constituyen el Refugio de Fauna Guanaroca-Punta Gavilán y el Paisaje Natural Protegido Guajimico, serían áreas de importancia para la conservación de la especie en el occidente y centro de la Isla.

Adicional a las presiones antropogénicas, los modelos predicen que la población de la península de Hicacos, que actualmente posee el mayor número de individuos de *Dendrocereus nudiflorus* en la isla, se encontrará para el 2050 fuera de las áreas de idoneidad climática de la especie. De materializarse esta predicción la supervivencia de la población podría estar en riesgo de desaparecer, lo cual dependerá de la sensibilidad de este cactus a los cambios climáticos. En sentido general la reducción de las áreas de idoneidad para *D. nudiflorus* son una alerta a tener en cuenta. Aunque existe la idea de que el cambio climático podría beneficiar las especies de zonas áridas y semiáridas (Prentice & al. 1992, Nobel 2010). Existen estudios que demuestran que la actual tendencia del clima tendría un efecto negativo sobre el establecimiento y supervivencia de las primeras fases del ciclo de vida de estas especies (Aragón-Gastélum & al. 2014, 2016, Gurvich & al. 2017).

CONCLUSIONES

De acuerdo a nuestros resultados se propone que la actual condición relictual de las poblaciones de *Dendrocereus nudiflorus* podría ser el resultado de la sinergia entre factores climáticos y la ruptura de interacciones biológicas. Las áreas de idoneidad climática predichas por los modelos apoyan la hipótesis de *Cyclura nubila* como dispersor de *D. nudiflorus*, y rechazan a *Megalocnus rodens* como potencial dispersor de este cactus. La drástica reducción de la extensión de las áreas de idoneidad climática de *D. nudiflorus* durante la transición del Último Máximo Glacial al Holoceno medio, así como, la reducción de las poblaciones de iguanas, producto de factores antropogénicos, son dos factores que pueden explicar la dispersión y reducido número de individuos en las poblaciones de esta cactácea gigante. Por otra parte, nuestros resultados apoyan la necesidad de un plan de recuperación para *D. nudiflorus*, en áreas del Sistema Nacional de Áreas Protegidas debido a la tendencia futura de seguir reduciendo sus áreas de nicho climático.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece a Luis R. González-Torres, Raúl Verdecia, Ernesto Palacio, Amado Legra, José L. Gómez, José A. García-Beltrán y José M. Acuña, quienes contribuyeron en la obtención en el campo de los puntos de *D. nudiflorus*, también agradecemos al Jardín Botánico Nacional, Planta!-Sociedad Cubana de Botánica, y el apoyo de MBZ Species Conservation Fund y la British Cactus and Succulent Society. El presente trabajo es una contribución del proyecto "Distribución potencial actual y futura de especies de la flora y la fauna de Cuba: explorando efectos del cambio climático sobre la biota terrestre" del programa nacional "Cambio Climático en Cuba: Impactos, Mitigación y Adaptación". Amnerys González brindó datos inéditos sobre la distribución actual de la iguana en el archipiélago cubano. Por último, agradecemos el trabajo minucioso de los revisores anónimos y los editores de la Revista del Jardín Botánico Nacional.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aiello-Lammens, M.E., Boria, R.A., Radosavjevic, A., Vilela, B. & Anderson, R.P. 2015. spThin: an R package for spacial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography* 38: 541-545.
- Alain. 1946. Notas taxonómicas y ecológicas sobre la flora de Isla de Pinos. *Contr. Ocas. Mus. Hist. Nat. Colegio "De La Salle"* 7.
- Alain. 1953. Flora de Cuba III. Dicotiledóneas: *Malpighiaceae* a *Myrtaceae*. *Contr. Ocas. Mus. Hist. Nat. Colegio "De La Salle"* 13.
- Anderson, R.P. 2013. A framework for using niche models to estimate impacts of climate change on species distributions. *Ann. NY Acad. Sci.* 1297: 8-28.

- Aragón-Gastélum, J.L., Flores Rivas, J.D., Yáñez-Espinosa, L., Badano, E.I., Ramírez-Tobías, H.M., Rodas-Ortiz, J.P. & González-Salvatierra, C. 2014. Induced climate change impairs photosynthetic performance in *Echinocactus platyacanthus*, an especially protected Mexican cactus species. *Flora* 209: 499-503.
- Aragón-Gastélum, J.L., Badano, E.I., Yáñez-Espinosa, L., Ramírez-Tobías, H.M. & Rodas-Ortiz, J.P., González-Salvatierra, C. & Flores, J. 2016. Seedling survival of three endemic and threatened Mexican cacti under induced climate change. *Plant Spec. Biol.* 32(1): 92-99.
- Araújo, M.B. & New, M. 2006. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol. Evol.* 22: 42-47.
- Areces, A. 1997. The West Indies. Pp. 99-110. En: Oldfield, S. (ed.). Status Survey and Conservation Action Plan. Cactus and Succulent Plants. IUCN. Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Arredondo, C. & Rodríguez, R. 2014. Evidencias directas de herbivorismo en coprolitos de perezosos extintos (*Mammalia: Pilosa: Megalonychidae*) de Cuba. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 34-35: 67-73.
- Barrios, D., Aguilera, A. & Domínguez, B. 2009. Regeneración y fortalecimiento de la población de *Dendrocereus nudiflorus* (*Cactaceae*) en Punta Guano, Matanzas. *Bissea* 3(2): 2.
- Benites-Malvido, J., Tapia, E., Suazo, I., Villaseñor, E. & Alvarado, J. 2003. Germination and seed damage in tropical forest plants ingested by iguanas. *J. Herpetol.* 37: 301-308.
- Berovides, K. & Mancina, C. A. 2006. Natural history and morphometry of the Cuban iguana (*Cyclura nubila* Gray, 1831) in Cayo Sijú, Cuba. *Animal Biodivers. Conservat.* 29: 1-8.
- Boria, R. A., Olson, L. E., Goodman, S. M., & y Anderson, R. P. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecol. Model.* 275: 73-77.
- Britton, N.L. 1916. The natural vegetation of Isle of Pines, Cuba. *J. New York Bot. Gard.* 17:64-71
- Brown, J.L., Cameron, A., Yoder, A.D. & Vences, M. 2014. A necessarily complex model to explain the biogeography of the amphibians and reptiles of Madagascar. *Nature Communications* 5.
- Cabrera, E. 1935. *Dendrocereus nudiflorus* Engl. *Cact. Succ. J. (Los Angeles)* 7: 51-52.
- Carabia, J.P. 1937. Distribution of cacti in Cuba. *Cact. Succ. J. (Los Angeles)* 8: 202-204.
- Castillo, J.P. & Valiente-Banuet, A. 2010. Species-specificity of nurse plants for the establishment, survivorship, and growth of a columnar cactus. *Am. J. Bot.* 97(8): 1289-1295.
- Centro Nacional de Áreas Protegidas (CNAP). 2013. Plan del Sistema Nacional de Áreas Protegidas 2014-2020. Ministerio de Ciencias Tecnología y Medio Ambiente. La Habana, Cuba.
- Curtis, J.H., Brenner, M. & Hodell, D.A. 2001. Climate change in the Circum-Caribbean (Late Pleistocene to present) and implication for regional biogeography. Pp. 35-54. En: Woods, C.A. & Sergile, F.E. (ed.). Biogeography of the West Indies: patterns and perspectives. Press LLC.
- Dávalos, L.M. & Russell, A.L. 2012. Deglaciation explains bat extinction in the Caribbean. *Ecol. & Evol.* 2(12): 3045-3051.
- Elith, J., Phillips, S., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E. & Yates, C. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers. Distrib.* 17: 43-57.
- Fois, M., Fenu, G., Lombraña, A.C., Cogoni, D. & Bacchetta, G. 2015. A practical method to speed up the discovery of unknown populations using Species Distribution Models. *J. Nat. Conserv.* 24: 42-48.
- Franklin J. 2010. *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- García, E. E., Capote, R. P., Herrera, P. & Surlí, M. 1985. La vegetación del sur de Isla de la Juventud. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 6 (2): 79-94.
- Godínez-Álvarez, H. 2004. Pollination and seed dispersal by lizards: a review. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 77: 569-577.
- González, A., Berovides, V., Alonso, M. & Cobián, D. 2012. *Cyclura nubila* Gray, 1831. Pp. 99-102. En: González-Alonso, H., Rodríguez-Schettino, L., Rodríguez, A., Mancina, C. A. & Ramos-García, I. (ed.). Libro Rojo de los Vertebrados de Cuba. Editorial Academia. La Habana, Cuba.
- González-Torres, L.R., Palmarola, A., González-Oliva, L., Bécquer, E.R., Testé, E., Castañeira-Colomé, M.A., Barrios, D., Gómez-Hechavarría, J.L., García-Beltrán, J.A., Granado, L., Rodríguez-Cala, D., Berzaín, R. & Regalado, L. (Comp.) 2016. Lista Roja de la flora de Cuba. *Bissea* 10 (número especial 1): 33-283.
- Guimarães, P.J., Galetti, M. & Jordano, P. 2008. Seed dispersal anachronisms: rethinking the fruits extinct megafauna ate. *Plos One* 3(3): e1745.
- Gurvich, D.E., Perez-Sánchez, R., Bauk, K., Jurado, E., Ferrero, M.C., Funes, G., Flores, J. 2017. Combined effect of water potential and temperature on seed germination and seedling development of cacti from a mesic Argentine ecosystem. *Flora* 227: 18-24.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press. London, UK.
- Hartley, L.M., Glor, R.E., Sproston, A. L. & Parmer-Lee, J.S. 2000. Germination rates of seeds consumed by two species of rock iguanas (*Cyclura spp.*) in the Dominican Republic. *Caribb. J. Sci.* 36 (1-2): 149-151.
- Hijmans, R.J. & Graham, C. H. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Glob. Change Biol.* 12: 2272-2281.
- Hodell, D.A., Curtis, J.H., Jones, G.A., Higuera-Gundy, A., Brenner, M., Binford, M.W. & Dorsey K.T. 1991. Reconstruction of Caribbean climate change over the past 10,500 years. *Nature* 352: 790-793.
- Iturralde-Vinent, M. A. 2003. Ensayo sobre la paleogeografía del Cuaternario de Cuba. Pp. 54-73. En: Memorias del 5to Congreso de Geología y Minería. La Habana, Cuba.
- Iturralde-Vinent, M. A. 2005. La Paleogeografía del Caribe y sus implicaciones para la biogeografía histórica. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* 25-26: 49-78.
- Jaimez, E. & Ortega, F. 2009. El cambio climático y la extinción de la fauna vertebrada del Cuaternario cubano. *Rev. Inter. C. de la Tierra* 137: 89-94.

- Janzen, D. H. & Martin, P. S. 1982. Neotropical anachronism: The fruits the Gomphotheres ate. *Science* 215 (1): 19-27.
- Jarvis, A., Williams, K., Williams, D., Guarino, L., Caballero, P. J. & Mottram, G. 2005. Use of GIS for optimizing a collecting mission for a rare wild pepper (*Capsicum flexuosum* Sendtn.) in Paraguay. *Genet. Resour. Crop Ev.* 52: 671–682.
- Lima-Ribeiro, M. S., Varela, S., González-Hernández, J., Oliveira, G. D., Diniz-Filho, J. A. F., & Terribile, L. C. 2015. Ecoclimate: a database of climate data from multiple models for past, present, and future for macroecologists and biogeographers. *Biodiv. Infor.* 10:1-21.
- Lima-Ribeiro, M., Varela, S., Nogués-Bravo, D. & Diniz-Filho, J. A. F. 2012. Potential Suitable Areas of Giant Ground Sloths Dropped Before its Extinction in South America: the Evidences from Bioclimatic Envelope Modeling. *Nat. Conservacao* 10: 145-151.
- Liu, C., Berry, P. M., Dawson, T. P. & Pearson, R. G. 2005. Selecting threshold of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28: 385-393.
- Loveless, A. M., Reding, D. M., Kapfer, P. M., & Paes, M. 2016. Combining ecological niche modelling and morphology to assess the range-wide population genetic structure of bobcats (*Lynx rufus*). *Biol. J. Linn. Soc.* 117: 842-857.
- MacPhee, R.D.E. 2009. *Insulae infortunatae*: Establishing a chronology for Late Quaternary mammal extinctions in the West Indies. Pp. 169-193. En: Haynes, G. (ed.) American Megafaunal Extinctions at the end of the Pleistocene. Springer. Dordrecht, Netherlands.
- MacPhee, R.D.E., Iturralde-Vinent, M. & Jiménez, O. 2007. Prehistoric sloth extinctions in Cuba: implications of a new "last" appearance date. *Caribb. J. Sci.* 43(1): 94-98.
- McGuffie, K., & Henderson-Sellers, A. 2014. A Climate Modelling Primer. John Wiley & Sons. Oxford, Estados Unidos.
- McGuire, J.L. & Davis E.B. 2013. Using the palaeontological record of *Microtus* to test species distribution models and reveal responses to climate change. *J. Biogeogr.* 40: 1490-1500.
- Moss, R.H., Edmonds, J.A., Hibbard, K.A., Manning, M.R., Rose, S.K., van Vuuren, D.P., Carter, T.R., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T., Meehl, G.A., Mitchell, J.F.B., Nakicenovic, N., Riahi, K., Smith, S.J., Stouffer, R.J., Thomson, A.M., Weyant, J.P. & Wilbanks, T.J. 2010. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature* 463: 747-756.
- Nobel, P.S. 2010. Desert Wisdom/Agaves and Cacti: CO₂, Water, Climate Change. Universe Inc. Bloomington, Estados Unidos.
- Nogués-Bravo, D. 2009. Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecol. Biogeogr.* 18: 521-531.
- Olesen, J. M. & Valido, A. 2003. Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends Ecol. Evol.* 18 (4): 177-181.
- Ortega, F. 1983. Una hipótesis sobre el clima de Cuba durante la glaciación de Wisconsin. *Rev. Cien. Tierra Espacio* 7: 57-68.
- Ortega, F., Ponce de León, D., Jaimez, E. & López, A. 2011. Clima wisconsiniano en Cuba deducido por las características de los suelos. *Rev. Cub. Meteorol.* 17 (1): 34-48.
- Pacifici, M. 2015. Assessing species vulnerability to climate change. *Nat. Clim. Change* 5: 215-225.
- Pajón, J. M., Hernández, I., Ortega, F. & Macle, J. 2001. Periods of wet climate in Cuba; evaluation of express in karst of Sierra de San Carlos. pp. 217–226. En Markgraf, V. (ed.) Interhemispheric climate linkages. Academic Press. San Diego, Estados Unidos.
- Perera, A. 1985. Datos sobre la dieta de *Cyclura nubila nubila* (*Sauria: Iguanidae*) en los alrededores de Cayo Largo del Sur, Cuba. *Poeyana* 291: 1-12.
- Pérez, L. & Guarch, J. 2011. Arqueofauna del nororiente de Cuba. *Cuba Arqueológica* 4 (2): 18-25.
- Pérez-Sánchez, R. M., Jurado, E., Chapa-Vargas, L. & Flores, J. 2011. Seed germination of Southern Chihuahuan Desert plants in response to elevated temperatures. *J. Arid Environ.* 75: 978-980.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. 2011. Ecological niches and geographic distributions. Princeton University Press. New Jersey, Estados Unidos.
- Phillips, S. J. & Dudik, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P. & Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Model.* 190: 231-259.
- Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R.A., Solomon, A.M., 1992. Special paper: a global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *J. Biogeogr.* 19: 117–134.
- Purvis, A., J. L. Gittleman, G. Cowlishaw y G. M. Mace. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.* 267: 1947-1952.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Radosavljevic, A. & Anderson, R. P. 2014. Making better MAXENT models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *J. Biogeogr.* 41: 629-643.
- Rodríguez-Pérez, J. Riera, N. & Traveset, A. 2005. Effect of seed passage through birds and lizards on emergence rate of mediterranean species: differences between natural and controlled conditions. *Funct. Ecol.* 19: 699-706.
- Rodríguez-Schettino, L., Mancina, C. A., & Rivalta, V. 2013. Reptiles of Cuba: Checklist and geographic distributions. *Smith. Herpetol. Inform. Serv.* 144:1-96.
- Serra-Varela, M.J., Grivet, D., Vincenot, L. Broennimann, O., Gonzalo-Jiménez, J. & Zimmermann, N.E. 2015. Does phylogeographical structure relate to climatic niche divergence? A test using maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Global Ecol. Biogeogr.* 24: 1302-1313.
- Silva, G., Suárez, W. & Díaz, S. 2007. Compendio de los mamíferos terrestres autóctonos de Cuba vivientes y extinguidos. Ediciones Boloña. La Habana, Cuba.

- Soto-Centeno, J.A., O'Brien, M. & Simmons, N.B. 2015. The importance of late Quaternary climate change and karst on distributions of Caribbean mormoopid bats. *Am. Mus. Novitates* 3847:1-32.
- Steadman, D. W., Pregill, G. K. & Olson, S. L. 1984. Fossil vertebrates from Antigua, Lesser Antilles: Evidence for late Holocene human-caused extinctions in the West Indies. *P Natl. Acad. Sci. USA* 81 (14): 4448-4451.
- Toledo, J. R. 1988. *Dendrocereus nudiflorus*: a monotypic genus from Cuba. *Brit. Cact. Succ. J.* 6: 12.
- Traveset, A. & Riera, N. 2005. Disruption of a Plant-Lizard seed dispersal system and its ecological effects on a threatened endemic plant in the Balearic Islands. *Conserv. Biol.* 19(2): 421-431.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspect. Plant Ecol.* 1-2: 151-190.
- Traveset, A. 2000. Ecología reproductiva de plantas en condiciones de insularidad: Consecuencias ecológicas y evolutivas del aislamiento geográfico. Pp. 269-289. En: Zamora, R. & Pugnaire, F. J. (ed.). Ecosistemas Mediterráneos. Análisis funcional. CSIC-AEET. España.
- Traveset, A. 2002. Consecuencias de la ruptura de mutualismos planta-animal para la distribución de especies vegetales en las Islas Baleares. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75: 117-126.
- Valido, A. 1999. Ecología de la dispersión de semillas por los lagartos endémicos canarios (g. *Gallotia*, *Lacertidae*). Tesis de Doctorado. Universidad de La Laguna.
- Varela, S., Lima-Ribeiro, M. S. & Terribile, L. C. 2015. A short guide to the climatic variables of the Last Glacial Maximum for biogeographers. *Plos One* 10: e0129037.
- Varela, S., Lobo, J.M., Rodríguez, J. & Batra, P. 2010. Were the Late Pleistocene climatic changes responsible for the disappearance of the European spotted hyena populations? Hindcasting a species geographic distribution across time. *Quaternary Sci. Rev.* 29: 2027-2035.
- Vaz, U. L., Cunha, H. F. & Nabout, J. C. 2015. Trends and biases in global scientific literature about ecological niche models. *Braz. J. Biol.* 75:17-24.
- Veloz, S. D. 2009. Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models. *J. Biogeogr.* 36: 2290-2299.
- Waltari, E., Hijmans, R.J., Peterson, A.T., Nyári, A., Perkins, S.L. & Guralnick, R.P. 2007. Locating Pleistocene Refugia: Comparing Phylogeographic and Ecological Niche Model Predictions. *Plos One* 2: e563.
- Wilson, P. 1911. Report on Cuban Exploration. *J. New York Bot. Gard.* 12(140): 171-174.
- Zank, C., Becker, F.G., Abadie, M., Baldo, D. & Borges-Martins, M. 2014. Climate Change and the Distribution of Neotropical Red Bellied Toads (*Melanophryniscus*, *Anura*, *Amphibia*): How to Prioritize Species and Populations? *Plos One* 9(4): e94625.