

Evaluación del conservadurismo de nicho en *Lutzomyia gomezi*, *Lu. shannoni*, y *Lu. ovallesi* del pleistoceno a escenarios futuros en centro y sur américa.

Carlos Alberto Galvis Martinez

1.094.279.467

Programa de Biología

Facultad de Ciencias Básicas

Universidad de Pamplona

Pamplona, Norte de Santander, Colombia

2020

Evaluación de conservadurismo de nicho en *Lutzomyia gomezi*, *Lu. shannoni*, y *Lu. ovallesi* del pleistoceno a escenarios futuros en centro y sur américa.

Estudiante

Carlos Alberto Galvis Martinez

1.094.279.467

Director

B.sc.M.Sc.Ph.D Mariano Altamiranda Saavedra

Codirector

B.sc.M.Sc. Diego Armando Carrero Sarmiento

Programa de Biología

Facultad de Ciencias Básicas

Universidad de Pamplona

Pamplona, Norte de Santander, Colombia

2020

**TRABAJO DE GRADO REALIZADO CON EL FIN DE OBTENER EL TITULO
DE BIOLOGO DE LA UNIVERSIDAD DE PAMPLONA
NORTE DE SANTANDER, COLOMBIA**

Dedicatoria

A Dios donde reside el amor.

A mi madre.

Por su inigualable apoyo, confianza y sacrificio.

*“La paciencia no es la espera pasiva. Es la aceptación activa del proceso necesario para
obtener tus metas y sueños.”*

Ray A. Davis.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por permitir este proceso perfecto, que abrió todas las puertas y coloco a las personas indicadas en el camino, por cumplir sus promesas y llevarme a donde él ha querido, permitiéndome entender que todo conlleva grande esfuerzo y sobre todo paciencia.

A mis padres, por su esfuerzo, paciencia y comprensión durante todo este proceso. A mi familia en general, y especialmente a mis abuelos por su gran apoyo y motivación.

A mí apreciado director, Mariano Altamiranda por su incondicional apoyo y sobre todo por su paciencia, además por transmitirme sus conocimientos, enseñanzas y sabiduría con disposición. Mi más infinito agradecimiento por su entrega y sobre todo por ser un gran ser humano y maestro.

A mi codirector, Diego Carrero por dirigirme y ayudarme a iniciar este proyecto, por sus innumerables concejos y enseñanzas, además por haberme permitido ser parte del laboratorio de entomología de la Universidad de Pamplona.

Finalmente, a todas las personas que de una u otra forma aportaron a este proyecto con su tiempo, conocimiento, y acompañamiento. A mis compañeros de lucha Diego Parada, Johana Echavarria, Lizeth Bolivar, Eliana Rivero, Paola duque, Julieth Flórez, e indudablemente a mi compañera de trabajos de último momento Tatiana Zambrano, gracias por los buenos momentos.

Resumen

Entender el conservadurismo de nicho en insectos vectores permite la comprensión de las restricciones en las respuestas adaptativas, asimismo de la relevancia en las implicaciones para la ecología de enfermedades. Por lo cual, se evaluó el conservadurismo de nicho de *Lutzomyia gomezi*, *Lu. shannoni*, y *Lu. ovallesi* en el último máximo glacial, en la actualidad y escenarios futuros de cambio climático (RCP4.5 “optimista” y RCP 8.5 “pesimista”) en centro y sur américa. Para esto, se obtuvieron registros de presencia para las especies y 19 variables bioclimáticas obtenidas de la base climática CHELSA para cada escala temporal. Para la caracterización de nicho fundamental existente en el espacio ambiental se utilizó el paquete *ntbox* y para el modelamiento de distribución potencial se utilizó el paquete *kuenm*. Finalmente, para la evaluación de la similitud y superposición de nicho se utilizó un enfoque de superposición de elipsoides de nicho mediante NicheA. Se obtuvieron un total de 519 registros de ocurrencias, donde para *Lu. shannoni* se obtuvo un total de 220 registros, para *Lu. gomezi* 193 registros y para *Lu. ovallesi* 106 registros. Se evidencio una variación de la respuesta ambiental de las especies principalmente para el pleistoceno y el escenario pesimista RCP8.5. Con relación a la distribución potencial, *Lu. shannoni* exhibió la mayores estimaciones de condiciones ambientales en todas las escalas temporales. Finalmente, *Lu. shannoni* vs *Lu. gomezi* presentaron la mayor similaridad de sus nichos, asimismo, *Lu. shannoni* presento el mayor porcentaje de solapamiento de los nichos a través de las escalas temporales. Por lo que, la historia evolutiva de *Lu. shannoni*, la similitud con especies emparentadas filogenéticamente y el conservadurismo de nicho en las escalas temporales, permite una amplia distribución ambiental y geográfica que establecería igualmente a *Lu. shannoni* como prioritaria para estrategias de control en escenarios epidemiológicos futuros.

Tabla de contenido

| | |
|---|----|
| 1. INTRODUCCIÓN | 13 |
| 2. MARCO DE REFERENCIA | 16 |
| 2.1 Generalidades del género <i>Lutzomyia</i> | 16 |
| 2.1.1 Distribución | 16 |
| 2.1.2 Biología y ecología | 18 |
| 2.2 Nicho ecológico | 20 |
| 2.2.1 Generalidades..... | 20 |
| 2.3 Modelamiento de nicho..... | 25 |
| 2.4 Conservadurismo de nicho | 27 |
| 2.5 Pleistoceno..... | 29 |
| 3. OBJETIVOS..... | 31 |
| 3.1 OBJETIVO GENERAL | 31 |
| 3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICO | 31 |
| 4. METODOLOGIA..... | 32 |
| 4.1 Área de estudio | 32 |
| 4.2 Modelamiento de nicho ecológico | 33 |
| 4.2.1 Obtención de registros de ocurrencia | 33 |
| 4.2.2 Obtención de datos climáticos | 34 |

| | |
|---|----|
| 4.2.3 Selección de las variables ambientales..... | 37 |
| 4.2.4 Caracterización de nicho fundamental existente..... | 38 |
| 4.3 Modelamiento de distribución potencial | 38 |
| 4.3.1 Identificación de áreas geográficas | 40 |
| 4.4 Evaluación de superposición del nicho ecológico | 40 |
| 5. RESULTADOS | 42 |
| 5.1 Modelamiento de nicho ecológico | 42 |
| 5.1.1 Obtención de registros de ocurrencia | 42 |
| 5.1.2 Selección de las variables ambientales..... | 43 |
| 5.1.3 Caracterización del nicho fundamental existente. | 52 |
| 5.2 Modelamiento de distribución potencial | 60 |
| 5.2.1 identificación de áreas geográficas | 60 |
| 5.3 Evaluación de conservadurismo de nicho | 70 |
| 5.3.1 <i>Lutzomyia shannoni</i> | 73 |
| 5.3.2 <i>Lutzomyia gomezi</i> | 74 |
| 5.3.7 <i>Lutzomyia ovallesi</i> | 76 |
| 6. DISCUSIÓN..... | 78 |
| 6.1 Caracterización del nicho fundamental existente | 78 |
| 6.2 Identificación de áreas geográficas | 81 |

| | |
|--|-----|
| 6.3 Evaluación de conservadurismo de nicho | 84 |
| 7. CONCLUSIONES..... | 87 |
| 9. BIBLIOGRAFÍA..... | 89 |
| ANEXOS. | 103 |

Listado de tablas

| | |
|---|----|
| Tabla 1. Variables bioclimáticas | 34 |
| Tabla 2. Sets de variables para el modelamiento de <i>Lu. shannoni</i> , <i>Lu. gomezi</i> y <i>Lu. ovallesi</i> | 47 |
| Tabla 3. Estadísticas de rendimiento para los mejores modelos seleccionados para el modelamiento de <i>Lu. shannoni</i> , <i>Lu. gomezi</i> y <i>Lu. ovallesi</i> | 51 |

Listado de figuras

| | |
|---|----|
| Figura 1. Diversidad de principales vectores del Género <i>Lutzomyia</i> en el continente americano. Fuente: (Paredes & Santos 2015)..... | 17 |
| Figura 2. La dualidad de Hutchinson en 3 variables climáticas (dispersograma en 3 dimensiones, denotado por E). Fuente: Soberon, Olvera, & Peterson, 2017..... | 22 |
| Figura 3. Esquema de nicho fundamental y nicho realizado. Fuente: OSINFOR, 2013. | 23 |
| Figura 4. Diagrama BAM o representación idealizada del espacio geográfico. Fuente: Soberon, Olvera, & Peterson, 2017..... | 25 |
| Figura 5. Ubicación geográfica del área de estudio..... | 32 |
| Figura 6. Distribución de los registros de ocurrencias usados en los modelos de nicho y distribución potencial de las especies del género <i>Lutzomyia</i> en centro y Sudamérica..... | 42 |
| Figura 7. Correlograma de las variables ambientales para (A) <i>Lu. shannoni</i> (B) <i>Lu. gomezi</i> en el área de calibración..... | 44 |
| Figura 8. Correlograma de las variables ambientales para <i>Lu. ovallesi</i> del área de calibración..... | 45 |

| | |
|---|----|
| Figura 9. Análisis de componentes principales para las variables de (A) <i>Lu.shannoni</i> y (B) <i>Lu. gomezi</i> | 46 |
| Figura 10. Análisis de componentes principales para las variables de <i>Lu. ovallesi</i> | 47 |
| Figura 11. Distribución de modelos no estadísticamente significativos y modelos seleccionados para (A) <i>Lu. shannoni</i> y (B) <i>Lu.gomezi</i> | 49 |
| Figura 12. Distribución de modelos no estadísticamente significativos y modelos seleccionados para <i>Lu. ovallesi</i> | 50 |
| Figura 13. Nicho fundamental existente de <i>Lu. shannoni</i> en el espacio ambiental (E) en: (A) el último máximo glacial (pasado), (B) el presente, (C) escenario futuro de cambio climático RCP 4.5, y (D) escenario futuro de cambio climático RCP 8.5..... | 54 |
| Figura 14. Nicho fundamental existente de <i>Lu. gomezi</i> en el espacio ambiental (E) en: (A) el último máximo glacial (pasado), (B) el presente, (C) escenario futuro de cambio climático RCP 4.5, y (D) el escenario futuro de cambio climático RCP 8.5..... | 57 |
| Figura 15. Nicho fundamental existente de <i>Lu. ovallesi</i> en el espacio ambiental (E) en: (A) el último máximo glacial (pasado), (B) el presente, (C) escenario futuro de cambio climático RCP 4.5, (D) escenario futuro de cambio climático RCP 8.5..... | 59 |
| Figura 16. Distribución potencial en centro y Sudamérica de <i>Lu. shannoni</i> para: (A) el área de calibración, y (B) el presente..... | 61 |
| Figura 17. Distribución potencial en centro y Sudamérica de <i>Lu. shannoni</i> para: (A) el último máximo glacial, (B) el escenario futuro de cambio climático RCP4.5, (C) el escenario futuro de cambio climático RCP8.5..... | 62 |

- Figura 18.** Distribución potencial en centro y Sudamérica de *Lu. gomezi* para: (A) el área de calibración y (B) el presente.....65
- Figura 19.** Distribución potencial en centro y Sudamérica de *Lu. gomezi* para: (A) el último máximo glacial, (B) el escenario futuro de cambio climático RCP4.5, (C) el escenario futuro de cambio climático RCP8.5..... 66
- Figura 20.** Distribución potencial en centro y Sudamérica de *Lu. ovallesi* para: (A) el área de calibración y (B) el presente. 68
- Figura 21.** Distribución potencial en centro y Sudamérica de *Lu. ovallesi* para: (A) el último máximo glacial, (B) el escenario futuro de cambio climático RCP4.5, (C) el escenario futuro de cambio climático RCP8.5.....69
- Figura 22.** Nichos fundamentales modelados en nicheA basados en el elipsoide de minino volumen (EMV) para *Lu. shannoni*, *Lu. gomezi*, y *Lu. ovallesi* en tres dimensiones ambientales (PC1, PC2 y PC3) en el: (A) Pleistoceno, (B) Presente, (C) Escenario futuro de cambio climático RCP4.5, (D) Escenario futuro de cambio climático RCP8.5.....72
- Figura 23.** Nichos fundamentales existentes modelados en nicheA basados en el elipsoide de minino volumen (EMV) para *Lu. shannoni*, en las diferentes escalas temporales..... 74
- Figura 24.** Nichos fundamentales modelados en nicheA basados en el elipsoide de minino volumen (EMV) para *Lu. gomezi*, en las diferentes escalas temporales.....75
- Figura 25.** Nichos fundamentales modelados en nicheA basados en el elipsoide de minino volumen (EMV) para *Lu. ovallesi*, en las diferentes escalas temporales.....77

1. INTRODUCCIÓN

Las especies se encuentran en una interacción directa con los factores ambientales, lo que permite que cada organismo posea un determinado rango de tolerancia fisiológica, que repercute en la supervivencia (desarrollo y reproducción) en el tiempo y espacio de la especie, esto también denominado “nicho ecológico”(López, 2007; Peterson et al., 2011). Ahora bien, en la actualidad la identificación de las condiciones ambientales que definen el nicho de los actores (vector, parásito, hospedador, etc.) en un sistema de una enfermedad aclara factores importantes sobre la ecología y la geografía de una enfermedad infecciosa (Escobar y Craft, 2016).

Los sistemas de transmisión vectorial pueden verse afectados por patrones de conservación de nicho ecológico, todo esto gracias a una serie particular de procesos en la dinámica de los patógenos, como por ejemplo en qué áreas podrían dispersarse y con qué hospedadores interactúan los vectores (Ibarra, Riverón, Peterson, Cordero, y Ramsey, 2014), ya que los organismos deben enfrentar extinciones o adaptaciones, modificando sus actividades estacionales, patrones migratorios e interacciones interespecíficas (Castillo, Alò, González, y Samaniego, 2018). En consecuencia los nichos pueden conservarse o permanecer estables a largo plazo, evolucionando las restricciones sobre las tolerancias y necesidades fisiológicas de las especies, es decir, que podrían ser especialmente estáticos y si evolucionan, pero no con frecuencia o de manera espontánea (Peterson et al., 2011).

Las especies deben generar una modificación en su distribución geográfica gracias a las fluctuaciones climáticas, para así mantener el equilibrio con las condiciones ambientales que definen su nicho (Peterson et al., 2011), por lo tanto, la identificación de los factores ambientales que determinan la presencia de los vectores en un sistema, permite obtener información base sobre

la ecología y la geografía de una enfermedad infecciosa, además al estudiar la variación climática se puede entender la modulación de la incidencia de la enfermedad transmitida por los vectores, información útil para el diseño de estrategias de control preventivo (Quintana, Salomón, Guerra, Lizarralde De Grosso, & Fuenzalida, 2013).

Los flebótomos del género *Lutzomyia* responsables de la transmisión del protozoo *Leishmania*, son causantes de la enfermedad tropical conocida como leishmaniasis (Contreras, 2013), estos presentan una amplia diversidad y distribución a lo largo del continente americano, indicando la adaptación a una variedad de hábitats con implicaciones importantes para el control vectorial, dada la diversidad de nichos ecológicos relacionados para cada especie (Paredes y Santos 2015), por ello este grupo de insectos puede constituir un buen modelo para evaluar la retención de nicho, que propone una menor divergencia esperada, que sería el resultado de una selección estabilizadora, o restricciones evolutivas como las impuestas por factores genéticos del desarrollo o de nivel de población (Ibarra et al., 2014).

En la actualidad los estudios de modelamiento de nicho ecológico en especies del género *Lutzomyia* se han utilizado para entender el comportamiento de las especies en el espacio ambiental y geográfico en distintas escalas temporales, espaciales y en distintos escenarios de cambio climático, estos estudios generando información del paisaje aislado que proporciona solo una perspectiva parcial de los refugios históricos o actuales y su posible dispersión (Llanes, Pech, Ibarra, Rebollar, y Ramsey, 2018), por tal razón, entender el conservadurismo en insectos vectores permitiría la comprensión de las restricciones en las respuestas adaptativas para enfrentar el cambio climático o cambios en los hábitats por factores antropogénicos, asimismo de la relevancia en las implicaciones para la ecología de enfermedades (Ibarra et al. 2014).

Por ello, comprender la dinámica de los nichos ecológicos de las especies vectores de Leishmaniasis es fundamental, ya que están relacionados y han evolucionado a lo largo de los años en cada región, causando un impacto directo sobre la abundancia y distribución de los vectores (Nieves et al. 2015). En particular debido a que los factores históricos actúan en múltiples escalas, dado que la cantidad de tiempo disponible para que un clado amplíe su rango puede determinar si existe la posibilidad de dispersión (Dupin y Smith, 2019)..

Por lo cual, en este estudio se evaluó la existencia de conservadurismo de nicho ecológico en tres especies del género *Lutzomyia*, bajo diferentes escalas temporales (pasado, presente y futuro). Esto con el fin de estimar la influencia de la variación en las condiciones climáticas a través del tiempo en el conservadurismo o divergencia de los nichos de estas especies, para lograr comprender la dinámica espacio-temporal de estos flebotomos y como podría verse relacionado en la transmisión de la Leishmaniasis.

2. MARCO DE REFERENCIA

2.1 Generalidades del género *Lutzomyia*

2.1.1 Distribución

Los flebótomos (del griego phlebos, vena y tomos, cortar) son pequeños insectos categorizados taxonómicamente dentro del orden Diptera, suborden Nematocera, familia Psychodidae Newman, 1834, subfamilia Phlebotominae Rondani, 1856 (Contreras, 2013). Esta subfamilia es de distribución mundial e incluye especies reconocidas por su relevancia en salud pública y veterinaria (Contreras, 2014). Sin duda, su mayor importancia radica en el papel que cumplen como vectores naturales de protozoos del género *Leishmania* y de la bacteria *Bartonella bacilliformis*, agentes causales de la leishmaniasis y bartonelosis respectivamente (Bolaños R., 2015).

En América se han registrado alrededor de 500 especies pertenecientes a la subfamilia Phlebotominae, distribuidas en cuatro géneros (Contreras, Vélez, Porter, & Uribe, 2014). El género *Brumptomyia* lo conforman 26 especies y se distribuyen desde el sur de México hasta el norte de Argentina, el género *Warileya* agrupa ocho especies distribuidas desde Costa Rica hasta Bolivia y el género *Hertigia* es considerado monotípico registrado solo para Costa Rica y Panamá, no presentando implicación alguna en la transmisión de agentes patógenos que afecten al humano, debido a que las especies de estos tres géneros no son hematófagas (Paredes y Santos, 2015). Por el contrario, en el género *Lutzomyia* se ubican todas las especies de interés en salud pública (Contreras, 2013).

La gran diversidad de especies del género *Lutzomyia* en las Américas, se debe a la adaptación de una variedad de hábitats en todo el continente, principalmente debido a la asociación

de la mayoría de las especies con hábitats selváticos y también a la adaptación de hábitats peridomiciliares (Paredes y Santos, 2015). *Lutzomyia longipalpis* es considerado como el principal vector de Leishmaniasis visceral en el Neotrópico (Fig.1), además, su distribución geográfica va desde el sur de México hasta el norte de Argentina, pero es discontinua ocurriendo primeramente en zonas con hábitats secos en Centroamérica y el norte de Suramérica (Hoyos,2012).



Figura 1. Diversidad de principales vectores del Género *Lutzomyia* en el continente americano. Fuente: (Paredes & Santos 2015).

Las especies pertenecientes al grupo verrucarum (*Lutzomyia spinicrassa*, *Lu. longiflocosa*, *Lu. gomezi*, *Lu. evansi*, *Lu. torvida*, *Lu. Ovallesi*, y *Lu. youngi*, etc), en la actualidad también son altamente estudiadas debido a que este grupo obedece a estrechas relaciones evolutivas, endemismos y coevolucion con diferentes patógenos (Bejarano, Rojas, Uribe, & Vélez, 2003), además, los registros de captura dan cuenta de su amplia distribución desde México, Guatemala, Belice, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, República Dominicana, Panamá, Cuba, Haití, Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, hasta Bolivia y Brasil (Paredes y Santos, 2015) (Fig.1).

2.1.2 Biología y ecología

Los flebótomos del género *Lutzomyia* son insectos con metamorfosis completa (holometábolos), con poca capacidad de vuelo; son caracterizados por un cuerpo hirsuto y pequeño (2 y 3.5 mm de longitud) y están restringidos al continente americano (Bolaños, 2015). Los adultos de ambos sexos se alimentan de los azúcares producidos por las plantas, áfidos y/o coquidios, las hembras también son hematófagas, condición necesaria para la maduración de los huevos, estas fuentes sanguíneas están representadas por diversos hospederos vertebrados endotérmicos (ganado, perros, roedores y hombre) y los vertebrados exotérmicos, como los reptiles y anfibios (Gutiérrez, 2013).

Los flebótomos presentan fototropismo positivo, tienen actividad crepuscular y nocturna (Desde las 16:00 hasta las 07:00 horas del día siguiente), momento en que la temperatura disminuye y aumenta la humedad, aunque también están activas durante el día) (Bolaños, 2015). En áreas tropicales los flebótomos exhiben características temporales y patrones biotópicos definidos, aumentando sus poblaciones (Contreras, 2013). Además, factores como la

deforestación, la incursión en las explotaciones agrícolas, los asentamientos humanos en zonas boscosas y la presencia de animales silvestres y/o domésticos, son las principales causas que inciden en la ocurrencia de estos vectores, con características epidemiológicas particulares en cada región (Nieves et al. 2015).

Este grupo de insectos tiene gran importancia médica, pues varias especies son vectores biológicos de agentes patógenos, que causan afecciones graves tanto a los seres humanos como a animales domésticos y salvajes (Barreto, Burabano, & Barreto, 2006). Transmiten principalmente la Leishmaniasis, pero pueden llegar a transmitir la bacteria *Bartonella bacilliformis* causante de la bartonelosis, la cual ha originado brotes epidémicos con mortalidad muy alta en Perú, Ecuador y Colombia (Contreras, 2013). Además, distintas especies del género *Lutzomyia* son vectores de varios virus (por ejemplo, los virus Arboledas, Chagres, Alagoas e Indiana) (Fernández, 2008).

Estas especies pueden ocupar diversos tipos de hábitats, en su mayoría pueden encontrarse en lugares húmedos, de difícil acceso como en raíces, grietas y huecos de árboles maduros o en descomposición, además en cuevas y en lugares con abundante humus, ya que las hembras prefieren lugares ricos en materia orgánica para la puesta de huevos, desarrollo y maduración de los estadios larvarios, además de contribuir al reciclaje de nutrientes presentes en suelos en descomposición (Bolaños R., 2015). Por ello, la relación de estos flebótomos y sus hábitats puede estar definida por varios factores, como las actividades antropogénicas que alteran el equilibrio de las poblaciones particulares en cada región (Rujano et al. 2015). En un enfoque epidemiológico las especies el desequilibrio permite su migración y adaptarse a las áreas degradadas o estableciéndose en domicilios, aumentando el riesgo a la transmisión de *Leishmania sp.* (Varderrama, Herrera y Salazar, 2008).

Las condiciones climáticas y ecológicas influyen en la abundancia de estos flebótomos, lo que repercute en la cadena epidemiológica de la Leishmaniasis (Rujano et al. 2015). Por ello en áreas tropicales húmedas, la densidad poblacional de la mayoría de las especies de flebótomos se incrementa durante o poco después de la temporada de lluvias, además se evidencia un decrecimiento marcado de la abundancia de adultos durante períodos de sequía prolongados (Ontivero, 2017). Por lo tanto, se considera que la precipitación, es uno de los parámetros más relacionados con la dinámica poblacional de los flebótomos aunque el efecto varía según el área geográfica evaluada (Cardona, 2015).

Por otra parte, algunos estudios han demostrado que el aumento en la temperatura puede resultar en una expansión de la distribución geográfica, con el subsiguiente aumento de casos de leishmaniasis (Nieves et al., 2015), además asociado con la humedad relativa son los factores ambientales con una mayor influencia en la distribución de los vectores, afectando tanto su actividad como su abundancia y por consiguiente, siendo determinantes en la dinámica de transmisión de la enfermedad (Cardona, 2015).

2.2 Nicho ecológico

2.2.1 Generalidades

La idea general de "nicho" se refiere a las condiciones ecológicas que requiere una especie para mantener las poblaciones en una región determinada, junto con los impactos que la especie tiene sobre sus recursos, otras especies que interactúan, el hábitat y el medio ambiente (Peterson et al., 2011). Es decir, cuando nos referimos al nicho ecológico podemos definirlo como la relación entre una población de organismos y su medio ambiente en la que las interacciones pueden operar

en ambas direcciones: del organismo al ambiente y viceversa, afectando el ambiente la aptitud esperada de un organismo (Leibold & Geddes, 2005).

Hutchinson (1978) define el nicho ecológico como un hiperespacio n-dimensional donde se concentran un conjunto de condiciones ambientales que necesita una especie para persistir y mantener un tamaño poblacional estable (Peterson et al., 2011; Urcádiz, 2018), además realizó una diferenciación profunda entre las variables scenopoéticas (de las raíces griegas para “preparar el escenario”), como las llamó, que no se consumen y para las que no se produce competencia, y otras que pueden consumirse dinámicamente y pueden ser el objeto de la competencia, que denominó variables bionómicas (Peterson et al., 2011).

Las variables scenopoéticas presentan un espacio multidimensional que existe en una región y tiempo dado, el cual recibe el nombre de espacio **E** o también denominado espacio ambiental, estando compuesto de variables de grano grueso, dependiendo de la disponibilidad de los datos (variables ambientales) (Peterson et al., 2011). Las proyecciones de las variables en el espacio multidimensional en una retícula de resolución dada, pueden ser proyectadas específicamente sobre la región de interés conocido como espacio **G** o espacio geográfico, que al utilizar un número significativo de variables con precisión adecuada, establece una relación 1:1 entre los puntos del espacio **G** y los del espacio **E**, es decir que la modelación correlativa de nichos permite entonces crear un objeto en **E** que es posteriormente «proyectado» a **G** (Soberon, Olvera, y Peterson, 2017). Esta correspondencia entre el espacio geográfico y el espacio de nicho, abstracto y multidireccional se denomina dualidad de Hutchinson (Fig. 2).

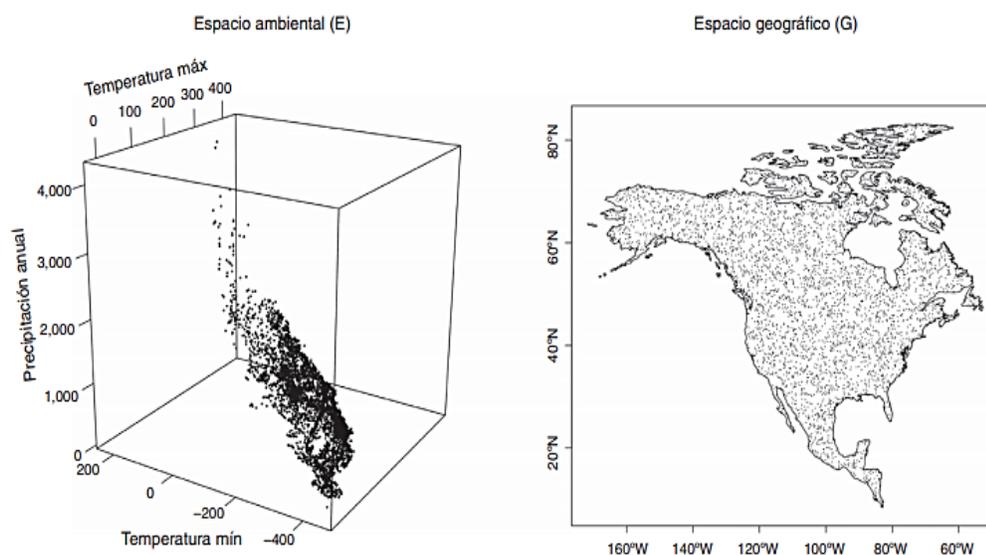


Figura 2. La dualidad de Hutchinson en 3 variables climáticas. El espacio geográfico se encuentra representado por 4,000 puntos con coordenadas al azar (mapa, denotado por G) y se extrajeron los valores de 3 variables bioclimáticas correspondientes a cada punto (dispersograma en 3 dimensiones, denotado por E). Fuente: Soberon, Olvera, & Peterson, 2017

El nicho fundamental puede ser definido como un hipervolumen de variables ambientales de una especie, “donde cada punto corresponde a un estado del medio ambiente que permite que la especie exista indefinidamente” (Peterson et al., 2011), es decir, que las variables del espacio donde se desarrolla una especie permitirán la expresión fisiológica o la capacidad de subsistir en la ausencia de otras especies (López, 2007). Por otra parte, el nicho realizado puede ser definido con un subconjunto del nicho fundamental en el cual las especies están restringidas debido a sus interacciones interespecíficas (Fig.3), de manera menos compleja es el espacio ecológico y geográfico donde la especie vive (OSINFOR (Organismo Superior de los Recursos Forestales y de Fauna Silvestre Peru), 2013; Peterson et al., 2011).

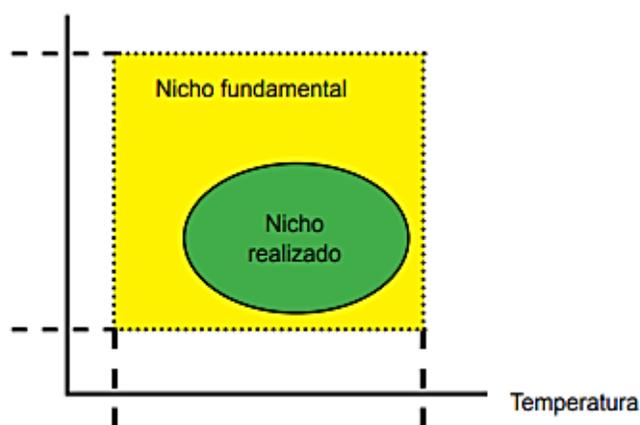


Figura 3. Esquema de nicho fundamental y nicho realizado. Fuente: OSINFOR, 2013.

La hipótesis del ruido eltoniano (Peterson et al., 2011) dentro del modelado de nicho ecológico, permite a las variables scenopoéticas establecerse en un espacio ambiental (E) con n variables multidimensionales e independientes, mismas que representan un espacio geográfico, ya que las interacciones de las variables bióticas definidas como “nichos Eltonianos”, tienen importancia a nivel individual y escalas geográficas reducidas, por lo contrario a escalas mayores como a nivel paisaje o regional dejan de tener peso y los modelos se pueden simplificar a variables abióticas (Urcádiz, 2018).

En particular, siendo crítico distinguir los factores ambientales que están vinculados dinámicamente a la población o nichos de las especies focales de aquellos que no lo están; en otras palabras, cada organismo posee un determinado margen de tolerancia fisiológica y por lo tanto a través de las múltiples adaptaciones a diferentes rasgos de tolerancia se forman múltiples áreas multidimensionales donde los organismos realizan su desarrollo y permiten la preservación de la especie (López, 2007). Ahora bien, las variaciones en los factores ambientales pueden impulsar a cambios rápidos en la distribución de insectos vectores y permitir la aparición y reaparición de enfermedades infecciosas, por ello es necesario la identificación de estos y sus posibles variaciones,

ya que permite entender y prever la respuesta ecológica en las especies transmisoras y por ende la transmisión de enfermedades (Acosta et al., 2012; Chalghaf et al., 2018).

2.2.1.1 Diagrama BAM

Entre los factores que determinan causalmente el área de distribución de una especie, se encuentran sus tolerancias ambientales (su nicho fundamental), la presencia o ausencia de otras especies (polinizadoras, dispersoras, competidoras, depredadoras, etc.) y las posibilidades de dispersión en períodos de tiempo y desde áreas originales relevante, dicho en otras palabras, un área de distribución, en general, depende de muchos factores, más que el simple nicho fundamental de la especie (Soberón, Osorio-Olvera, & Peterson, 2017)

El diagrama BAM (Fig.4) permite expresar las altas probabilidades de una especie de ser observada en aquellas regiones del planeta donde: i). existan las condiciones abióticas necesarias, representada por «A»; ii) existan las condiciones bióticas adecuadas, en otras palabras, el medio biótico de la especie y representada por «B»; iii) Sitios de accesibilidad a la dispersión de la especie desde la región de su origen histórico, o bien desde alguna región definida en un momento temporal relevante, representada por «M» (Soberón et al., 2017). La zona denotada por GO, o área ocupada es la intersección de favorabilidad biótica y abiótica, y de accesibilidad histórica, es decir donde la especie puede ser observada y recolectada (Romero & Garcia, 2014).

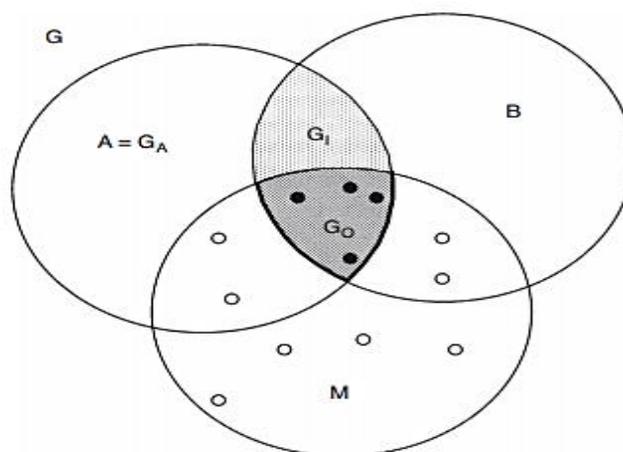


Figura 4. Diagrama BAM o representación idealizada del espacio geográfico. Fuente: Soberon, Olvera, & Peterson, 2017

2.3 Modelamiento de nicho

Los datos de distribución generalmente de las especies transmisoras de enfermedades y especialmente de los flebótomos suelen ser incompletos, y muchas veces solo se tiene información de los datos de ocurrencia, que pueden proporcionar aspectos sobre la ecología de transmisión de estas especies (Llanes et al, 2018). Por ello en la actualidad se utiliza la estimación de los diferentes aspectos de la distribución geográfica y ecológica de las especies a partir de los datos de distribución fragmentaria (datos de presencia / ausencia) que están comúnmente disponibles, este enfoque denominándose "modelado ecológico de nichos" o "modelado de aptitud del hábitat" (Lobo, Jiménez, & Hortal, 2010).

Los modelos predictivos o modelado de nicho ecológico (MNE) son una herramienta importante en una variedad de aplicaciones en ecología, restauración, conservación y en efectos del cambio climático (Ibarra, 2008). Permitiendo integrar variables ecológicas (variaciones en la precipitación, temperatura y humedad relativa) asociadas a las especies y así entender las variables

que permiten predecir su distribución (Nieves, 2015). La aplicación de esta herramienta está ligada al avance de los sistemas de información geográfica y a técnicas estadísticas, prediciendo la presencia de una especie en áreas no exploradas, basada en los sitios de presencia, correlacionados con las variables bioclimáticas (Rujano, 2015).

Los modelos de nicho ecológico, habitualmente se construyen con los siguientes pasos: a) registros, colecciones biológicas, datos recogidos en campo (bases de datos). b) Puntos de ocurrencia y ausencia de la especie. c) Variables bioclimáticas, para generar los modelos ajustados a la escala temporal requerida (Cervantes, 2015). Por ello el MNE se refiere a modelar condiciones ambientales, que se aproximan más o menos al nicho fundamental o nicho realizando dependiendo del algoritmo, de la configuración del BAM y de la calidad de las observaciones (Soberón et al., 2017).

En los últimos diez años se ha observado un avance en el desarrollo de algoritmos que permiten modelar el nicho ecológico de las especies (Illoldi y Escalante, 2008). MaxEnt es uno de los algoritmos más utilizados en la actualidad, este trata de encontrar la distribución de probabilidad de máxima entropía (cercana a la uniforme), sujeta a limitaciones impuestas por la información disponible en torno a la distribución observada de las especies y las condiciones ambientales del área de estudio, es decir el programa permite calcular la distribución de una especie en un área determinada con relación a los datos de georeferenciación y los factores abióticos como los variables meteorológicas (Palma & Rodríguez, 2014).

Algunas de las ventajas de MaxEnt incluyen: 1) Requiere solo datos de presencia, pero puede usar datos de ausencia, y en ambos casos en conjunto con variables ambientales. 2) Puede usar tanto datos continuos como categóricos y puede incorporar interacciones entre distintas variables. 3) Utiliza eficientes algoritmos que han sido desarrollados para garantizar convergencia

en una óptima (entropía máxima) distribución probabilística. 4) La distribución probabilística de MaxEnt tiene una definición matemática concisa (Reguerin, 2012).

Finalmente, el modelamiento de distribución potencial en parásitos, vectores u hospedadores puede ser utilizado generalmente con el fin de mapear las distribución potenciales e inferir el riesgo de transmisión de enfermedad, siendo esto importante ya que el acto de vigilancia in situ requiere de recursos extensos y de manera más sencilla, las predicciones generadas por las distribuciones permiten a los investigadores comprender mejor donde es más probable el riesgo de una enfermedad transmitida por vectores, por otra parte, se recomienda no utilizar datos de ausencia para las estimaciones de distribución en estos insectos puesto que estos pueden fallar al capturar correctamente las características del ambiente, por esto para el modelamiento de nicho en vectores suelen utilizarse algoritmos de presencia y presencia de fondo, estos recibiendo una amplia atención y aceptación por la comunidad científica (Escobar & Craft, 2016; Sloyer et al., 2019).

2.4 Conservadurismo de nicho

Una de las observaciones en la ecología evolutiva implica que las condiciones por las que el nicho puede evolucionar rápidamente, siguiendo un cambio ambiental fuerte, son muy restringidas, proceso denominado como “hipótesis del conservadurismo del nicho” (Soberon y Miller, 2009), además las especies estrechamente relacionadas tienden a ser más similares entre sí que otras más distantes, es decir que los individuos filogenéticamente cercanos comparten similitudes morfológicas, fisiológicas y ecológicas (Cooper, Jetz, y Freckleton, 2010). El patrón resultante de similitud en nichos ecológicos entre especies relacionadas se ha denominado conservadurismo de nicho filogenético, también definido como la tendencia de las especies

relacionadas a conservar sus requisitos ancestrales o nicho (Martínez, Mejía, Ortega, & Méndez-de la Cruz, 2019)

Estudios recientes demuestran que la especialización climática y el conservadurismo de nicho a lo largo del tiempo podrían implicar un efecto en el tiempo de especiación y la riqueza de las especies al limitar la dispersión de los linajes (Kozak & Wiens, 2010). En este sentido, la distribución geográfica actual de las especies se puede explicar cómo la interacción de los procesos históricos estudiados por biogeografía como la vicariedad, junto con los procesos de poca profundidad que incluyen factores ecológicos, incluido el filtrado de hábitats, variables bióticas como la competencia o la depredación (Martínez et al., 2019).

La importancia de los estudios en conservadurismo en varias áreas de la biología radica en la interacción entre la evolución de nichos y la conservación de estos, ya que forma parte de una variedad de patrones, distribuciones geográficas y procesos biológicos observadas en muchas especies (Martínez, Aguirre, Eguiarte, & Jaramillo, 2016). Además, la idea de que los nichos de las especies se conservan filogenéticamente también es un supuesto clave, ya sea explícitamente o no, para métodos como el modelado de nichos ambientales, la filogenética comunitaria y los análisis comparativos filogenéticos (Cooper, Jetz, & Freckleton, 2010).

En la actualidad gracias a los avances en las técnicas de modelado y la accesibilidad de puntos de ocurrencia y factores ambientales, se puede calcular las diferencias de nichos reales (nicho realizado) y de fondo (nicho fundamental) entre los taxones, si los nichos reales son más similares de lo esperado dadas las diferencias ambientales fundamentales entre los orígenes, se infiere que las especies muestran un conservadurismo de nicho y que la especiación no se produjo posiblemente gracias a la divergencia ecológica (FitzGerald, 2017).

2.5 Pleistoceno

El pleistoceno se inicia hace aproximadamente 2.58 millones de años hasta los 10.000 años antes del presente y acontece posteriormente al denominado plioceno y precede al actual Holoceno (Monografías del Museo de Historia Natual y Cultural del Desierto de Atacama, 2018), Fue un periodo de grandes cambios ambientales que dieron origen a una gran variedad de ecosistemas, los cuales fueron los hábitats de un gran número de especies, muchas de las cuales se encuentran actualmente extintas (Salinas, Jiménez, & Castañeda, 2016), por ende se cree que este periodo tuvo grandes efectos sobre la distribución geográfica y la diversidad de las especies existentes (Zhu et al., 2016).

La característica fundamental de este periodo es el desarrollo de cuatro glaciaciones, además de múltiples registros de aproximadamente 50 ciclos glaciales/interglaciares de magnitud variable (según la región), con fases alternas de condiciones frías y semiáridas durante las glaciaciones, y condiciones húmedas durante los periodos interglaciares (Llanes et al., 2018). Además, recientes estudios filogeograficos han demostrado la persistencia de las especies durante las fases glaciares y las rutas post-glaciar (Zhu et al., 2016), mediante la adaptaciones de condiciones locales o regionales cambiantes (contracciones y expansiones), con distintas implicaciones paleogeograficas (Llanes et al., 2018).

Las influencias glaciales sobre el medio ambiente varían según la región geográfica, por ejemplo, las regiones tropicales nunca han sido cubiertas por capas de hielo, pero las regiones montañosas con altitudes relativamente altas posiblemente experimentaron climas glaciares fuertes, más fríos y más secos, por lo tanto, con importantes cambios bióticos durante el Pleistoceno (Ye, Chen, & Bu, 2016). Además, recientemente los estudios filogeograficos de especies con amplia distribución, han ayudado a entender el impacto de las fluctuaciones del

pleistoceno en los linajes neotropicales modernos y como han impactado en los procesos de dinámica de las poblaciones (Mendoza, Guriérrez, Poteaux, Ornelas, & Zaldívar, 2018).

El último máximo glacial ocurrió alrededor de 23.000-18.000 años del presente, siendo considerado como un evento importante en la distribución de las especies (Fu, Hua, & Zhang, 2014). Algunas especies durante este evento habitaban en refugios donde las condiciones climáticas no eran extremas, y posteriormente migraron y recolonizaron nuevas áreas cuando mejoraron las condiciones climáticas, estos cambios en el paisaje en grandes regiones han tenido un efecto en la evolución y dinámica de las poblaciones, por ende, representando un papel importante en el mantenimiento de la diversidad genética (Carrillo, García, Blásquez, Flores, & Zamorano, 2017).

En la actualidad se ha demostrado mediante la evidencia fósil de los insectos del pleistoceno la gran similitud morfológica con sus equivalentes actuales y por lo tanto de los conjuntos de especies que han permanecido similares a lo largo del tiempo, puesto que principalmente los insectos han podido rastrear su nicho climático para que las condiciones ambientales en las que viven permanezcan similares durante periodos largos de tiempo (conservadurismo de nicho), ahora bien, este patrón evolutivo en los insectos vectores, podría afectar la dinámica de transmisión de los patógenos (Ibarra. et al., 2014; Montemayor et al., 2017). Por lo tanto, en el presente estudio, evaluamos el conservadurismo de nicho en tres vectores de Leishmaniasis pertenecientes al género *Lutzomyia*, mediante el enfoque de superposición de elipsoides de nicho con base al área de distribución natural de las especies.

3. OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar el conservadurismo de nicho en *Lutzomyia gomezi*, *Lu. shannoni* y *Lu. ovallesi* del pleistoceno a escenarios futuros en centro y sur américa.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICO

- Caracterizar el nicho ecológico fundamental existente de *Lutzomyia gomezi*, *Lu. shannoni* y *Lu. ovallesi* en el último máximo glacial, la actualidad y en escenarios futuros de cambio climático
- Identificar las áreas geográficas con idoneidad ambiental para la distribución potencial de *Lutzomyia gomezi*, *Lu. shannoni* y *Lu. ovallesi* en el último máximo glacial, el presente y escenarios futuros de cambio climático en centro y sur américa
- Evaluar la similitud y superposición de los nichos fundamentales existentes de *Lutzomyia gomezi*, *Lu. shannoni* y *Lu. ovallesi* del último máximo glacial, el presente y escenarios futuros de cambio climático

4. METODOLOGIA

4.1 Área de estudio

El estudio de evaluación de conservadurismo de nicho del pleistoceno a escenarios futuros de las especies: *Lutzomyia gomezi*, *Lu. shannoni*, *Lu. ovallesi*, se realizó en los subcontinentes americanos, denominados como América central o Centroamérica, y América del Sur o Sudamérica, siendo estas regiones conocidas étnico-geográficamente como Latinoamérica (Fig.5).

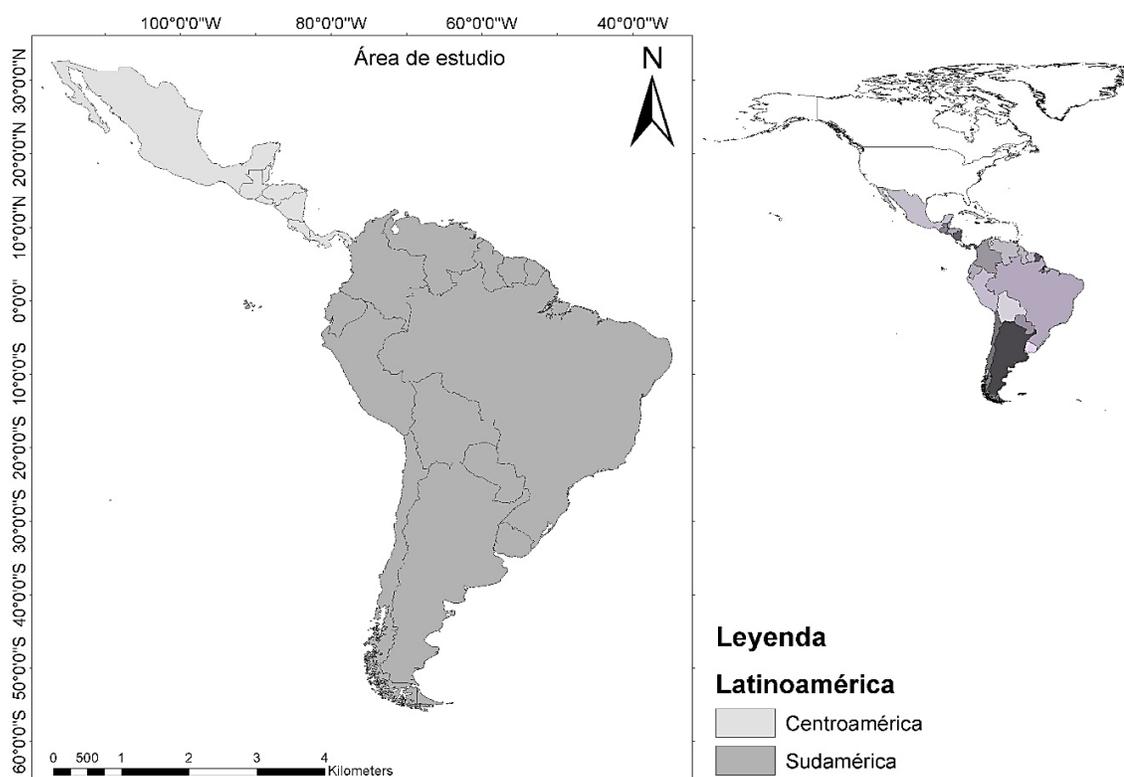


Figura 5. Ubicación geográfica del área de estudio.

El subcontinente centro americano es un istmo en forma oblicua con una extensión aproximada de 533.000 km, es una única región en el mundo cuya posición es a la vez intercontinental e interoceánica (Hall, 1985; Mckay, 2008). Este subcontinente se encuentra caracterizado por los contrastes en la estructura geológica diversa (altas montañas, volcanes, valles

y planicies aluviales y costeras), el relieve (factor que origina la diversidad), el clima y la vegetación tanto a nivel de la totalidad de la región, como en cada uno de los países (Mckay, 2008).

Sudamérica presenta una extensión de 17'823.754 km² (incluidos territorios terrestres y acuáticos) es decir aproximadamente 12% del mundo (UNISDR, 2015), este subcontinente se encuentra en la zona tropical, caracterizada por ser una de las regiones más ricas y variadas del planeta, por ende con una alta diversidad de especies y considerada como una región megadiversa (Barbieri et al., 2019; Naciones Unidas, 2009; UNEP-WCMC, 2016).

4.2 Modelamiento de nicho ecológico

4.2.1 Obtención de registros de ocurrencia

Los datos de ocurrencia de las especies *Lutzomyia gomezi*, *Lu. shannoni*, *Lu. ovallesi*, para Latinoamérica se obtuvieron de diversas fuentes, como revisiones de literatura científica disponibles en distintas bases de datos en línea (NCBI, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed>; ScienceDirect, <https://www.sciencedirect.com/>; Scopus, <http://www.scopus.com>; Springer, <https://www.springer.com/la>) utilizando diferentes combinaciones de las palabras clave “Psychodidae” “*Lutzomyia*” “Phlebotominae”. Además, se obtuvieron registros de referencias epidemiológicas y registros de colecciones entomológicas principalmente de la plataforma GBIF (Global Biodiversity Information Facility, <https://www.gbif.org/>).

Los registros obtenidos se compilaron en una base de datos donde fueron geo-referenciados con sus respectivas coordenadas geográficas para cada registro, asimismo se realizó una limpieza de datos que consistió en eliminar los registros duplicados en celdas de 1km² con el paquete raster en el software R 3.6.0 y registros cuya ubicación espacial no correspondieran con la referencia en

la base de datos, para ser utilizados en el posterior modelamiento de las especies en las distintas escalas temporales

4.2.2 Obtención de datos climáticos

Se obtuvieron 19 variables bioclimáticas (tabla 1), descargadas de la base climática llamada CHELSA (Climatologías en alta resolución para las áreas de superficie terrestre, <http://chelsa-climate.org/>), las cuales son un conjunto de datos climático de alta resolución (30 arcsec, ~1 km) para las áreas de superficie terrestre albergadas por el instituto federal suizo de investigación de Bosques y paisajes (Karger et al., 2017).

Tabla 1.

VARIABLES BIOCLIMÁTICAS

| ID | VARIABLES BIOCLIMÁTICAS |
|-------|--|
| BIO 1 | Temperatura media anual |
| BIO 2 | Rango de temperatura media mensual |
| BIO 3 | Isotermalidad |
| BIO 4 | Estacionalidad de la temperatura |
| BIO 5 | Temperatura máxima del mes más cálido |
| BIO 6 | Temperatura mínima del mes más frío |
| BIO 7 | Rango anual de temperatura (P5-P6) |
| BIO 8 | Temperatura media del trimestre más húmedo |
| BIO 9 | Temperatura media del trimestre más cálido |

| | |
|--------|--|
| BIO 10 | Temperatura media del trimestre más seco |
| BIO 11 | Temperatura media del trimestre más frío |
| BIO 12 | Precipitación anual |
| BIO 13 | Precipitación del mes más húmedo |
| BIO 14 | Precipitación del mes más seco |
| BIO 15 | Estacionalidad de la precipitación |
| BIO 16 | Precipitación del trimestre más húmedo |
| BIO 17 | Precipitación del trimestre más seco |
| BIO 18 | Precipitación del trimestre más cálido |
| BIO 19 | Precipitación del trimestre más frío |

Las variables bioclimáticas CHELSA están derivadas de la media mensual, máxima, temperatura media y valores medios de precipitación con incorporaciones de predictores orográficos que incluyen campos de viento, exposición de valle, altura de la capa límite con una corrección de polarización posterior, obteniendo datos resultantes en una climatología de temperatura y precipitación mensual para los años 1979-2013 (Karger, et al. 2017). Por ende, estas variables están desarrolladas principalmente para modelos de distribución de especies y aplicaciones ecológicas relacionadas, debido a que pueden representar un mejor desempeño en las tendencias anuales, factores ambientales extremos y factores limitantes (Copyright © 2019 Chelsa Climate, 2019).

Para el modelamiento de las especies en el pleistoceno se utilizaron variables climáticas extrapoladas en el último máximo glacial (aproximadamente 22,000 años atrás), estos datos

utilizan un paleoDEM a una resolución espacial de 30 arcos por segundo ~ 1 km, y una interpolación de la cubierta global del glaciar, esto generando una mejor representación de los valores de precipitación y temperatura esperados en la superficies, ya que se incluye la forma y la altura del glaciar (Copyright © 2019 Chelsa Climate, 2019). Los modelos suministrados en CHELSA son más dinámicos que los conjuntos de datos comparables que usan el método de cambio delta, debido a la influencia de cambios en la dirección del viento, los niveles de condensación y las tasas de lapso de temperatura (Karger, et al. 2017).

En el caso del modelamiento de nicho en escenarios futuros de cambio climático, igualmente se obtuvieron 19 variables climáticas extrapoladas para el año 2061-2080, bajo dos escenarios extremos de concentración de gases de efecto invernadero RCP4.5 y RCP8.5. El escenario pesimista (RCP8.5) considera mayores concentraciones de GEI (Gases de Efecto Invernadero) con un aumento proyectado de 2.6 a 4.8 °C en la temperatura global y un aumento de 0.45 a 0.82 m en los niveles del mar, el escenario optimista (RCP4.5), considera una menor concentración de GEI, proyectando un aumento de temperaturas en promedio entre 1.1 °C y 2.6 °C y de aumento 0.33 a 0.63 m en el nivel del mar (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2013), esto con el fin de evaluar un impacto mínimo y máximo del potencial del cambio climático en las especies del género *Lutzomyia*.

Se consideró el modelo MRI-CGCM3 (PMIP3) para el modelamiento en el último máximo glacial, ya que se ha demostrado la efectividad para cubrir la variabilidad presentada por las predicciones de los MCG (Modelos de Circulación General) para este periodo de tiempo (Varela, Lima-Ribeiro, y Terribile, 2015), en el caso de los escenarios futuros se consideró el modelo hadGEM2 (CMIP5) el cual ha demostrado superar a otros modelos especialmente para condiciones de superficie y circulación atmosférica en Sudamérica (Yin, Fu, Shevliakova, y Dickinson, 2013),

además en comparación a otros MCG presenta un menor sesgo espacial y por ende un mejor rendimiento (Krishnan y Bhaskaran, 2019).

Previamente a realizar el modelamiento de nicho se limitó el área geográfica actual de distribución de las especies, dado a que las variables climáticas originales se encuentran a escala global y se hizo necesario el modelamiento en una escala espacial específica (centro y sur américa). Para esto se exportaron las capas bioclimáticas a ArcMap versión 10.6 (ASCII a raster) y se cortaron los subcontinentes por medio de un polígono, para ser nuevamente exportadas (raster a ASCII) para el posterior modelamiento de las respectivas especies de interés. Un elemento importante en el desarrollo de modelos de nicho ecológico son las hipótesis de áreas (M) que han sido accesibles para la especie (Barve et al., 2011; Owens et al., 2013; Moo-Llanes, Pech-May, Oca-Aguilar, Salomón, & Ramsey, 2020;), por esto con base a los registros de presencia y las ecorregiones terrestres del mundo propuestas por la World Wildlife Foundation (WWF) (Olson et al., 2001), estimamos el área M para calibrar el modelo para cada especie.

4.2.3 Selección de las variables ambientales

La selección de los sets de variables a incluir en los modelos se basó en tres criterios: i) Análisis del coeficiente de correlación de Pearson con el fin de disminuir la colinealidad (Dupin y Smith, 2019), donde las variables que presentaran un valor de correlación positivo o negativo por encima de 0.7 eran candidatas a no incluir en el análisis, esto se evaluó mediante el paquete *corrplot* del software estadístico R 3.6.0 (Wei et al. 2017), ii) Un Análisis de componentes principales (ACP) usando los paquetes *factoMineR* y *factoextra* del software estadístico R 3.6.0, el cual permitió identificar el grado y dirección de la relación de las variables iii) el conocimiento de la biología y la historia natural, por su relevancia en la distribución ambiental y geográfica en las especies (Cobos, Peterson, Osorio, y Jiménez, 2019).

Finalmente, la selección del mejor set de variables para cada especie se basó en la significancia estadística en el área del receptor parcial bajo la curva, en el rendimiento predictivo (error de omisión derivado de subconjunto aleatorio independientes de los datos de ocurrencia), y el ajuste y simplicidad de los modelos (AICc adaptado para MaxEnt). Además, utilizamos solo las características de clase de identidad: lineal (l), cuadrático (q) y de producto (p), puesto que estas producen curvas de respuesta suaves (curvas de respuesta continua y diferenciable) (Cunze, Kochmann, Koch, Genthner, & Klimpel, 2019) en el paquete *kuenm* del software estadístico R 3.6.0 (Cobos, Peterson, Barve, y Osorio, 2019)

4.2.4 Caracterización de nicho fundamental existente

Para la visualización del espacio ambiental se utilizó el paquete *Ntbox* del software estadístico R 3.6.0 (Osorio, Vijay, Narayani, Soberón, y Falconi, 2018) con el mejor set de datos seleccionado por el paquete *kuenm* para cada especie, permitiéndonos visualizar las 3 variables climáticas con mayor aporte a la distribución de las especies y el comportamiento de los datos de ocurrencias en un elipsoide que caracteriza su idoneidad ambiental, ya que este paquete permite la extracción de datos de nicho con base en el conjunto de datos de longitud y latitud.

4.3 Modelamiento de distribución potencial

El algoritmo seleccionado fue MaxEnt (Máxima entropía), debido a que los datos de entrada fueron solo registros de presencia, además este muestra un buen rendimiento con conjuntos de datos incompletos, una alta precisión de simulación y un tiempo de ejecución del modelo corto (Li, Fan, y He, 2020), asimismo se ha demostrado que este algoritmo genera buenas predicciones con muestras de datos pequeñas (Martínez, Aguirre, Eguiarte, & Jaramillo, 2016). MaxEnt utiliza una técnica de aprendizaje de máquina para escoger los modelos más consistentes

a partir de la información disponible, es decir que utiliza la probabilidad de la máxima entropía sujeta a las restricciones impuestas por la información derivada de las variables climáticas en los puntos de ocurrencia (Chalghaf et al. 2018).

Para la ejecución de Maxent se seleccionó el paquete *kuenm* del software estadístico R 3.6.0 (Cobos et al., 2019), debido a que este paquete inicialmente permite seleccionar el mejor conjunto de variables mediante la evaluación de rendimiento de modelos creados en todas las combinaciones y configuraciones de parámetros distintas a este algoritmo, esto permitiendo un mayor rendimiento del modelo al evitar tanto el subajuste como el sobreajuste de las proyecciones (Cobos et al., 2019).

El uso del paquete *kuenm* permite procesos robustos de calibración de modelos, transferencias de modelos a múltiples escenarios los cuales permiten reducir significativamente el tiempo invertido en realizar estas tareas y evaluaciones eficientes de los riesgos de transposición estrictos en las transferencias de modelos a través de la métrica de paridad orientada a la movilidad (MOP, del inglés a Mobility- Oriented Parity) y la métrica de similitud ambiental multivariante (MESS, del inglés Multivariate Environmental Similarity Surface), que ayudan a prevenir la sobreinterpretación en los resultados del modelo (Cobos et al., 2019).

Para la ejecución de MaxEnt se utilizó validación cruzada con el 80% de registros para el entrenamiento y por ende el 20% de los registros al azar para la prueba de validación de los modelos (Falcão de Oliveira, Galati, Oliveira, Rangel, & Carvalho, 2018). esto con el fin de seleccionar el modelo en el área de calibración con mejor valor de precisión y menor error promedio, además, la selección del tipo de extrapolación (Clamping, extrapolación y no extrapolación) se basó en el comportamiento de las principales variables que nos permitió

identificar qué tipo de extrapolación se ajustaba mejor a la dinámica de la superficie de respuesta de las variables ambientales (Owens et al., 2013).

4.3.1 Identificación de áreas geográficas

Finalmente los resultados del modelamiento de distribución potencial para cada especie se convirtieron en mapas binarios que representan la idoneidad ambiental proyectada en el espacio geográfico, mediante el enfoque del umbral de presencia de entrenamiento más bajo (LTPT) (Pearson, Raxworthy, Nakamura, y Peterson, 2007), para este se seleccionó una tasa de error de omisión admisible de $E = 5\%$ (identificando el umbral de idoneidad más alto que incluye $(100 - E) \%$ de los datos de calibración (Peterson et al., 2017), esto permitiendo la reclasificación de los valores en 0 que indica menos probabilidad de presencia por la ausencia de condiciones ambientales idóneas para la especie y 1 mayor probabilidad de condiciones, utilizándose ArcMap versión 10.6.

Esta modificación del enfoque LTPT evita expandir el área identificada como adecuada artificialmente debido a un error en los datos de ocurrencia (Peterson et al., 2017), además la transformación a mapas binarios permite minimizar tanto los falsos positivos como los falsos negativos, y se ha encontrado que funciona bien en modelos de nicho ecológicos que evalúan el efecto del cambio climático (McIntyre, Rangel, Ready, Carvalho, 2017).

4.4 Evaluación de superposición del nicho ecológico

Se evaluó el conservadurismo de nicho en comparaciones pareadas de las especies y en las distintas escalas temporales (pasado vs presente, presente vs escenario futuro RCP4.5, presente vs escenario futuro RCP8.5) para cada especie, mediante el programa NicheA (Qiao et al., 2016) el cual mide la similitud de nicho en el espacio ambiental en lugar del espacio geográfico, aunque

las diferencias entre los dos con frecuencia suelen ser menores (Peterson et al.2011). Inicialmente se realizó un PCA de las variables más representativas para la especie, esto para generar una nube de fondo de background, con el fin de visualizar el espacio ambiental y obtener las simulaciones del nicho (N) fundamental elaborado a partir de los registros de presencia, y calculado mediante el elipsoide de mínimo volumen (EMV). Estas mediciones de similitud de nicho se basan en la superposición de elipsoides de nicho o poliedros convexos directamente, con una conceptualización alternativa enfocada en la estimación completa de nichos fundamentales en lugar de nichos existentes o realizados que serán menos representativos y generales (Qiao et al., 2016).

NicheA a partir de las dos fórmulas para E1 (espacio ambiental 1) y E2 (espacio ambiental 2), podemos producir dos cuboides mínimos (C1 y C2) correspondientes a cada elipsoide, con volúmenes V1 y V2. Primero juzgamos las relaciones espaciales de estos cuboides: cuando C1 está separado de C2, E1 debe estar separado de E2, y la superposición (VO) de E1 y E2 es 0. Sin embargo, cuando los cuboides se cruzan, fusionamos C1 y C2 a un tamaño mayor. cuboide (C) que contiene E1 y E2, y calcula el volumen de C (VC). Luego seleccionamos un gran número de puntos aleatorios dentro de C, y evaluamos sus posiciones como dentro de E1 (N1), en E2 (N2), dentro de ambos (NB) o en ninguno (NN) (Qiao et al., 2016). Sin embargo, como un número infinito de puntos no es factible, podemos estimar Vi:

$$V_i = V_i' = \frac{N_i}{\sum(N_i + N_N - N_g)} \times V_c \quad (i \in \{1, 2\})$$

5. RESULTADOS

5.1 Modelamiento de nicho ecológico

5.1.1 Obtención de registros de ocurrencia

Se obtuvo un total de 519 registros para las especies del género *Lutzomyia*, donde *Lu. shannoni* represento el 42,4% (220 registros), *Lu. gomezi* un 37,2 % (193 registros) y *Lu. ovallesi* el 20,4% (106 registros). Los registros de las especies presentaron una distribución en todo centro américa y en gran parte de Sudamérica desde México hasta Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana Francesa, Paraguay y Venezuela (Fig.6). Después de la limpieza de datos se utilizaron para el modelado de nicho y distribución potencial un total de 424 registros de ocurrencia.

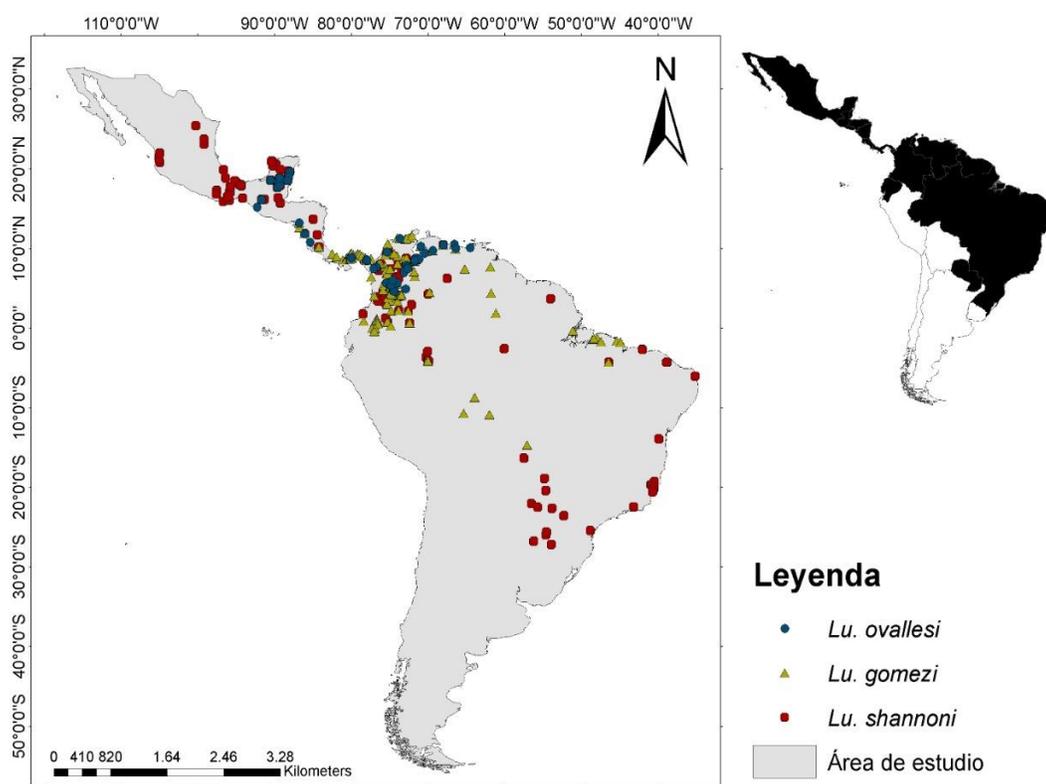


Figura 6. Distribución de los registros de ocurrencias usados en los modelos de nicho y distribución potencial de las especies del género *Lutzomyia* en centro y Sudamérica. El área denotada con negro representa las zonas con registros de presencias de las especies.

5.1.2 Selección de las variables ambientales

El Análisis de coeficiente de Pearson inicialmente para el área de calibración de *Lu. shannoni* (Fig. 7A) nos permitió detectar una correlación alta entre variables relacionadas con la temperatura (Bio9, Bio11, Bio10, Bio5, Bio8 y Bio1) y una correlación negativa de la isoterma (Bio3) con la estacionalidad de la temperatura (Bio4) y asimismo, la precipitación (Bio14, Bio17) con la estacionalidad de la precipitación (Bio15). Por esto, preliminarmente se seleccionaron las variables Bio2, Bio4, Bio5, Bio6, Bio8, Bio13, Bio17, Bio18, Bio19 que presentaban una menor correlación y representación para el área de calibración de los modelos para esta especie.

El análisis para *Lu. gomezi* (Fig. 7B) evidencio igualmente una alta correlación de las variables que representan la temperatura (Bio6, Bio11, Bio8, Bio9, Bio5, Bio8, Bio1, Bio10), además, de una correlación negativa entre algunas variables relacionadas con la precipitación (Bio14, Bio17) y la estacionalidad de la precipitación (Bio15) (Fig.10), por ende seleccionándose Bio2, Bio3, Bio4, Bio7, Bio15, Bio16, Bio19 para la posterior construcción de los sets ambientales.

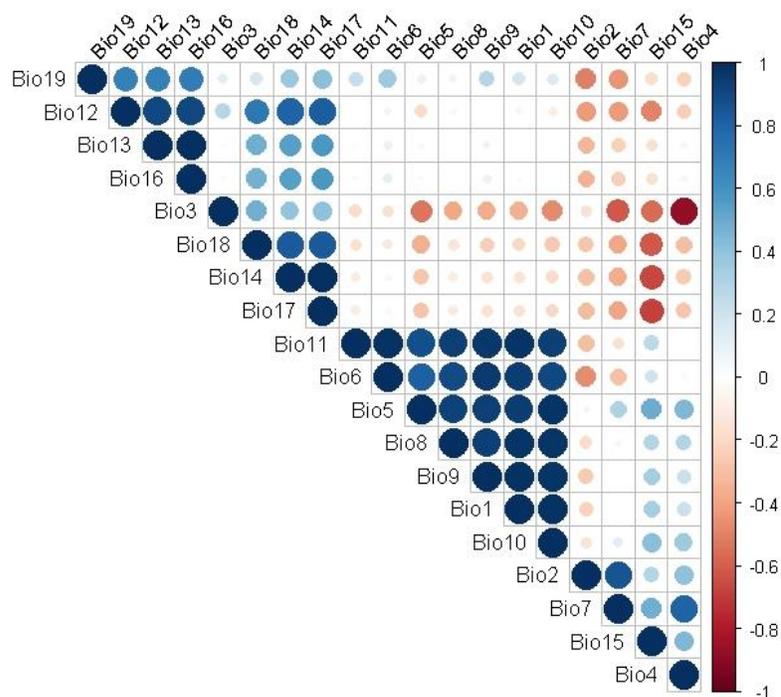


Figura 8. Correlograma de las variables ambientales para *Lu. ovallesi* del área de calibración.

El análisis de componentes principales de las variables previamente seleccionadas para *Lu. shannoni* (Fig. 9A) nos permitió reducir y estructurar la información para disminuir la redundancia, esto gracias al ángulo y proyección de las variables sobre cada componente (Dim1 y Dim2) que representaron el 74.3% de la varianza dentro del círculo de correlación, descartando aquellas variables que presentaran un valor de coseno (\cos^2) por debajo de 0,6 (Bio4 y Bio18), ya que no se consideran representativas para esta especie.

Por otra parte, la representación de las variables ambientales para *Lu. gomezi* (Fig. 9B) en los dos componentes que son responsables del 65.4% de la varianza, nos permitió eliminar las variables con un valor de \cos^2 por debajo 0.5 (Bio18), a excepción de Bio1 que es incluido para todos los sets de datos para la posterior prueba de modelos candidatos (Fig.11), además nos

permitió visualizar la configuración y relación de las variables para la posterior agrupación de los sets de datos.

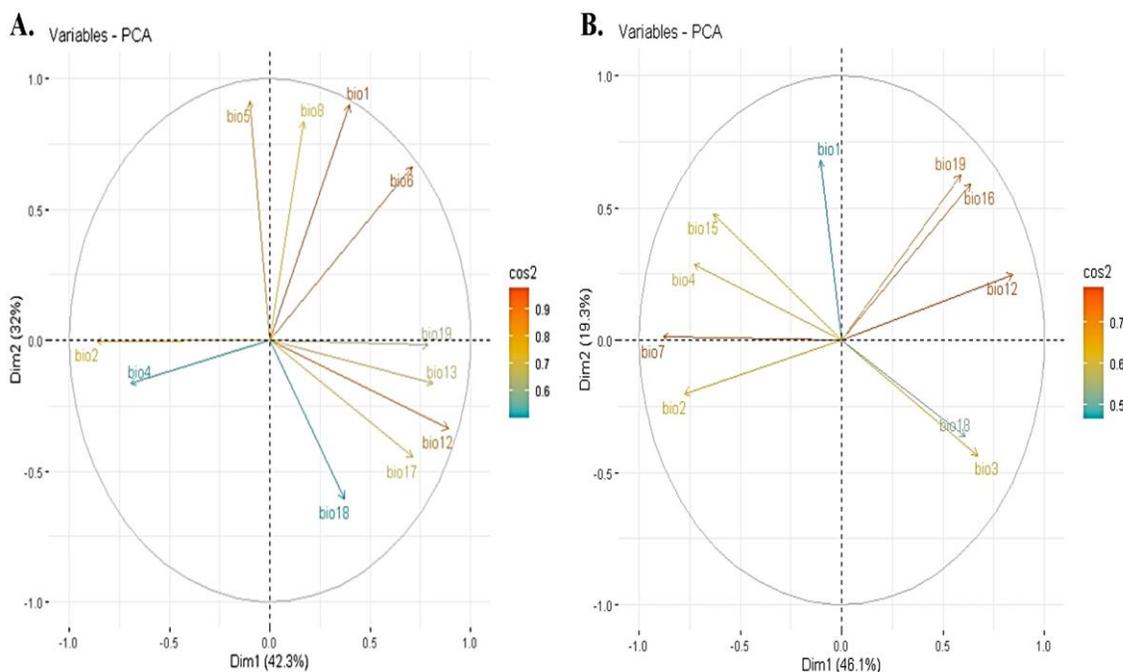


Figura 9. Análisis de componentes principales para las variables de (A) *Lu.shannoni* y (B) *Lu.gomezi*.

El análisis de componentes para las variables seleccionadas para de *Lu. ovallesi* (Fig.10) igualmente generó una visualización de las 10 principales variables distintivas para la especie, seleccionadas preliminarmente en los dos componentes o dimensiones (Dim1 y Dim2) que exhiben el 66% de la varianza, descartándose la variable Bio4 que corresponde a la estacionalidad de la temperatura, debido a que presenta un valor de \cos^2 por debajo de 0.5, lo que indica que contribuye al factor pero no está bien representada.

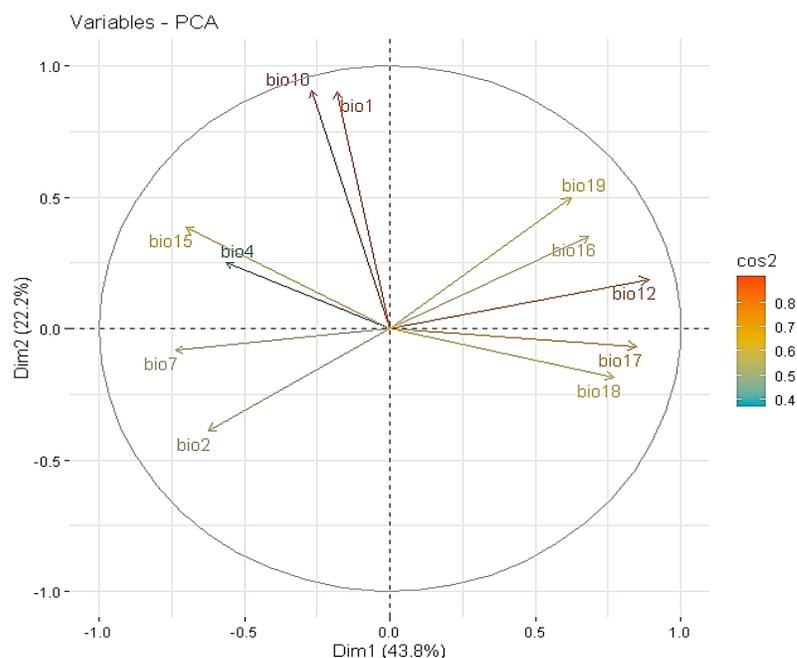


Figura 10 . Análisis de componentes principales para las variables de *Lu. ovallesi*.

Finalmente, cada set de datos ambientales se conformó con variables que no estuvieran correlacionadas (Fig. 9 y 10), es decir que las variables seleccionadas dentro del círculo de correlación no estén próximas las una de la otra, además. Por otra parte, para todas las especies en todos los sets sin importar el valor del coeficiente de Pearson y del \cos^2 se incluyeron las variables bio1 y bio12, que corresponden a la temperatura media anual y la precipitación anual, respectivamente: utilizando como criterio de inclusión, la biología e historia evolutiva de muchos vertebrados e invertebrados.

Tabla 2.

Sets de variables para el modelamiento de *Lu. shannoni*, *Lu. gomezi* y *Lu. ovallesi*.

| <i>Lu. shannoni</i> | Variables |
|---------------------|-----------|
|---------------------|-----------|

| | |
|----------------------------|--|
| Set 1 | Bio1, Bio2, Bio8, Bio12, Bio17, Bio19 |
| Set 2 | Bio1, Bio2, Bio5, Bio6, Bio12, Bio13 |
| Set 3 | Bio1, Bio2, Bio5, Bio6, Bio8, Bio12, Bio13, Bio17, Bio19 |
| <i>Lu. gomezi</i> | |
| Set 1 | Bio1, Bio2, Bio3, Bio4, Bio12, Bio16 |
| Set 2 | Bio1, Bio7, Bio12, Bio15, Bio19 |
| Set 3 | Bio1, Bio2, Bio3, Bio4, Bio7, Bio12, Bio15, Bio16, Bio19 |
| <i>Lu. ovallesi</i> | |
| Set 1 | Bio1, Bio2, Bio12, Bio15, Bio17, Bio19 |
| Set 2 | Bio1, Bio7, Bio10, Bio12, Bio16, Bio18 |
| Set 3 | Bio1, Bio2, Bio7, Bio10, Bio12, Bio15, Bio16, Bio17, Bio18, Bio19 |

Para la selección del mejor set de datos para el modelamiento de nicho de *Lu. shannoni* y *Lu. gomezi* (Fig.11), se evaluaron un total 357 modelos candidatos para cada especie, conformados por los 3 sets de datos de las variables ambientales (tabla 2) y los parámetros de selección. Finalmente, los modelos candidatos para las dos especies exhiben una distribución configurada principalmente en tres grupos: i) modelos generados con una tasa de omisión baja, pero con un rango de valores del AICc considerablemente altos, ii) modelos generados con una tasa de omisión

altas pero con algunas predicciones dentro de un valor AICc aceptable, iii) modelos generados con valores altos tanto para la tasa de omisión como para los AICc.

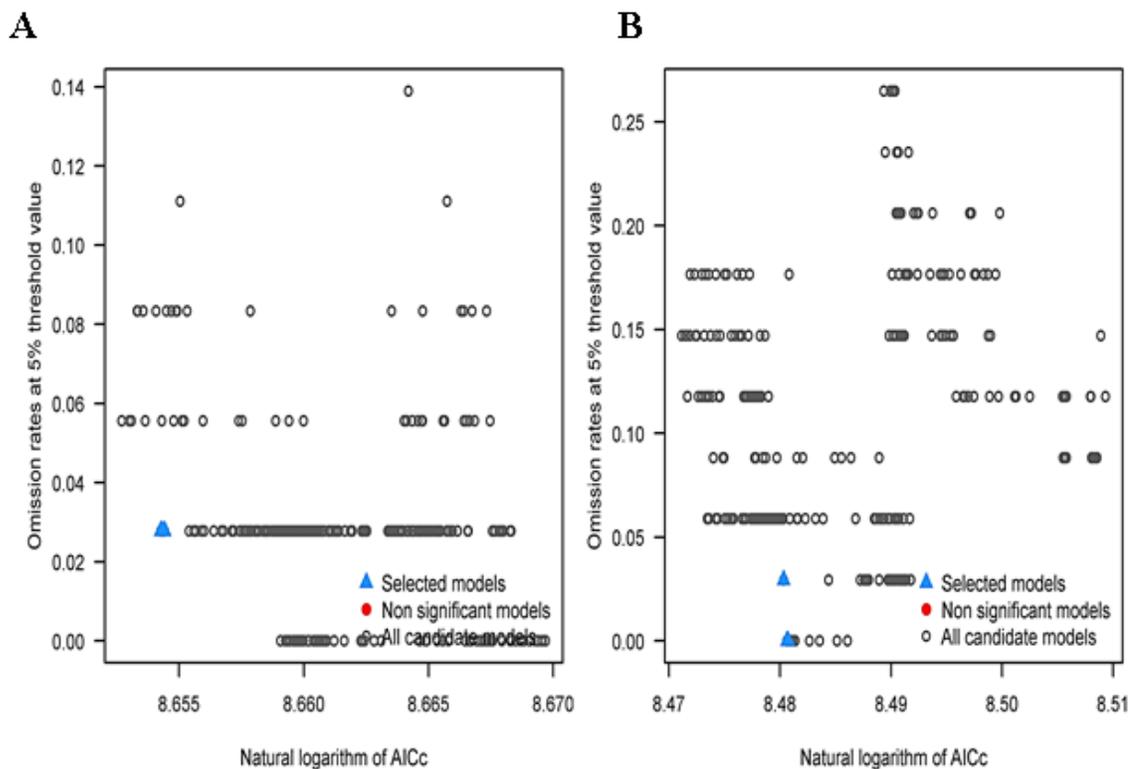


Figura 11. Distribución de modelos no estadísticamente significativos y modelos seleccionados para (A) *Lu. shannoni* y (B) *Lu. gomezi*.

La selección del set de datos para el modelamiento de nicho de *Lu. ovallesi* (Fig.12), se basó igualmente en la evaluación de 357 modelos candidatos con base en la parametrización de selección. Esta especie exhibió un comportamiento particular en la distribución de los modelos candidatos ya que estos están en dos extremos o grupos, evidenciándose: i) modelos candidatos con un valor máximo de tasa de omisión y con valores AICc variados, ii) modelos candidatos con un valor mínimo de tasa de omisión y un rango menor en los valores del AICc. Este

comportamiento no presentándose en las demás especies, lo que podría indicar simplicidad en los modelos candidatos generados para *Lu. ovallesi*.

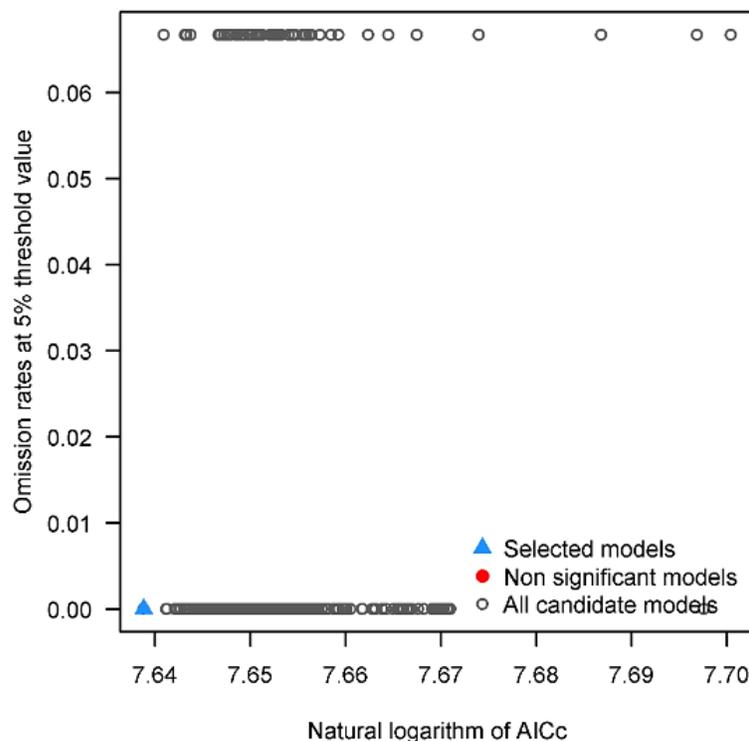


Figura 12. Distribución de modelos no estadísticamente significativos y modelos seleccionados para *Lu. ovallesi*

La evaluación de los modelos candidatos permitió la elección de modelos estadísticamente significativos que cumplen con una tasa de omisión aceptable y con los criterios de AICc (Fig.11 y 12). Para *Lu. shannoni* se seleccionó el modelo M_0.9_P_Set_3, el cual presenta un valor menor tanto en el partial_ROC, como en la tasa de omisión y el AICc modificado, indicando un buen rendimiento de la clase de identidad P y el set 3 de variables ambientales para esta especie, por otra parte, para *Lu. gomezi* se seleccionó el modelo M_0.6_F_lq_Set_1 pese a no presentar el valor más bajo en el delta_AICc, pero este cumpliendo con el umbral de rendimiento (valores de delta AICc ≤ 2 son aceptados como modelos finales), además de un valor aceptable en el partial_ROC

y en la tasa de omisión, demostrando que la combinación de clase de identidad lq y el set 1 de variables ambientales presentan un buen desempeño. Finalmente, el modelo M_0.3_F_lqp_Set_1 fue el seleccionado para *Lu. ovallesi* debido al buen rendimiento en los parámetros de evaluación y por tanto en la combinación de clase qp y el set 1 de variables para la posterior caracterización del nicho fundamental existente y la distribución potencial.

Tabla 3.

Estadísticas de rendimiento para los mejores modelos seleccionados para el modelamiento de *Lu. shannoni*, *Lu. gomezi* y *Lu. ovallesi*

| <i>Lu. shannoni</i> | | | | | | | |
|---------------------|-------------------------|-----------------|----------------------------|--------------|----------------|------------|--------------------|
| Modelo | Relación_Med ia_AUC_ | Partial_ ROC | Tasa de omisión _5%_ | AICc | delta_ AICc | W_A ICc | num_para metros |
| M_0.9_F_p_ Set_3 | 1.210 | 0 | 0.028 | 5734. 528 | 0.000 | 0.898 | 25 |
| M_2_F_qp_ Set_3 | 1.235 | 0 | 0.028 | 5734. 844 | 0.316 | 0.266 | 23 |
| M_1_F_lqp_ Set_3 | 1.214 | 0 | 0.028 | 5735. 410 | 0.882 | 0.271 | 33 |
| M_1_F_qp_ Set_3 | 1.219 | 0 | 0.028 | 5735. 463 | 0.934 | 0.361 | 29 |
| <i>Lu. gomezi</i> | | | | | | | |
| M_4_F_lqp_ Set_1 | 1.283 | 0 | 0.029 | 4819. 001 | 0.000 | 0.281 | 12 |

| | | | | | | | |
|---------------------|-------|---|-------|-------|-------|-------|----|
| M_0.6_F_lq | 1.332 | 0 | 0.000 | 4820. | 1.473 | 0.283 | 11 |
| _Set_1 | | | | 474 | | | |
| M_0.4_F_lq | 1.318 | 0 | 0.000 | 4820. | 1.962 | 0.416 | 11 |
| _Set_1 | | | | 963 | | | |
| M_0.7_F_lq | 1.332 | 0 | 0.000 | 4820. | 1.976 | 0.10 | 11 |
| _Set_1 | | | | 977 | | | |
| <i>Lu. ovallesi</i> | | | | | | | |
| M_0.3_F_lq | 1.439 | 0 | 0 | 2077. | 0 | 0.702 | 1 |
| p_Set_1 | | | | 341 | | | |

5.1.3 Caracterización del nicho fundamental existente.

5.1.3.1 *Lutzomyia shannoni*

El espacio ambiental de *Lu. shannoni* en las escalas temporales está representado en tres dimensiones ambientales estandarizadas por los registros ocurrencia y las tres variables más representativas (bio12, bio13, bio1) para la especie. La dimensión del eje X está definida por la precipitación anual (bio12), el eje Z está definido por la precipitación del mes más húmedo (bio13) y finalmente el eje Y está definido por la temperatura media anual (bio1) donde el elipsoide presenta una mayor amplitud (influencia generada en valores medios y máximos) proyectándose en valores intermedios de las demás dimensiones ambientales (Fig.13) a excepción del elipsoide generado para el pasado, esto permitiendo una configuración extensa del nicho fundamental existente influenciado por la temperatura.

La visualización del elipsoide generado para *Lu. shannoni* alrededor de algunos puntos de ocurrencia constituye la configuración en las variables ambientales más representativas en el espacio ambiental, que a su vez el centro de este constituye las condiciones ambientales más adecuadas para la especie (Fig. 13). Con relación al nicho fundamental existente se observa una zona restringida cercana al centro del elipsoide y algunos registros distribuidos en la periferia de este, por lo tanto el nicho fundamental existente corresponde a la configuración en el espacio donde se encuentran los puntos dentro del elipsoide, esto puede indicar que no todas las condiciones ambientales para la especie se encuentran disponibles o no existen registros que caracterizan bioclimáticamente estas zonas. Además, se visualizan algunos puntos fuera del elipsoide que indican los registros de ocurrencia sin una configuración ambiental dentro del nicho fundamental existente para esta especie.

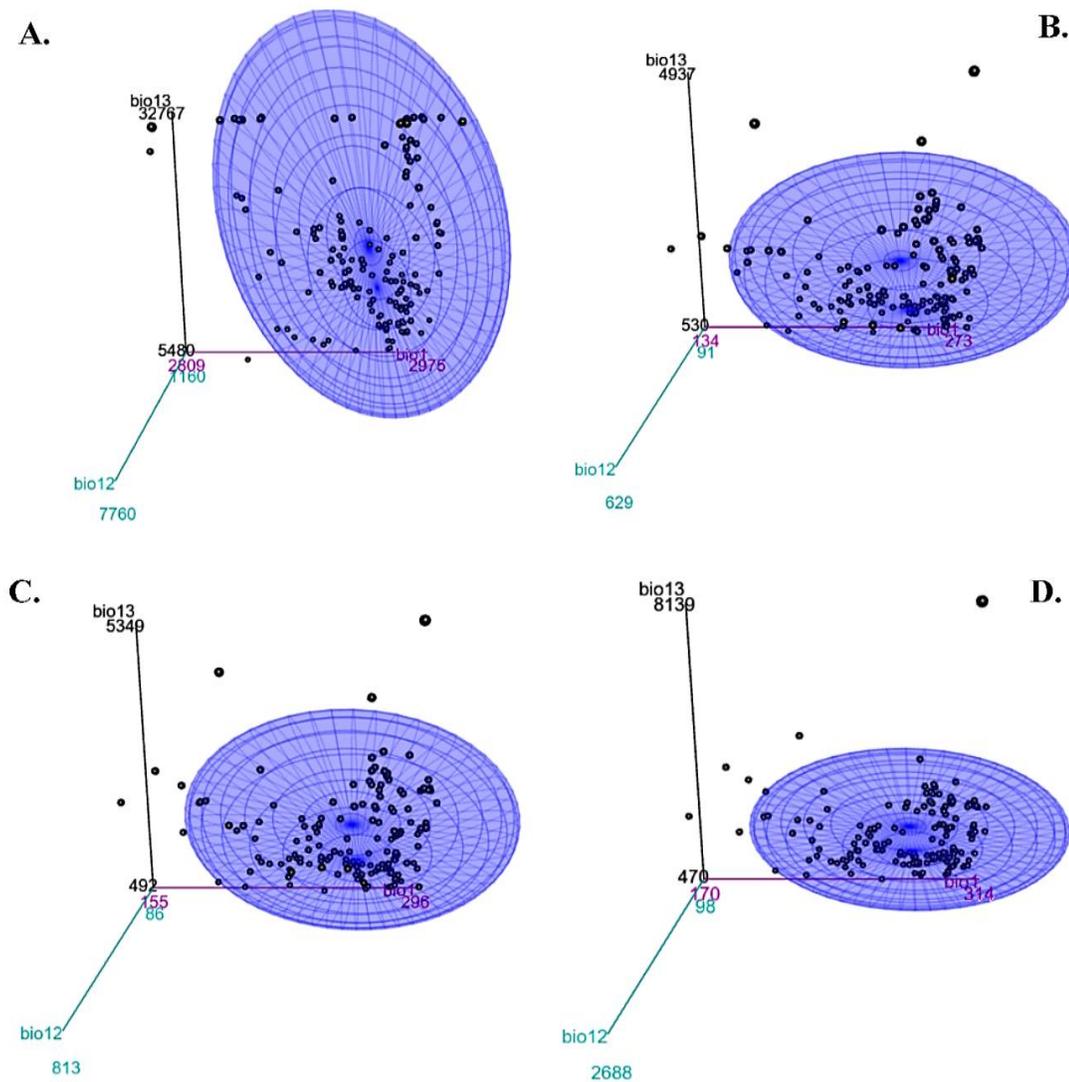


Figura 13. Nicho fundamental existente de *Lu. shannoni* en el espacio ambiental (E) en: (A) el último máximo glacial (pasado), (B) el presente, (C) escenario futuro de cambio climático RCP 4.5, y (D) escenario futuro de cambio climático RCP 8.5.

Los elipsoides en las escalas temporales (Fig. 13) indican las amplitudes de los nichos fundamentales existentes y por ende los posibles entornos cambiantes o variaciones de los nichos, asimismo, estos no presentando una aparente variación en la ubicación del centro del elipsoide. Para el último máximo glacial (Fig.13A) el elipsoide presenta una diferenciación con base a la

precipitación del mes más húmedo (bio13) y la precipitación anual (bio12), ya que el elipsoide es configurado a lo largo de estas dimensiones en un régimen de precipitación más alto evidenciándose una relación predominante entre esta variable y los puntos de ocurrencia de la especie en este espacio y tiempo. Para el presente (Fig.13B) y para el escenario futuro RCP 4.5 (Fig.13C) se evidencia un comportamiento similar, donde el elipsoide se encuentra configurado dentro de los mismos rangos de las dimensiones ambientales, sin embargo, ambos escenarios presentan una variación en la configuración del nicho fundamental existente debido a la dinámica de los registros en el espacio ambiental. Por lo contrario, el elipsoide para el escenario futuro RCP 8.5 (Fig.13D) presenta una disminución en la dimensión de la precipitación anual (bio12) y por tanto en el tamaño del nicho fundamental existente, aunque encontrándose igualmente dentro de las magnitudes de las demás dimensiones ambientales.

5.1.3.2 *Lutzomyia gomezi*

El nicho fundamental existente de *Lu. gomezi* generado para cada escala temporal presenta una configuración mayoritariamente generada por los puntos ubicados próximos a la parte central de los elipsoides, además igualmente se visualizan registros sin una representación ambiental dentro del espacio ambiental configurado para la especie. La mayoría de los elipsoides configurados para *Lu. gomezi* (Fig.14) se encuentran estrechamente relacionados con los valores máximos del eje X definido por la precipitación anual (bio12) y del eje Y por la temperatura media anual (bio1), es decir que existe una fuerte contribución de estas variables en valores medios de la dimensión Z representada por la precipitación del mes más húmedo (bio13), sin embargo, el elipsoide generado para el pasado (Fig. 14A) presenta una configuración en valores máximos de todas las dimensiones ambientales.

Para el último máximo glacial (Fig.14A) el elipsoide presenta una configuración relacionada principalmente con la temperatura media anual (bio1) en un rango alto de esta dimensión, presentando asimismo un comportamiento directamente proporcional de las demás dimensiones (bio12 y bio16), es decir que el elipsoide aumente y/o disminuya su tamaño con relación a los valores de estas variables. Con respecto a la transferencia del presente (Fig.14B) y el escenario futuro RCP 4.5 (Fig.14C) se evidencia una dinámica similar entre los elipsoides, presentando aparentemente un nicho fundamental existente semejante entre estas escalas temporales. Finalmente, el escenario futuro RCP 8.5 (Fig.14D) presenta una variación en el elipsoide con relación a las proyecciones en los valores máximos de las dimensiones ambientales, presentando una diferenciación con relación a los demás elipsoides y por tanto en el nicho fundamental existente de *Lu. gomezi* para esta escala temporal.

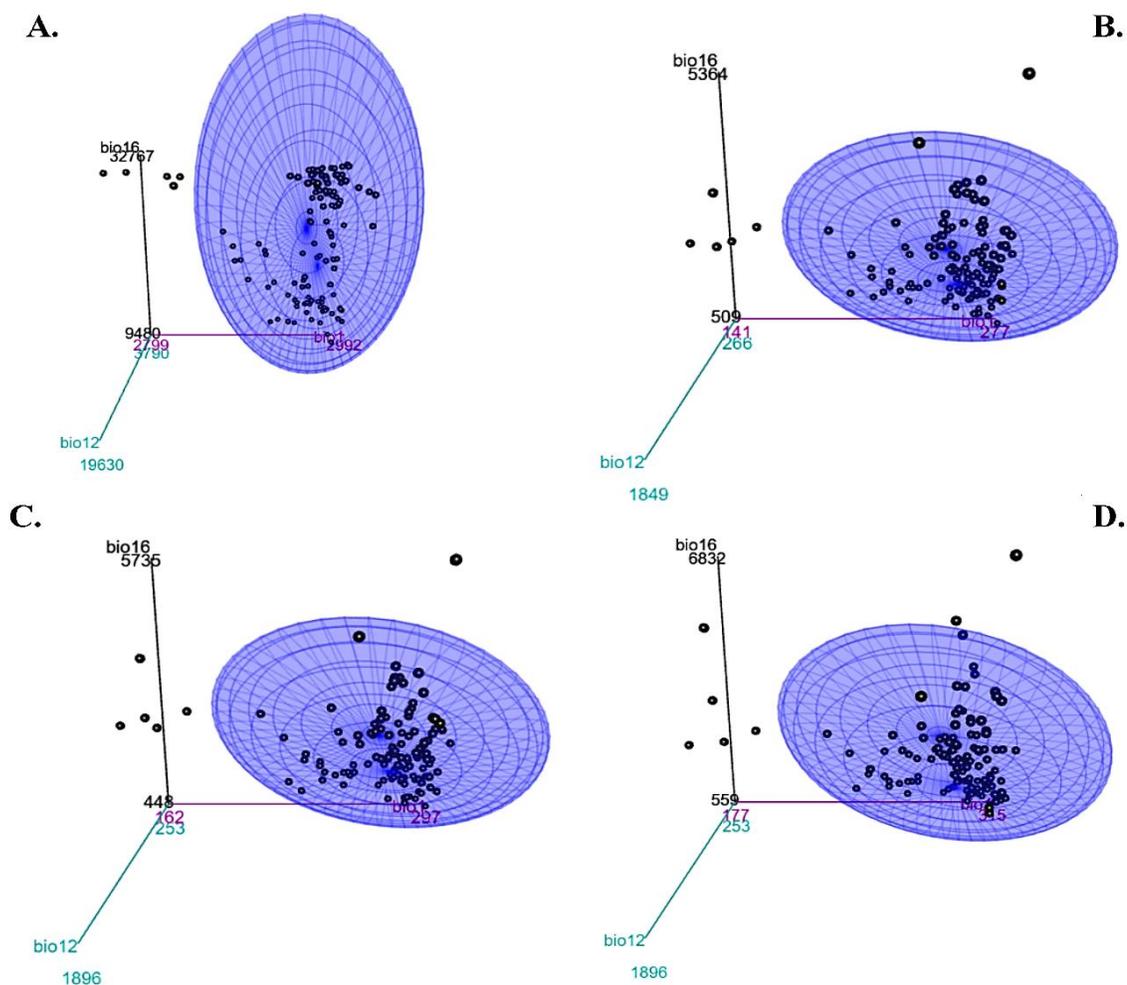


Figura 14. Nicho fundamental existente de *Lu. gomezi* en el espacio ambiental (E) en: (A) el último máximo glacial (pasado), (B) el presente, (C) escenario futuro de cambio climático RCP 4.5, y (D) el escenario futuro de cambio climático RCP 8.5.

5.1.3.3 *Lutzomyia ovallesi*

El espacio ambiental de *Lu. ovallesi* (Fig. 15) en las distintas escalas temporales está configurado por tres dimensiones ambientales: i) el eje X definido por la precipitación anual (bio12) donde el elipsoide abarca una extensa configuración en toda la dimensión, es decir que no presenta una representación ambiental especial para esta dimensión, ii) el eje Z definido por la

estacionalidad de la precipitación (bio15), no presentando valores ambientales máximos, a excepción del elipsoide generado para el pleistoceno iii) la dimensión del eje Y definida por la temperatura media anual (bio1), que igualmente no exhibe una configuración por un rango específico en los valores de la dimensión, por lo contrario los elipsoides se encuentran generados en un rango ambiental amplio. Por ende, la dinámica de los elipsoides generados para las distintas escalas temporales presentan una configuración particular, ya que exhibe una mayor dispersión de los registros (nicho fundamental existente), y por ende presentando un volumen mayor con relación a los demás elipsoides de las otras especies (Fig 13, 14) e incluso exhibiendo una configuración en forma esférica para el presente y los escenarios futuros de cambio climático.

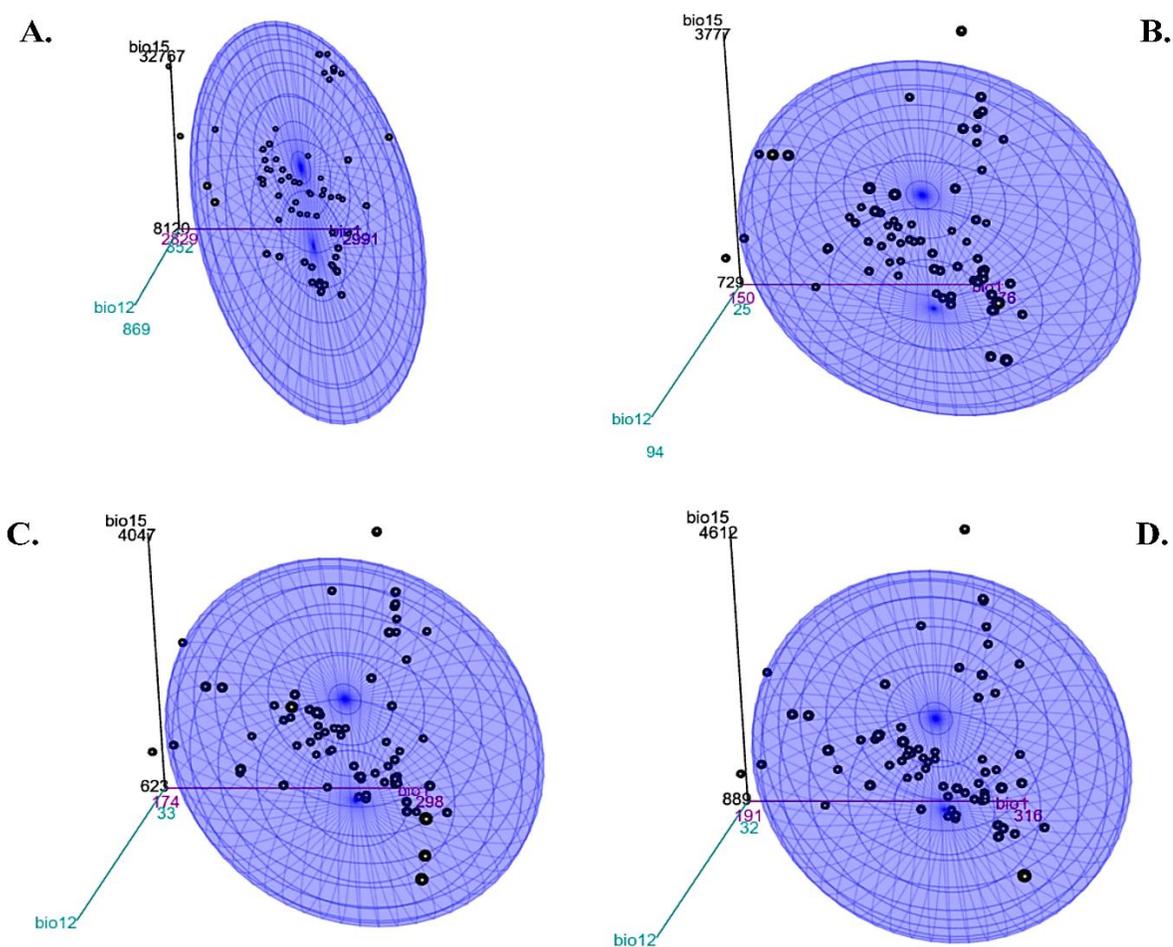


Figura 15. Nicho fundamental existente de *Lu. ovallesi* en el espacio ambiental (E) en: (A) el último máximo glacial (pasado), (B) el presente, (C) escenario futuro de cambio climático RCP 4.5, (D) escenario futuro de cambio climático RCP 8.5.

Las configuraciones de los nichos fundamentales existentes para las escalas temporales (Fig. 15) de *Lu. ovallesi*, evidencia las distintas configuraciones de los elipsoides en cada escala temporal e igualmente se visualiza la mínima variación en la configuración del centro del elipsoide. Para el último máximo glacial (Fig.18A) el elipsoide generado presenta una amplitud extensa en el eje Y (bio1) y Z (bio15), por el contrario el eje X (bio12) presenta una configuración en un rango intermedio y alto de esta dimensión ambiental. Para el presente (Fig.15B) y el escenario

futuro RCP4.5 (Fig. 15C) pese a exhibir una configuración ambiental similar presentan algunas reducciones (bio12 y bio1) y por ende una disminución mínima en el nicho fundamental existente, por lo contrario la elipsoide para el escenario futuro RCP 8.5 (Fig.15D) presenta una variación en el tamaño del elipsoide, debido a la disminución de la proyección sobre el rango de precipitación (bio15, bio12), siendo este nicho fundamental existente el de menor volumen en comparación a las demás escalas temporales para esta especie. Además, para esta especie el número de registros distribuidos ambientalmente fuera del nicho fundamental son menores en comparación de las demás especies en las distintas escalas temporales (Fig.13, 14).

5.2 Modelamiento de distribución potencial

Para las tres especies del género *Lutzomyia* se seleccionó la extrapolación “clamping” ya que el comportamiento de las principales variables (Anexos 1-6), nos permitió identificar un mejor ajuste a la dinámica de superficie en relación a este tipo de extrapolación, en este caso dentro del valor del borde dentro del área de calibración, por lo tanto no permitiendo sobreestimaciones o subestimaciones (pérdida de información) en las inferencias distribucionales (Owens et al., 2013).

5.2.1 identificación de áreas geográficas

5.2.1.1 *Lutzomyia shannoni*

Las variables más representativas en la distribución potencial de *Lu shannoni* fueron: la precipitación anual (bio12), la precipitación del mes más húmedo (bio13), la temperatura media anual (bio1) y precipitación del mes más seco (bio17) (Anexo 1-2), esto análogo a las variables proyectadas en el espacio ambiental para esta especie (Fig. 13). Para la distribución en el área de calibración (Fig. 16A) de la especie, se observan fragmentos de áreas climáticamente favorables comprendidos en algunos fragmentos de Centroamérica principalmente en la zona mesoamericana

(zonas costeras mexicanas-península Yucatán), además de la zona sur de este subcontinente (Nicaragua, Costa rica y Panamá). Sudamérica por su parte, presenta algunas zonas con condiciones ambientales idóneas para la distribución de la especie principalmente en los andes septentrionales (Colombia y Venezuela), el escudo guayanés (Guyanas y Brasil), parte de bosques de la amazonia peruana y la amazonia brasileña del norte, además de algunos fragmentos en el sudeste y noreste de Brasil, en contraste con amplios fragmentos de predicciones de ausencia ambiental a lo largo del subcontinente (Venezuela, Colombia, Brasil y Argentina).

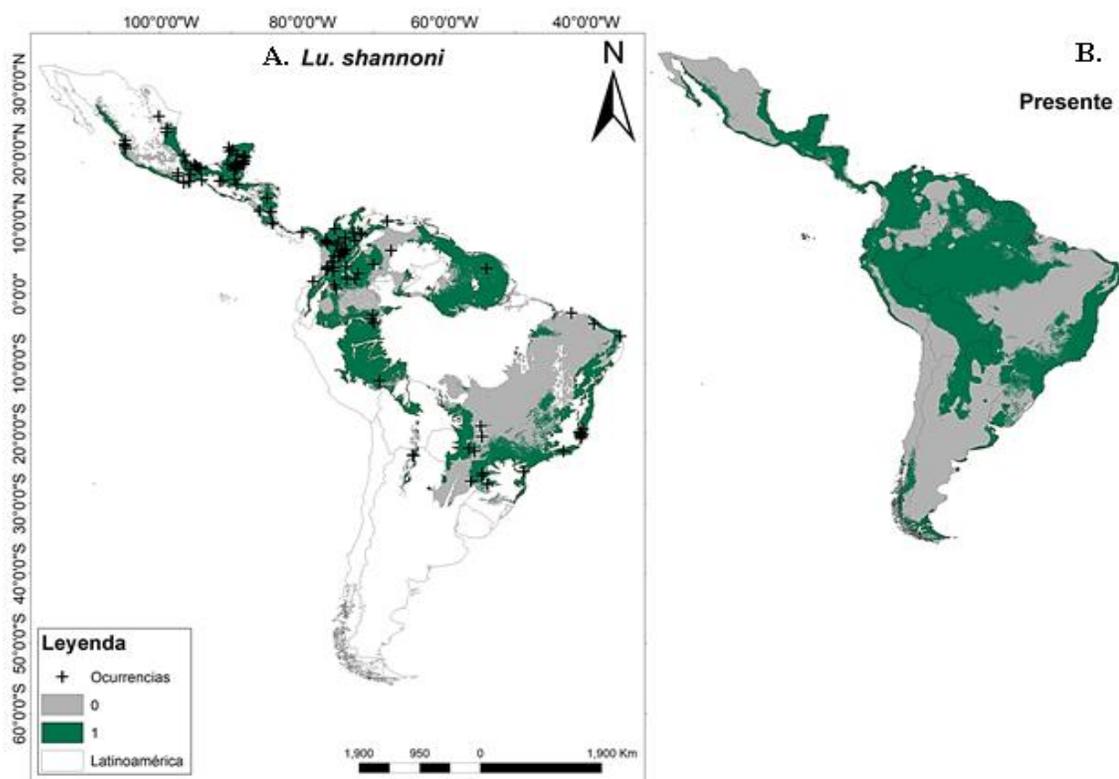


Figura 16. Distribución potencial en centro y Sudamérica de *Lu. shannoni* para: (A) el área de calibración, y (B) el presente. La ausencia de condiciones ambientales idóneas esta denotada por el color gris (0), y la presencia esta denotado por el color verde (1), además en el mapa del área de calibración se visualizan las ocurrencias con las que se construyeron las distribuciones potenciales para *Lu. shannoni*.

La transferencia de la distribución actual (Fig. 16B) exhibe una alta distribución geográfica a lo largo de Latinoamérica, proyectando las características ambientales para la distribución de la especie específicamente en amplias zonas comprendidas por el norte de la amazonia brasileña, los andes centrales (Ecuador y Perú) y la cuenca del rio plata (Bolivia, Paraguay, Argentina y Uruguay), además de pequeños fragmentos en zona austral (Chile). Por otra parte, algunas zonas de México, Brasil, Venezuela, Perú, Bolivia, Chile, y Argentina presentaron amplios fragmentos con estimaciones de ausencia ambiental, además de la zona sur oriental colombiana y parte de la región pacífica.

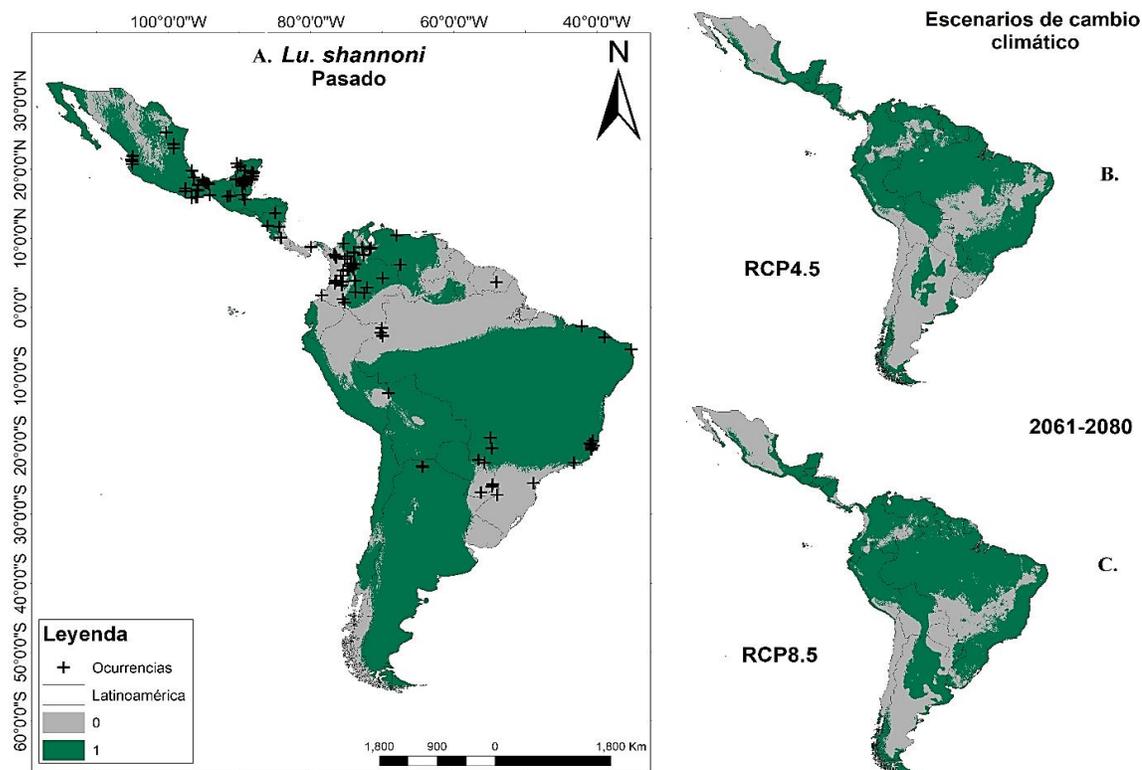


Figura 17. Distribución potencial en centro y Sudamérica de *Lu. shannoni* para: (A) el último máximo glacial, (B) el escenario futuro de cambio climático RCP4.5, (C) el escenario futuro de cambio climático RCP8.5. La ausencia de condiciones ambientales idóneas esta denotada por el color gris (0), y la presencia esta denotado por el color verde (1).

La transferencia generada para el pleistoceno denota una amplia distribución geográfica potencial en el norte de Centroamérica (Fig. 17A), asimismo presentando estimaciones amplias de ausencia ambiental en la zona sur del subcontinente (Costa Rica y Panamá), además de pequeños fragmentos en el norte de este (México). Con relación al subcontinente sudamericano se exhibe una extensa distribución potencial en tres zonas: i) zona norte con fragmentos de hábitats adecuados dentro de áreas climáticamente no propicias (Colombia y Venezuela), ii) una franja central del subcontinente principalmente en la zona norte-sur de la amazonia, el centro oeste y el noreste brasileño, además de un área en los andes centrales y la planicie costera Perú-Chile (Ecuador, Perú, y Chile), iii) la zona sur con una alta distribución en la Patagonia oriental (Argentina) y la zona de Chile central.

Las transferencias de los escenarios de cambio climático denotan una expansión y reducción de la distribución geográfica para ambos escenarios (Fig. 17 B, C). El escenario de cambio climático RCP4.5 presenta una distribución similar a la proyección del presente (Fig. 17B), siendo equivalente con la similaridad que presentan en el espacio ambiental (Fig. 14), a excepción de un aumento de la distribución en fragmentos correspondientes a la amazonia brasileña, colombiana y un fragmento de la venezolana, asimismo del sudeste y noreste brasileño y de los llanos del Orinoco venezolano, además de una pequeña reducción de la estimación en la distribución de la especie (Paraguay). Finalmente, el escenario de cambio climático RCP8.5 (Fig. 17C) exhibe un mayor aumento en la distribución para *Lu. shannoni* en comparación al escenario RCP4.5, presentándose mayores áreas con condiciones ambientales favorables, estas en la parte centro-oeste de Brasil, los andes centrales (Perú), los llanos del Orinoco (Venezuela) y la amazonia (Colombia), además de un aumento en la distribución considerable en zonas correspondientes a la región Pampeana y la región de Noroeste Argentino, no obstante este

escenario presenta disminución de distribución en el istmo centroamericano (Costa Rica y Panamá), y en Sudamérica (Bolivia y Paraguay).

5.2.1.2 *Lutzomyia gomezi*

En contraste con el espacio ambiental (Fig. 14) las variables representativas para la distribución geográfica de *Lu gomezi* fueron: la isothermalidad (bio3), la estacionalidad de la temperatura (bio4), el rango de la temperatura media mensual (bio2), y la temperatura media anual (bio1) (Anexo 3-4). La distribución generada para el presente (Fig. 18A, B) de *Lu.gomezi* exhibe un comportamiento constituido por fragmentos reducidos de presencia ambiental en el istmo centroamericano (Nicaragua, Costa rica y Panamá) y un pequeño fragmento en la zona sur de Mesoamérica (El Salvador), además la especie presenta un patrón de distribución restringido principalmente en la zona norte y el noreste sudamericano (Colombia, Ecuador, Perú, Venezuela, las Guyanas y Brasil), sin embargo, en la transferencia actual se evidencia un aumento de distribución en la amazonia brasileña y la región caribeña venezolana. Por otra parte, el resto de zonas presentan altas estimaciones de ausencia al no exhibir condiciones ambientales adecuadas para la especie.

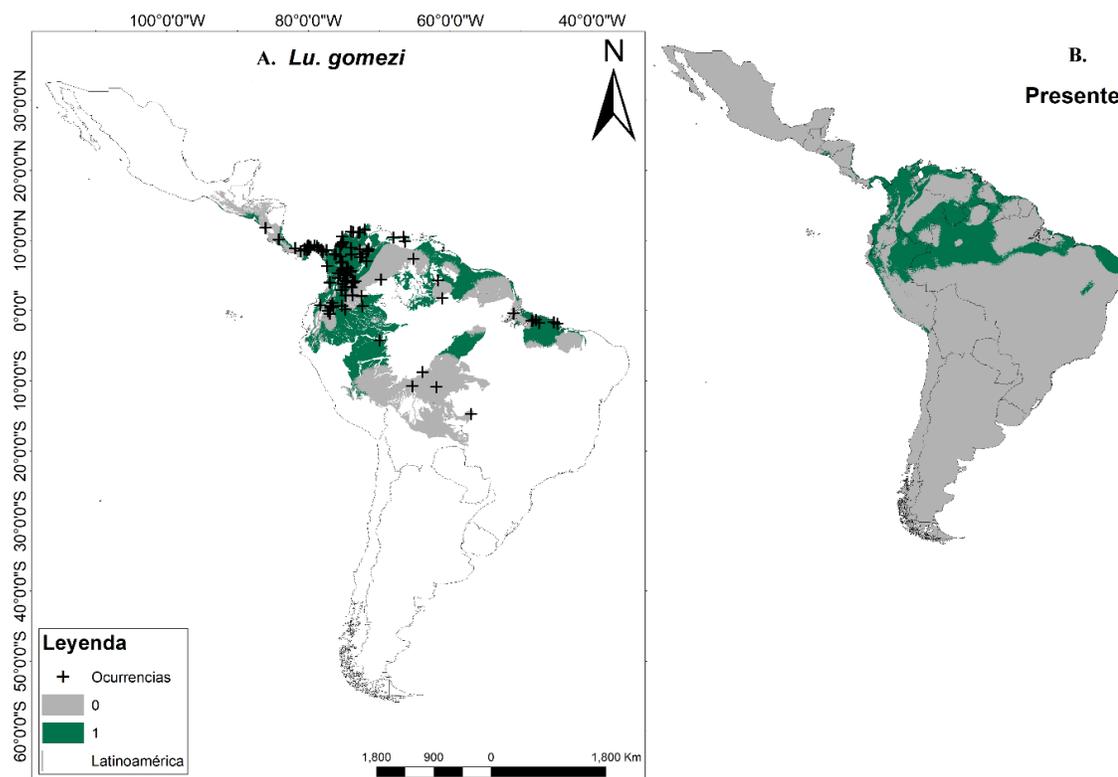


Figura 18. Distribución potencial en centro y Sudamérica de *Lu. gomezi* para: (A) el área de calibración y (B) el presente. La ausencia de condiciones ambientales idóneas esta denotada por el color gris (0), y la presencia esta denotado por el color verde (1), además en el mapa del área de calibración se visualizan las ocurrencias con las que se construyeron las distribuciones potenciales para *Lu. gomezi*.

La distribución potencial generada para el pleistoceno de *Lu. gomezi* (Fig. 19A), exhibe una distribución geográfica restringida en pequeños fragmentos alrededor del subcontinente sudamericano especialmente en la planicie costera de Perú, los andes centrales (Perú) y el noreste brasileño, además de dos fragmentos en las zonas costeras caribeñas del subcontinente (Colombia y Venezuela). Evidenciando ausencia ambiental para esta especie alrededor de casi toda el área de estudio, siendo las áreas con idoneidad ambiental para este espacio y tiempo altamente limitados o restringidos

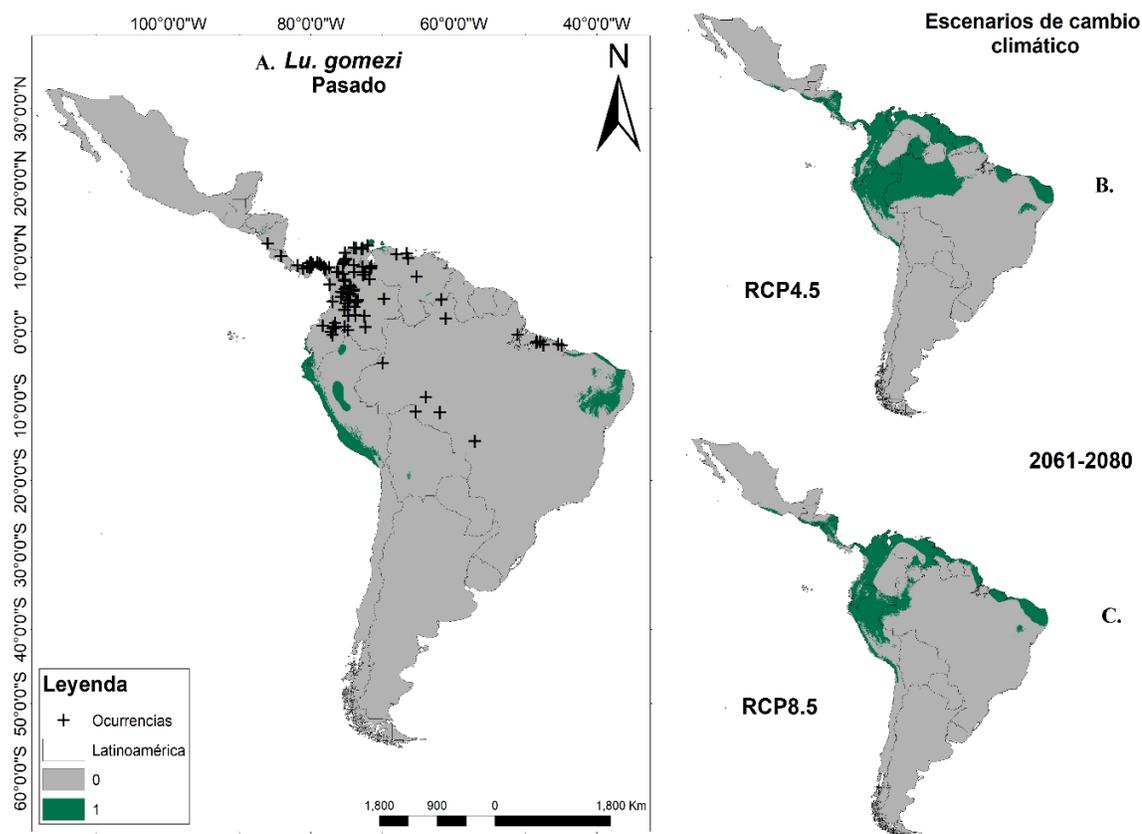


Figura 19. Distribución potencial en centro y Sudamérica de *Lu. gomezi* para: (A) el último máximo glacial, (B) el escenario futuro de cambio climático RCP4.5, (C) el escenario futuro de cambio climático RCP8.5. La ausencia de condiciones ambientales idóneas esta denotada por el color gris (0), y la presencia esta denotado por el color verde (1).

Las proyecciones para ambos escenarios de cambio climático presentan un patrón de restricción en su distribución, igualmente en la zona sur de centro américa y el norte de Sudamérica con algunos fragmentos al noreste de Brasil (Fig. 19B, C). Para el escenario RCP4.5 (Fig. 19B) se visualiza un incremento en la distribución en dos zonas: i) la zona sur de Centroamérica (Nicaragua, Costa rica y Panamá), ii) la zona norte de Sudamérica principalmente en la amazonia colombiana, brasileña y peruana, en el escudo guyano (Venezuela y las Guyanas) y los andes septentrionales (Colombia). El escenario futuro RCP8.5 (Fig. 19C) exhibe por lo contrario

menores áreas con condiciones ambientales favorables para la distribución de la especie en América del sur, en un área comprendida por selva amazónica (Colombia y Brasil) y el escudo guyano (Guyanas), asimismo también presenta una expansión en la distribución geográfica en ambas zonas de los subcontinentes (Ecuador, Perú, Nicaragua y Costa Rica).

5.2.1.3 Lutzomyia ovallesi

La distribución generada para *Lu. ovallesi* mostró como variables más representativas para las diferencias transferencias generadas para la especie, la estacionalidad de la precipitación (Bio15), la precipitación anual (bio12), la temperatura media anual (bio1) y precipitación del más frío (Bio19) (Anexo 5-6), presentando una analogía al espacio ambiental de esta especie (Fig. 16). La distribución generada para el área de calibración (Fig. 20A) nos permite visualizar una distribución altamente reducida, constituida en pequeños fragmentos en Centroamérica (México, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá), además de pequeñas zonas al norte del subcontinente Sudamericano (Colombia y Venezuela), asimismo áreas generadas con amplias estimaciones de ausencia ambiental para la distribución de la especie. Por lo tanto, *Lu. ovallesi* en comparación de las distribuciones en el área de calibración de las demás especies (Fig. 16,18) presenta menores condiciones ambientales adecuadas para su distribución. Con respecto a la transferencia de la distribución actual de la especie (Fig. 20B), se observa una distribución amplia, presentando fragmentos de distribución a lo largo de toda Latinoamérica principalmente al sureste de Sur América (Brasil, Bolivia, Paraguay y Argentina) y fragmentos de la amazonia (Perú, Brasil y Venezuela), no obstante, las áreas con predicciones de ausencia presentan una distribución mayor (México, Guatemala, Panamá, Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Chile y Brasil).

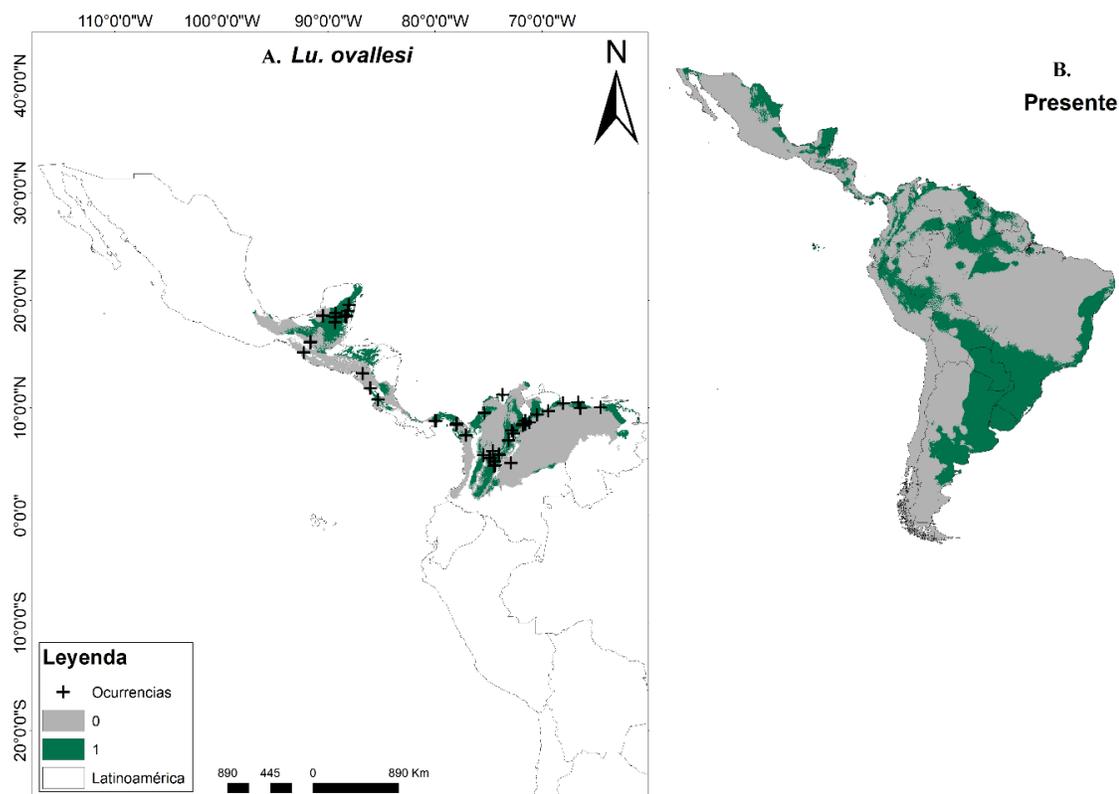


Figura 20. Distribución potencial en centro y Sudamérica de *Lu. ovallesi* para: (A) el área de calibración y (B) el presente. La ausencia de condiciones ambientales idóneas esta denotada por el color gris (0), y la presencia esta denotado por el color verde (1), además en el mapa del área de calibración se visualizan las ocurrencias con las que se construyeron las distribuciones potenciales para *Lu. ovallesi*.

La estimación generada en el pleistoceno para *Lu. ovallesi* (Fig. 21A), presenta una distribución geográfica limitada en dos pequeños fragmentos alrededor de Sudamérica: el primero se encuentra en la parte norte de este subcontinente (Venezuela) siendo un área altamente restringida, y el segundo presenta un mayor rango de distribución situado en la Patagonia oriental (Argentina). Por tanto, las áreas con inferencias de ausencia ambiental presentan una amplia distribución en toda el área de estudio, exhibiéndose una limitación ambiental extensa para la distribución de la especie para este tiempo y espacio.

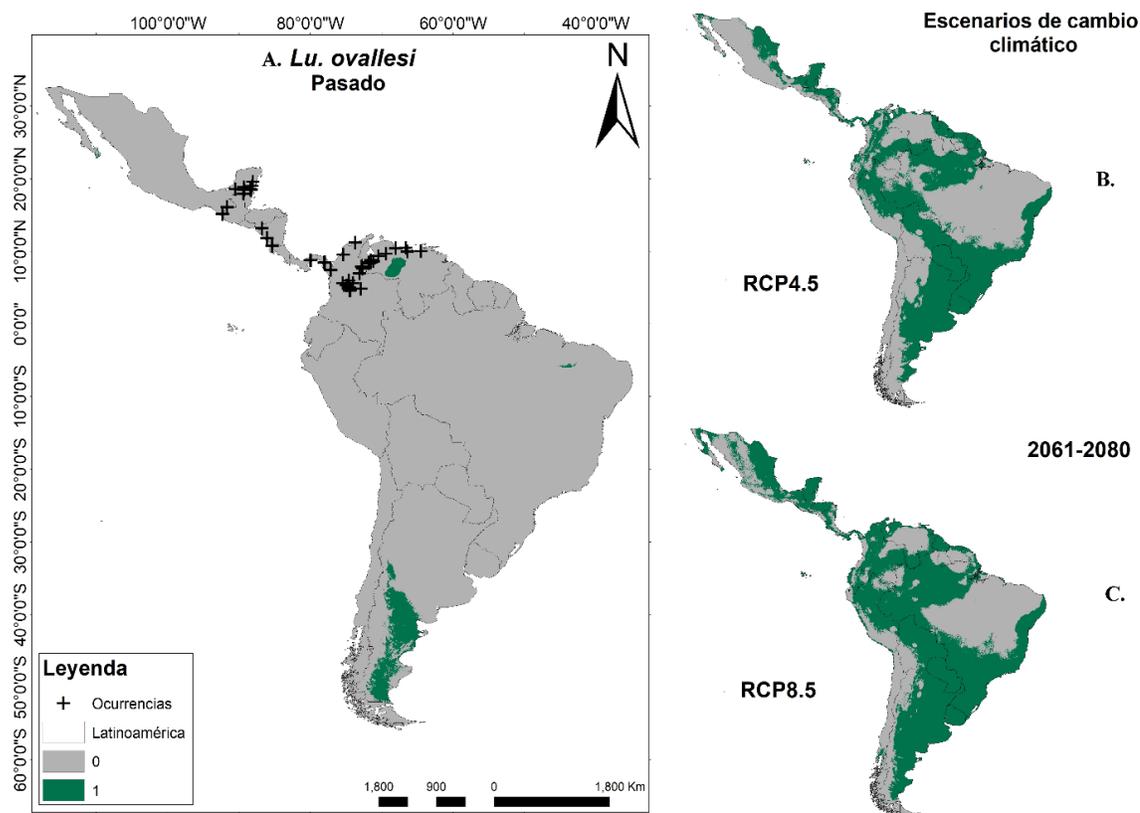


Figura 21. Distribución potencial en centro y Sudamérica de *Lu. ovallesi* para: (A) el último máximo glacial, (B) el escenario futuro de cambio climático RCP4.5, (C) el escenario futuro de cambio climático RCP8.5. La ausencia de condiciones ambientales idóneas esta denotada por el color gris (0), y la presencia esta denotado por el color verde (1).

Las transferencias para los escenarios de cambio climático exhiben una amplia distribución en comparación con los demás escenarios para la especie, presentando ambas estimaciones una alta similaridad. Los escenarios futuros (Fig. 21B, C) exhiben una alta distribución en el subcontinente sudamericano principalmente en la zona de la cuenca del río plata (Argentina, Bolivia, Uruguay, Paraguay) la Patagonia oriental (Argentina), el sudeste y noreste brasileño, la amazonia peruana, venezolana y brasileña, además de varios fragmentos con condiciones ambientales favorables en la zona norte del subcontinente (Colombia, Venezuela, Guyanas y

Ecuador). Por otra parte, Centroamérica exhibe amplias zonas desde la zona sur del istmo centroamericano (Panamá, Costa Rica, Nicaragua, Honduras y Guatemala) hasta la zona norte de este (México), sin embargo, el escenario RCP8.5 (Fig.21C) presenta una mayor estimación de la distribución de la especie especialmente en la amazonia (Perú, Brasil y Venezuela) y zonas comprendidas por los andes septentrionales, siendo los fragmentos de inferencias de ausencia ambiental menor que las zonas de presencia.

5.3 Evaluación de conservadurismo de nicho

Los nichos fundamentales existentes de las especies generados para el pleistoceno exhiben una superposición parcial en el espacio tridimensional generado en NicheA (Fig. 22A). Para *Lu. shannoni* vs. *Lu. ovallesi* se evidencia un solapamiento del 20.77% en la similitud de sus condiciones ambientales, donde el elipsoide generado para *Lu. ovallesi* presentó un volumen menor en relación con *Lu. shannoni*. Por su parte *Lu. ovallesi* vs. *Lu. gomezi* exhibe la menor superposición de nichos para esta escala temporal con un 14.97 % de similaridad ambiental, presentando *Lu. gomezi* el menor volumen del nicho existente para todas las especies. Finalmente *Lu. shannoni* vs. *Lu. gomezi* presentaron un solapamiento de sus nichos fundamentales del 18.64%, presentando *Lu. shannoni* el elipsoide con un mayor volumen generado en comparación. Por tanto, el solapamiento de los volúmenes de los elipsoides difirió para cada combinación de especies, presentando valores de superposición de baja similitud para esta escala temporal.

Los nichos fundamentales existentes generados para la actualidad (Fig. 22B) reflejan una disminución del volumen de los elipsoides con relación a los nichos configurados en el pasado (Fig.22A). La comparación pareada con mayor solapamiento de nicho para esta escala temporal fue *Lu. shannoni* vs. *Lu. gomezi* con un 18.68% de similitud ambiental, que a su vez estas exhiben

el mayor volumen generado de configuración ambiental por los elipsoides. Por otra parte, los demás análisis de superposición (*Lu. shannoni* vs. *Lu. ovallesi* y *Lu. ovallesi* vs. *Lu. gomezi*) presentan un porcentaje similar de solapamiento de nicho existente con un 10% de inserción ambiental generada para estas combinaciones, siendo para *Lu. ovallesi* el menor volumen generado de la elipsoide para este tiempo.

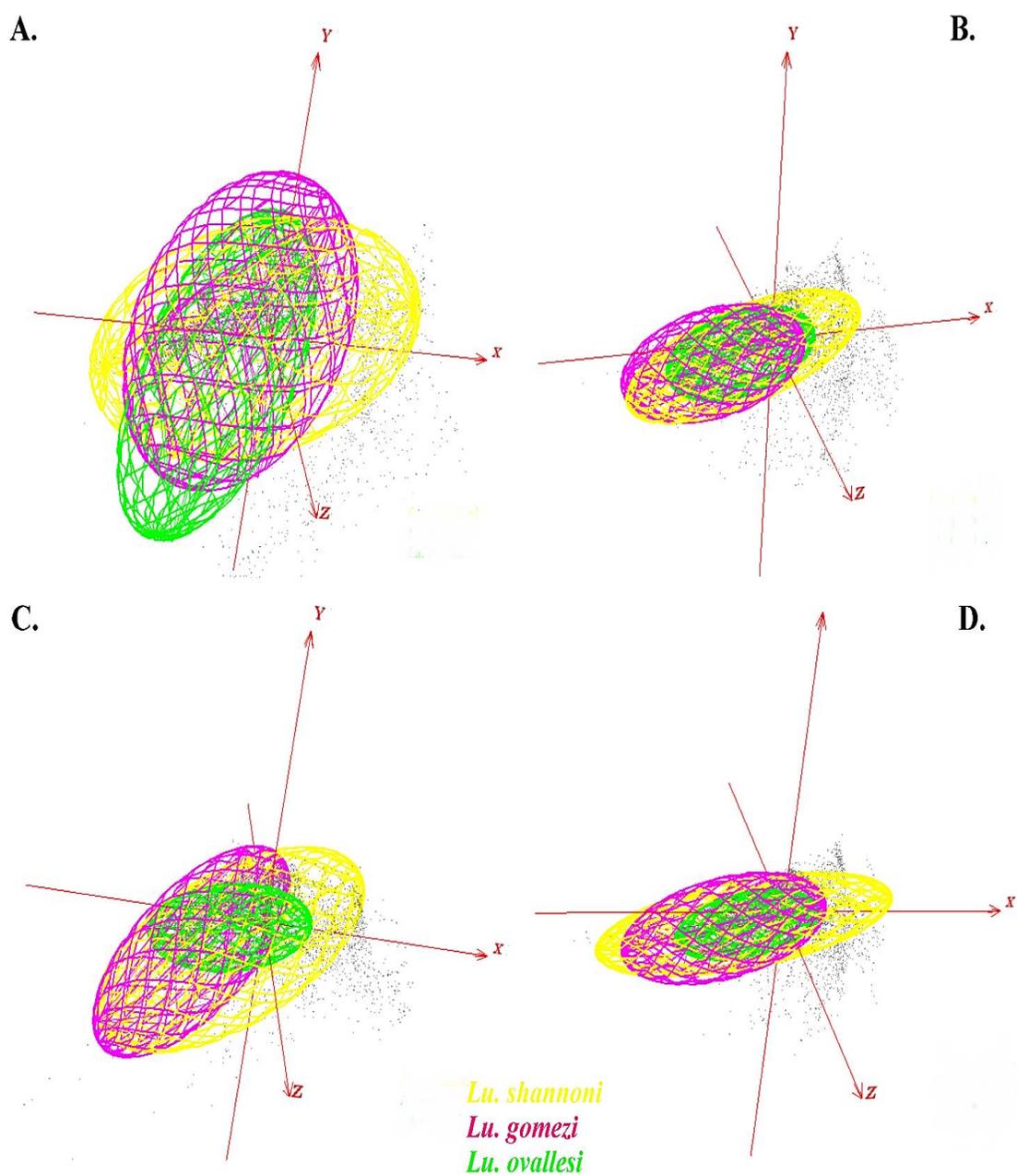


Figura 22. Nichos fundamentales modelados en nicheA basados en el elipsoide de minimo volumen (EMV) para *Lu. shannoni*, *Lu. gomezi*, y *Lu. ovallesi* en tres dimensiones ambientales (PC1, PC2 y PC3) en el: (A) Pleistoceno, (B) Presente, (C) Escenario futuro de cambio climático RCP4.5, (D) Escenario futuro de cambio climático RCP8.5. Nube de fondo en gris obtenida por una muestra aleatoria del área de estudio (background).

Para el análisis de solapamiento en los escenarios futuros se evidencia principalmente: i) El escenario futuro RCP4.5 (Fig. 22C) exhibe un aumento en el volumen de los elipsoides generados para las especies, principalmente para *Lu. shannoni* en comparación con las configuraciones para el presente (Fig.22A), ii) El escenario futuro RCP8.5 pese a presentar un aumento en el volumen de los nichos de *Lu. shannoni* y *Lu. gomezi*, presenta el menor volumen para el elipsoide generado para *Lu. ovallesi* en comparación a las demás escalas temporales, iii) para la comparación pareada *Lu. shannoni* vs. *Lu.gomezi* el mayor porcentaje de solapamiento de un 20.09% y 26.97% para el escenario RCP4.5 y RCP8.5 respectivamente, aumentando en este último, iv) un solapamiento exiguo para *Lu. ovallesi* vs. *Lu. gomezi* y *Lu. shannoni* vs *Lu. ovallesi*, con una superposición de sus nichos menor al 10% en ambos escenarios.

Finalmente, evidenciando un mayor solapamiento para *Lu. shannoni* vs. *Lu. gomezi* en relación de las distintas escalas temporales (Pasado, presente y futuro), es decir que en parte se conserva un mismo porcentaje de atributos ambientales para esta comparación pareada, indicando que a pesar del cambio temporal, el comportamiento en el espacio ambiental se mantiene similar para estas especies, pese a no presentar valores de solapamiento de nichos altos.

5.3.1 *Lutzomyia shannoni*

La visualización de los nichos fundamentales existentes de *Lu. shannoni* en NicheA (Fig. 23), reveló una alta superposición entre los nichos en las cuatro escalas temporales, el mayor solapamiento de elipsoides para la especie se exhibió para el presente vs escenario RCP4.5 presentando un 89.0% de similitud ambiental, además de presentar para ambos escenarios un tamaño de elipsoides muy similar, esto indicando que se presenta una menor variación ambiental y una mayor similaridad para la especie con respecto a sus distribuciones en el espacio ambiental. Por otra parte, el presente vs ultimo máximo glacial y el presente vs escenario RCP8.5 presentaron

comparaciones con un porcentaje menor pero igualmente con una alta superposición para el análisis, con un solapamiento de nicho de 81.6% y 86.5% respectivamente, pese a que la proyección de la elipsoide generado para el pasado y la elipsoide del escenario futuro RCP8.5 presentaron el mayor volumen en el espacio ambiental y por ende una configuración climática más amplia.

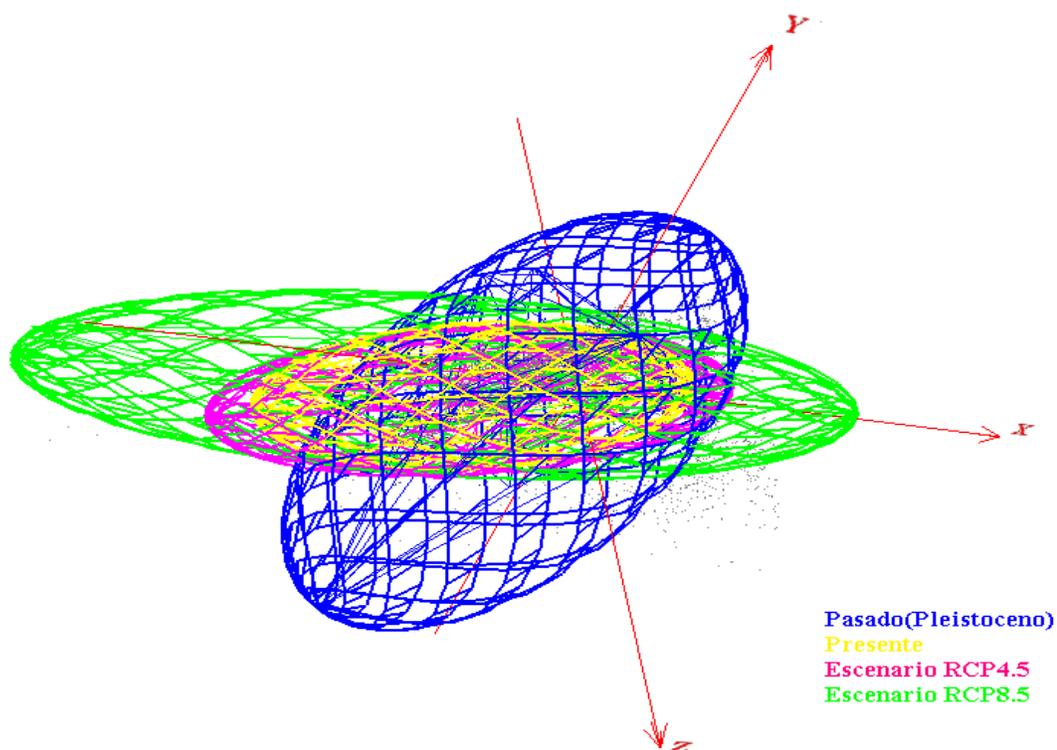


Figura 23. Nichos fundamentales existentes modelados en nicheA basados en el elipsoide de minimo volumen (EMV) para *Lu. shannoni*, en las diferentes escalas temporales. Nube de fondo en gris obtenida una muestra aleatoria del área de estudio (background).

5.3.2 *Lutzomyia gomezi*

Los elipsoides generados para *Lu. gomezi* para las escalas temporales (Fig. 24), inicialmente nos permitió evidenciar un volumen mayor para el escenario futuro RCP4.5 en el

espacio ambiental en comparación a las demás escalas temporales que presentan un volumen similar. Con respecto al análisis de solapamiento de nicho en contraste con *Lu. shannoni* la inserción entre los nichos es altamente exigua, presentando la mayor superposición el presente vs escenario futuro RCP8.5 con un 22.9% de similitud ambiental, seguido por el presente vs ultimo máximo glacial con un 14.4% y finalmente el presente vs el escenario futuro RCP4.5 con un 7.6%, por ende esta especie presenta una alta variabilidad ambiental a través del tiempo y requisitos específicos para cada tiempo.

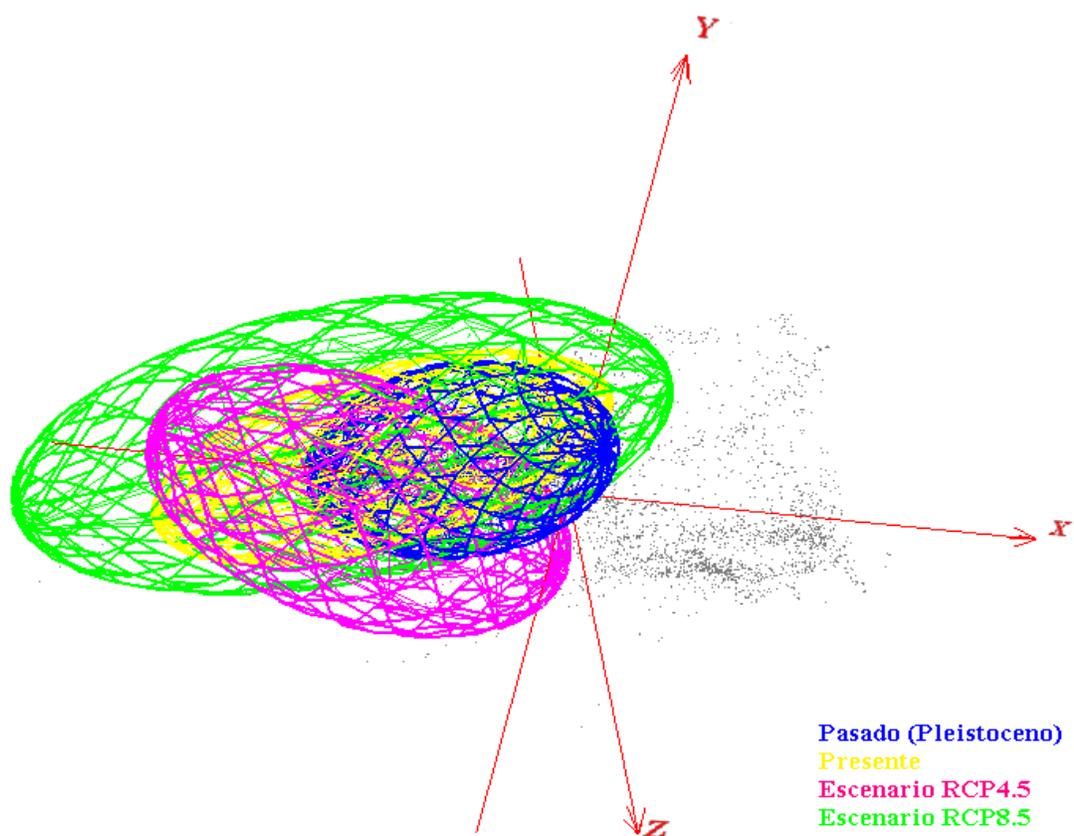


Figura 24. Nichos fundamentales modelados en nicheA basados en el elipsoide de mínimo volumen (EMV) para *Lu. gomezi*, en las diferentes escalas temporales. Nube de fondo en gris obtenida una muestra aleatoria del área de estudio (background).

5.3.7 *Lutzomyia ovallesi*

Finalmente, el análisis de solapamiento para *Lu.ovallesi* (Fig. 25), exhibió un volumen reducido de los elipsoides generados para las escalas temporales en comparación de las demás especies (Fig. 23 y 24), asimismo un porcentaje considerablemente bajo de superposición entre los nichos en las cuatro escalas temporales, sin embargo presentando mayores niveles de solapamiento ambiental en comparación a *Lu. gomezi*. El menor solapamiento de nichos con 16.5% se evidencio para el escenario futuro RCP4.5 con la proyección de la distribución ambiental actual, seguido del pasado con un 17.6% y finalmente con un mayor solapamiento en comparación, el escenario futuro RCP8.5 con un 19.0%. Sin embargo, los niveles de solapamiento entre las escalas temporales no presentan un valor significativo y por lo tanto la similaridad ambiental que se conserva en el tiempo es baja.

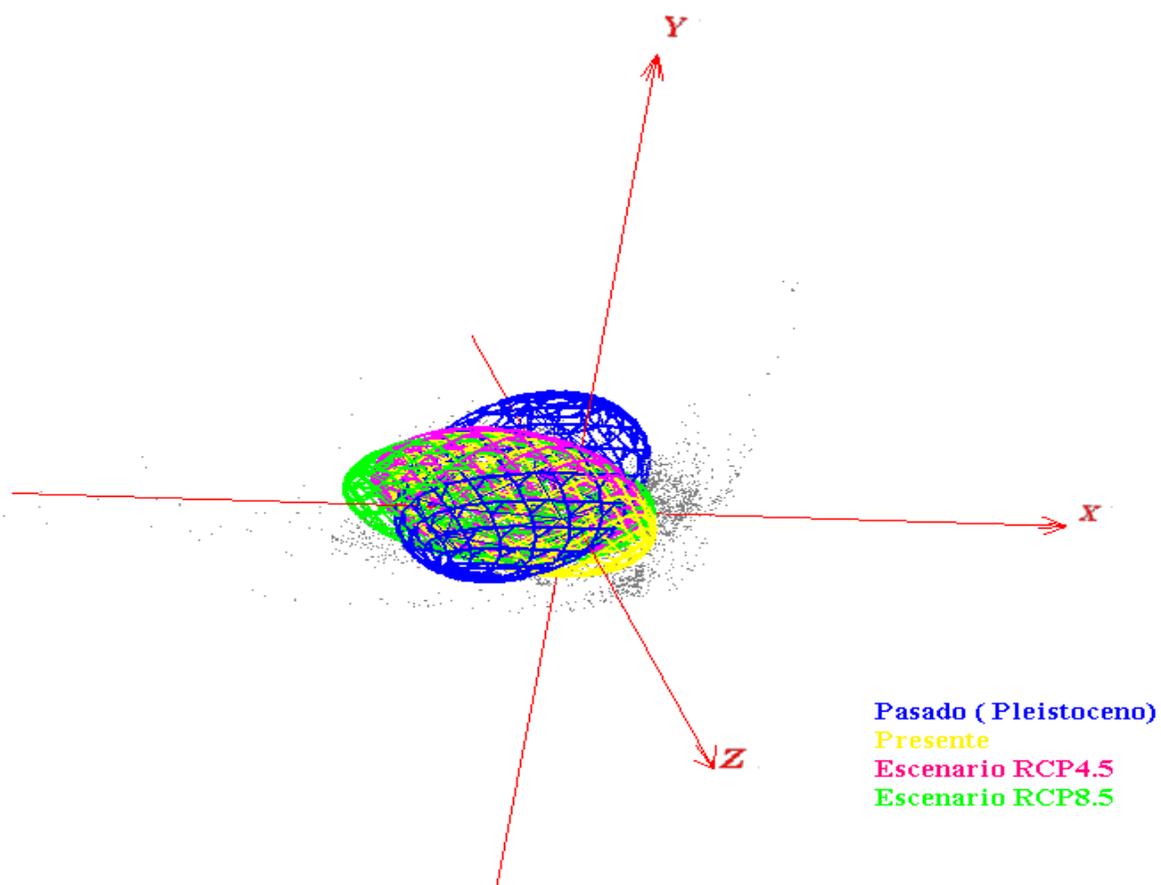


Figura 25. Nichos fundamentales modelados en nicheA basados en el elipsoide de mínimo volumen (EMV) para *Lu. ovallesi*, en las diferentes escalas temporales. Nube de fondo en gris obtenida una muestra aleatoria del área de estudio (background).

6. DISCUSIÓN

6.1 Caracterización del nicho fundamental existente

Los nichos fundamentales existentes caracterizados para las especies del género *Lutzomyia* representan una respuesta a los cambios climáticos en el tiempo, ya que la modificación del clima podría implicar una variación en la amplitud del nicho para mejorar el efecto de ocupación de ambientes subóptimos en lugar de cambiar el óptimo de la especie (Ackerly, 2003; Costa-Pereira, Araújo, Souza, & Ingram, 2019), es decir que los nichos existentes modifican su respuesta con relación a los requerimientos ambientales de las especies, sin embargo el centro del nicho podría permanecer parcialmente estático y por ende las condiciones más adecuadas para la especie (Ackerly, 2003), como se puede visualizar para los elipsoides para cada una de las especies en las distintas escalas temporales.

La principal diferenciación o variación en los elipsoides o en los nichos existentes con relación al presente para *Lu. shannoni*, *Lu. gomezi*, *Lu. ovallesi* se observó en la configuración para el pleistoceno esto debido a que una especie no modifica o diferencia su nicho con frecuencia y si lo hace, evoluciona a largo plazo (Peterson et al., 2011). Por esto, para que haya una modificación en un nicho fundamental existente se requiere periodos de tiempo considerablemente amplios (tiempos evolutivos), además, la configuración del nicho en esta escala temporal exhibe valores máximos para algunas variables ambientales, esto evidenciando la relevancia de las características ambientales en el comportamiento de los nichos de las especies en el pasado, ya que la divergencia de vectores se asocia al clima extremo y las fluctuaciones de las condiciones climáticas a lo largo del plioceno y principalmente para el pleistoceno (Llanes et al., 2018; Pech-May et al., 2018).

Los nichos fundamentales existentes generados para los escenarios futuros de cambio climático por su parte presentan configuraciones más similares al presente, no obstante el escenario RCP8.5 presenta para todas las especies una disminución en el tamaño del elipsoide, ya que los fenómenos de cambio climático extremos pueden generar cambios en los nichos fundamentales o realizados fuera de las tolerancias de las especies que pueden verse reflejado en la disminución de áreas climáticamente adecuadas (Koch, Kochmann, Klimpel, & Cunze, 2017; Llanes et al, 2018) , como se ha evidenciado para algunas especies del género *Lutzomyia* como *Lu. flaviscutellata* que ha exhibido fuertes cambios generados por el cambio climático (Almeida et al., 2013).

La sensibilidad de los insectos a los cambios de condiciones climáticas, en particular en especies de género *Lutzomyia* en la actualidad se ha comprobado, ya que las variaciones en las condiciones ambientales pueden afectar la reproducción y la duración de la actividad anual de las especies, asimismo de afectar los patrones espaciales y temporales de las enfermedades transmitidas por insectos vectores (T. Peterson & Shaw, 2003; Acosta et al., 2012; Trájer et al., 2013;). Para *Lu. shannoni*, *Lu. gomezi* y *Lu. ovallesi* una de las variables más representativas fue la temperatura media anual (bio1), ya que se ha evidenciado que esta variable puede influir considerablemente en la supervivencia, distribución y el comportamiento de los flebótomos como *Lu. diabólica* y *Ph. papatasi* (González et al., 2010;Chalghaf et al., 2016; Sofizadeh et al., 2016). Por otra parte , esta variable presento un régimen de configuración alto, esto posiblemente se asociado a que muchas de las especies del género *Lutzomyia* son consideradas como especies termófilas (Koch et al., 2017), es decir que pueden desarrollarse en rango de temperaturas extremas, como por ejemplo, *Lu. shannoni*, la cual ha exhibido frente a temperaturas máximas una barrera fisiológica, además que las etapas inmaduras latentes para esta especie y algunos

flebótomos no pueden soportar temperatura por debajo de -5°C ya que afecta su longevidad (González et al., 2010; Wolkoff, 2018).

Las variables relacionadas con la precipitación por su parte exhibieron una importante contribución para la configuración de los nichos fundamentales existentes, donde la precipitación anual (bio12) fue una variable representativa para todas las especies, debido a su influencia en la dinámica y reproducción de vectores como *Lu. migonei* y *Lu. intermedia* (Moara et al., 2019), además de otros flebótomos como *Ph.papatasi*, el cual ha demostrado susceptibilidad a esta variable, ya que facilita el crecimiento de plantas que equivalen a más alimento y refugio para roedores y por ende para los flebótomos (Sofizadeh et al., 2016). Ahora bien, para *Lu. shannoni* se ha identificado como las precipitaciones anuales pueden reflejar condiciones favorables para los bosques mixtos donde se puede recolectar la especie (Wolkoff, 2018)

Dicho lo anterior, *Lu. gomezi* y *Lu. ovallesi* presentaron además como variables representativas la precipitación del trimestre más húmedo (bio16) y la estacionalidad de la precipitación (bio15) respectivamente para la configuración de los elipsoides. Esto toma importancia si tenemos en cuenta que estas variables se asocian en el espacio geográfico a áreas con estaciones secas y lluviosas bien definidas (Moara et al., 2019), además estos resultados concuerdan con otros estudios donde estas variables fueron representativas para la distribución de estas especies y otros flebótomos (Almeida et al., 2013; Rujano et al., 2015), asimismo que la precipitación se ha asociado con la densidad de las poblaciones de estos insectos al final de la temporada de lluvias (Almeida et al., 2013).

6.2 Identificación de áreas geográficas

Para la distribución actual generada en el área de calibración para *Lu. shannoni*, *Lu. gomezi* y *Lu. ovallesi*, como en otras investigaciones (Almeida et al., 2013; T. Peterson et al., 2017), se observaron falta de disponibilidad de registros de ocurrencias a lo largo de toda el área de estudio, esto influyendo en los resultados de modelos de distribución (Anderson & Gonzalez, 2011), o bien en la selección de los modelos candidatos ya que el AICc puede verse afectado por el sesgo de muestreo (Galante et al., 2018) como se visualizó para *Lu. ovallesi*, sin embargo, esto es una realidad para los estudios de distribución de insectos vectores.

La distribución potencial para el pleistoceno denoto para *Lu shannoni* una amplitud de características ambientales a lo largo de todo el área de estudio, esto posiblemente gracias a una divergencia y expansión geográfica de *Lu.shannoni* hacia el final del pleistoceno, aparentemente en el final del último periodo de glaciación gracias a las características ambientales de la época (Wolkoff, 2018). Por otra parte, *Lu.gomezi* y *Lu. ovallesi* presentaron pequeñas zonas de áreas climáticamente favorables , esto probablemente a la formación de pequeñas áreas o refugios en esta escala temporal que pudo haber proporcionado estabilidad necesaria para eventos de especiación para algunas especies del género *Lutzomyia*, además, para *Lu. ovallesi* se ha evidenciado pequeñas áreas de distribución en centro américa en el pleistoceno (Andrade & Brazil, 2003; Llanes et al., 2018).Asimismo, la presencia y distribución de *Lu.gomezi* se asume desde el Mioceno por varias registros fósiles de flebotomos en fragmentos de pelos de mamíferos, lo que sugiere la relación de estos organismos a anfitriones (Valderrama, Tavares, & Filho, 2014), sin embargo, no se encontraron estudios exploratorios de la distribución potencial climática de esta especie en centro y Sudamérica para escalas temporales en el pasado.

La transferencia de la distribución actual de *Lu. shannoni* presentan la mayores estimaciones de idoneidad ambiental en el espacio geográfico en comparación de las demás especies, principalmente para Sudamérica esto debido posiblemente a que esta especie se asocia a una historia evolutiva y una combinación de barreras topográficas reproductivas en áreas boscosas de los andes que permitieron la divergencia de la especie y su posterior migración hacia áreas más húmedas al oeste y asimismo desde el sureste del rango andino hacia el Neártico (Andrade & Brazil, 2003; Wolkoff, 2018), asimismo se ha comprobado en diversos estudios que *Lu. shannoni* puede presentar una amplia distribución gracias a la capacidad de colonizar diversos paisajes heterogéneos, desde manglares acuáticos, vegetación árida, desiertos, praderas, bosque xerófilos, y bosque tropicales (D. Moo-Llanes et al., 2013; Wolkoff, 2018).

Por otra parte, *Lu. gomezi* presenta una distribución actual restringida primeramente en la parte norte de Sudamérica en un área de la amazonia brasileña y peruana donde los bosques húmedos y de galería podrían suministrar refugio para esta especie, restringiendo su distribución a estas zonas (Silva, Carvalho, Cardozo, Moraes, & Rebêlo, 2010), asimismo en la región andina y caribe se evidencia una amplia distribución de la especie, lo que indicaría la variabilidad de *Lu. gomezi* para invadir ecosistemas transformados por causas antropogénicas (López, 2014). Adicionalmente, la especie presenta una amplia distribución en el sur del istmo centro americano (Panamá), esto debido a que el clima tropical de esta zona permite heterogeneidad de la vegetación y refugio para las especies, lo que define distintos ecotipos para las flebótomos del género *Lutzomyia* (Valderrama et al., 2014).

Finalmente el fragmento con mayor área de distribución para *Lu. ovallesi* en el presente se encuentra al sureste de sur América esto posiblemente a la asociación de los flebótomos a la cubierta de árboles y arbustos dentro de parches de material orgánico, bosque primario residual y

bosque secundario de galería que generan características óptimas para las especies (Fernández et al., 2013; Salomón et al., 2003) en esta zona, además, de la destrucción del paisaje que genera cambios de distribución espacial en varias especies del género *Lutzomyia* (Salomón, Quintana, & Zaidenberg, 2008) registrados para esta área (Argentina, Paraguay y sur Brasil).

Las proyecciones futuras de cambio climático en ambos escenarios para *Lu. shannoni* y *Lu. ovallesi* exhiben un aumento de las condiciones ambientales óptimas para la distribución geográfica de las especies, lo que podría afectar sus papeles en la transmisión del parásito y por consiguiente significativas repercusiones en la salud pública (T. Peterson & Shaw, 2003; Campbell et al., 2015; Llanes et al., 2018;), que asociado a las fuertes tasas de deforestación pueden conducir a la domiciliación de los vectores (González, Paz, & Ferro, 2014), por ende es esencial anticipar como responderán los ecosistemas al aumento de las tasas de calentamiento actual, que no tienen precedentes desde el último periodo glacial y el monitoreo de los procesos de migración y urbanización para el control epidemiológico (González et al., 2014; Llanes et al., 2018).

Por su parte, *Lu. shannoni* y *Lu. ovallesi* exhibieron un aumento de distribución para el escenario pesimista RCP8.5, ya que los flebótomos del género *Lutzomyia* pueden presentar afinidad a las variaciones climáticas causadas por escenarios pesimistas de cambio climático como se ha evidenciado para *Lu. evansi* y *Lu. youngi* (González et al., 2014; Nieves et al., 2015), adicionalmente, se ha evidenciado para *Lu. shannoni* un rango de límites ambientales para el aumento de la temperatura en el rango de distribución de la especie, indicando la adaptabilidad frente a las variaciones ambientales generados por el cambio climático (D. Moo-Llanes et al., 2013), sin embargo, se ha demostrado la vulnerabilidad de *Lu. ovallesi* a la variación climática y por ende una pérdida de distribución potencial en Venezuela (Nieves et al., 2015), no obstante este estudio de modelamiento de distribución potencial presenta un tamaño de área de calibración

menor y estuvo basado en un límite político, lo que pudo influir en las estimaciones de distribución de la especie.

Por lo contrario, *Lu. gomezi* en el escenario futuro RCP8.5 presenta una pérdida de condiciones ambientales favorables para la distribución de la especie, principalmente en zona comprendidas por selva amazónica, lo que podría estar asociado con la reducción prevista de precipitación de esta región en el futuro que podría afectar a las especies de este género (Carvalho, Rangel, Ready, & Vale, 2015), por otra parte, el escenario RCP4.5 exhibe una mayor distribución para la especie posiblemente debido a que los cambios moderados en la precipitación y la temperatura pueden ser beneficiosos para algunas especies del género *Lutzomyia* (Carvalho et al., 2015; Da Costa, Cordeiro, & Rangel, 2018), de igual forma *Lu. shannoni* presenta pequeñas reducciones en la estimación de la distribución geográfica de la especie, por ende el cambio climático no siempre conduce a la expansión de la distribución de especies del género *Lutzomyia* (McIntyre et al., 2017) y cada modelo de distribución potencial debe ser generado en particular para cada especie.

Finalmente, los modelos de distribución potencial generados para el área de calibración podrían estar representando el nicho realizado de las especies, debido a que la escala espacial o geográfica en las que fueron transferidos los modelos podrían separar los requisitos y componentes del impacto del nicho (hipótesis de ruido eltoniano), es decir que las especies no estarían limitadas por el movimiento, ni por condiciones bióticas inadecuadas (Peterson, 2011).

6.3 Evaluación de conservadurismo de nicho

Las comparaciones pareadas de las especies del género *Lutzomyia* denotaron una superposición parcial de los nichos fundamentales existentes, sin embargo, *Lu. shannoni* vs. *Lu.*

gomezi presentan un porcentaje de conservadurismo de nicho parcialmente estable, es decir que estas especies presentan un solapamiento constante durante las escalas temporales, esto probablemente debido a que estas especies pertenecen a la subtribu Psychodopyna y Lutzomyiina respectivamente, para las cuales se ha encontrado una alta similitud de sus nichos ecológicos, como se ha evidenciado igualmente en *Lu. shannoni* vs. *Lu. longipalpis* (Galati, 1995; Llanes et al., 2018). Además, si el nicho de dos especies relacionadas es más similar de lo esperado a pesar de no existir una superposición total de sus nichos, esto se debería a que estos conservan rasgos de sus nichos potencialmente debido a un efecto filogenético que anula el impacto espacial, ya que las especies estrechamente relacionadas pueden ocupar los mismos recursos (asociaciones de microhábitat) y coexistir de manera estable, influyendo esto en la respuesta a las condiciones climáticas (Ibarra. et al., 2014; Ulyshen, 2018; Chang et al., 2019). Por esta razón, el conservadurismo ancestral influye notoriamente en la historia evolutiva, los patrones de diversidad y la distribución de las especies, esto permitiéndonos predecir la introducción de estos vectores en nuevas áreas con base a los cambios en sus nichos (Medley, 2010; Morinière et al., 2016; Lyu, Wang, & Luo, 2020;).

Por otra parte, el efecto de diferenciación que presentaron los nichos fundamentales existentes de las demás especies del género *Lutzomyia* (*Lu. ovallesi* vs. *Lu. gomezi* y *Lu. shannoni* vs. *Lu. ovallesi*) se debe probablemente a que el conservadurismo de nicho en insectos es raro y el desarrollo y la expansión de nicho puede ser común en este grupo (Polidori, Nucifora, & Sánchez-Fernández, 2018), además las especies podrían utilizar entornos alternativos ya que así tienen más probabilidades de persistir, a pesar de los cambios ambientales (Llanes et al., 2018), asimismo, estos insectos presentan una mayor susceptibilidad a la actividad antrópica, y por otra parte las interacciones bióticas podrían ser las principales impulsores de este proceso evolutivo, asimismo

para que no exista conservadurismo de nicho se necesita una mínima variación en la nube del nicho (posición, forma, volumen) (Medley, 2010; Ibarra. et al., 2014; Llanes et al., 2018), sin embargo, si las condiciones de fondo de las especies no se superponen, no se puede concluir sobre una diferenciación de nicho bien fundada ya que dependerá del área y capacidad de dispersión de la especie (M) (Peterson et al., 2011).

Finalmente la evaluación de conservadurismo de nicho para cada una de las especies del género *Lutzomyia* en las distintas escalas temporales, denota un alto porcentaje de solapamiento de nicho para *Lu. shannoni* posiblemente a causa de la amplia adaptabilidad ambiental de la especie generada a través de su alta historia biogeográfica, asociado a la especialización evolutiva y el régimen climático particular de la especie (Montero, 2018; Wolkoff, 2018), lo que podría estar asociado a la amplia distribución en el espacio geográfico en las distintas escalas temporales, ya que las especies se ven afectadas por los gradientes climáticos ancestrales (Lyu et al., 2020), esto también siendo evidenciado en proyecciones generadas para esta especie en la región neotropical donde fueron altamente estables y persistentes en toda la región (Llanes et al., 2018). Por ende, el conservadurismo de nicho en vectores con importancia para la salud pública tiene implicaciones para la ecología de la transmisión de enfermedades, ya que puede imponer restricciones a las respuestas adaptativas frente al cambio climático, la dispersión natural o antropogénica, limitando las distribuciones de las especies (Ibarra. et al., 2014; Montero, 2018).

7. CONCLUSIONES

Las condiciones climáticas en el tiempo constituyeron un efecto relevante en la configuración, dinámica y variación de los nichos fundamentales existentes de *Lu. shannoni*, *Lu. gomezi* y *Lu. ovallesi*, principalmente para el último máximo glacial, sin embargo, es importante recalcar el efecto del cambio climático del escenario pesimista RCP8.5 en los nichos fundamentales existentes, ya que las especies exhibieron una influencia y variación de los requerimientos ambientales pese a presentarse un periodo de tiempo considerablemente corto en comparación al Pleistoceno, por tanto, esta escala temporal podría ejercer un mayor efecto en los nichos existentes a un corto plazo y por ende en la ecología e incluso procesos evolutivos de las especies del género *Lutzomyia*, lo que podría servir de insumo para el diseño de estrategias de control.

Las estimaciones de distribución potencial para estas especies del género *Lutzomyia* podrían permitir aproximaciones de nuevas áreas climáticamente idóneas para estas especies en ambos escenarios de cambio climático, principalmente para *Lu. shannoni* y *Lu. ovallesi* que exhibieron el mayor aumento de la distribución de condiciones ambientales favorables, indicando la alta plasticidad ecológica de estas especies, que adicionalmente a las áreas de nicho estables y los patrones de distribución potencial como el exhibido por *Lu. gomezi*, podrían servir de base para el diseño de programas de control preventivo de la Leishmaniasis a una escala geográfica amplia.

El papel de la divergencia del nicho fundamental existente en *Lu. gomezi* y *Lu. ovallesi* establecería a estas especies como prioritarias para estrategias de control, debido a la diferenciación ecológica de sus nichos existentes entre especies y a la potencial plasticidad ecológica en las distintas escalas temporales, sin embargo, la amplia historia evolutiva de *Lu.*

shannoni, la similitud con especies emparentadas filogenéticamente y el conservadurismo de nicho en las distintas escalas temporales, permite una amplia distribución ambiental y geográfica que establecería igualmente a esta especie como prioritaria para estrategias de control en escenarios epidemiológicos futuros, lo que finalmente indica la influencia de la afinidad climática ancestral a través del tiempo en los nichos fundamentales existentes y por ende en el conservadurismo de nicho.

9. BIBLIOGRAFÍA

- Ackerly D., D. (2003). Community Assembly , Niche Conservatism , and Adaptive Evolution in Changing Environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164(May 2003), 164–184.
- Acosta, L. A., Mondragon-Shem, K., Vergara, D., Velez-Mira, A., Cadena, H., & Carrillo, L. M. (2012). Ampliación de la distribución de *Lutzomyia longipalpis* (Lutz & Neiva, 1912) (Diptera: Psychodidae) en el departamento de caldas: potencial aumento del riesgo de leishmaniasis visceral. *Biomédica*, 33(2), 319–325. <https://doi.org/10.7705/biomedica.v33i2.762>
- Almeida, P. S., Sciamarelli, A., Mira Batista, P., Dimas Ferreira, A., Nascimento, J., Raizer, J., ... Gurgel-Gonçalves, R. (2013). Predicting the geographic distribution of *Lutzomyia longipalpis* (Diptera: Psychodidae) and visceral leishmaniasis in the state of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 108(8), 992–996. <https://doi.org/10.1590/0074-0276130331>
- Anderson, R., & Gonzalez, I. (2011). Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with Maxent. *Ecological Modelling*, 222(15), 2796–2811. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.04.011>
- Andrade, J. D., & Brazil, R. P. (2003). Relationships of New World Phlebotomine Sand Flies (Diptera: Psychodidae) Based on Fossil Evidence. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 98(SUPPL. 1), 145–149. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762003000900022>
- Barbieri, C., Barquera, R., Arias, L., Sandoval, J. R., Acosta, O., Zurita, C., ... Fehren-Schmitz, L. (2019). The Current Genomic Landscape of Western South America: Andes, Amazonia,

- and Pacific Coast. *Molecular Biology and Evolution*, 36(12), 2698–2713.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msz174>
- Barreto, M., Burabano, M. E., & Barreto, P. (2006). Registros de *Lutzomyia* (Diptera: Psychodidae) en nuevas localidades de Colombia. *Colombia Medica*, 37(1), 39–45.
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., ... Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11), 1810–1819.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>
- Bejarano, E. E., Rojas, W., Uribe, S., & Vélez, I. D. (2003). Sistemática de especies de *Lutzomyia* del grupo verrucarum Theodor, 1965 (Diptera: Psychodiadae). *Biomédica*, 23(1), 87.
<https://doi.org/10.7705/biomedica.v23i1.1200>
- Bolaños R. (2015). Composición de la Comunidad del Género *Lutzomyia* (França, 1924) (Diptera: Psychodidae) en Tres Biomas de la Cuenca del Río Pamplonita (Norte de Santander, Colombia). *Journal of Chemical Information and Modeling*, 95.
<https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Campbell, L. P., Luther, C., Moo-Llanes, D., Ramsey, J. M., Danis-Lozano, R., & Peterson, A. T. (2015). Climate change influences on global distributions of dengue and chikungunya virus vectors. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1665), 1–9. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0135>
- Cardona, L. A. (2015). Evaluación de factores ambientales y climáticos como elementos de riesgo asociados con la transmisión del dengue y la leishmaniasis a diferentes escalas temporales y espaciales en Colombia., 1–163.
- Carvalho, B. M., Rangel, E. F., Ready, P. D., & Vale, M. M. (2015). Southward Expansion of

- Lutzomyia (Nyssomyia) flaviscutellata (Diptera : Psychodidae : Phlebotominae), Vector of Leishmania (Leishmania) amazonensis in South America , under Climate Change, 1–21. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143282>
- Castillo, A. G., Alò, D., González, B. A., & Samaniego, H. (2018). Change of niche in guanaco (Lama guanicoe): The effects of climate change on habitat suitability and lineage conservatism in Chile. *PeerJ*, 2018(5), 1–21. <https://doi.org/10.7717/peerj.4907>
- Cervantes, L. J. (2015). Distribución actual y potencial de Ecnomihyla miotympanum (Cope, 1863), usando DIVA-GIS y MaxEnt, 1–59.
- Chalghaf, B., Chemkhi, J., Mayala, B., Harrabi, M., Benie, G. B., Michael, E., & Ben Salah, A. (2018). Ecological niche modeling predicting the potential distribution of Leishmania vectors in the Mediterranean basin: Impact of climate change. *Parasites and Vectors*, 11(1), 1–9. <https://doi.org/10.1186/s13071-018-3019-x>
- Chalghaf, B., Chlif, S., Mayala, B., Ghawar, W., Bettaieb, J., Harrabi, M., ... Salah, A. Ben. (2016). Ecological Niche modeling for the prediction of the geographic distribution of cutaneous leishmaniasis in Tunisia. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 94(4), 844–851. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.15-0345>
- Chang, Y., Song, S., Li, A., Zhang, Y., Li, Z., Xiao, Y., ... Lin, A. (2019). The roles of morphological traits, resource variation and resource partitioning associated with the dietary niche expansion in the fish-eating bat Myotis pilosus. *Molecular Ecology*, 28(11), 2944–2954. <https://doi.org/10.1111/mec.15127>
- Cobos, M. E., Peterson, A., Barve, N., & Osorio, L. (2019). Kuenm: An R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 2019(2), 1–15. <https://doi.org/10.7717/peerj.6281>

- Cobos, M. E., Peterson, A. T., Osorio-Olvera, L., & Jiménez-García, D. (2019). An exhaustive analysis of heuristic methods for variable selection in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Informatics*, *53*, 100983. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2019.100983>
- Contreras Gutiérrez, M. A. (2013). *Lutzomyia* spp. (Diptera: Psychodidae) en zonas cafeteras de la región andina colombiana: taxonomía e importancia médica, 5–29. Retrieved from <http://www.bdigital.unal.edu.co/9510/1/64703281.2013.pdf>
- Contreras, M. A., Vélez, I. D., Porter, C., & Uribe, S. I. (2014). Lista actualizada de flebotomíneos (Diptera: Psychodidae: Phlebotominae) de la región cafetera colombiana. *Biomedica*, *34*(3), 483–498. <https://doi.org/10.7705/biomedica.v34i3.2121>
- Costa-Pereira, R., Araújo, M. S., Souza, F. L., & Ingram, T. (2019). Competition and resource breadth shape niche variation and overlap in multiple trophic dimensions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *286*(1902). <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0369>
- Cunze, S., Kochmann, J., Koch, L. K., Genthner, E., & Klimpel, S. (2019). Vector distribution and transmission risk of the Zika virus in South and Central America. *PeerJ*, *7*, e7920. <https://doi.org/10.7717/peerj.7920>
- Da Costa, S. M., Cordeiro, J. L. P., & Rangel, E. F. (2018). Environmental suitability for *Lutzomyia* (Nyssomyia) whitmani (Diptera: Psychodidae: Phlebotominae) and the occurrence of American cutaneous leishmaniasis in Brazil. *Parasites and Vectors*, *11*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1186/s13071-018-2742-7>
- Dupin, J., & Smith, S. D. (2019). Integrating historical biogeography and environmental niche evolution to understand the geographic distribution of Datureae. *American Journal of Botany*, *106*(5), 667–678. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1281>

- Escobar, L. E., & Craft, M. E. (2016). Advances and limitations of disease biogeography using ecological niche modeling. *Frontiers in Microbiology*, 7(AUG), 1–21. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01174>
- Falcão de Oliveira, E., Galati, E. A. B., Oliveira, A. G. de, Rangel, E. F., & Carvalho, B. M. de. (2018). Ecological niche modelling and predicted geographic distribution of *Lutzomyia cruzi*, vector of *Leishmania infantum* in South America. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 12(7), 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0006684>
- Fernández, M. S., Santini, M. S., Cavia, R., Sandoval, A. E., Pérez, A. A., Acardi, S., & Salomón, O. D. (2013). Spatial and temporal changes in *Lutzomyia longipalpis* abundance, a *Leishmania infantum* vector in an urban area in northeastern Argentina. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 108(7), 817–824. <https://doi.org/10.1590/0074-0276130047>
- Galante, P. J., Alade, B., Muscarella, R., Jansa, S. A., Goodman, S. M., & Anderson, R. P. (2018). The challenge of modeling niches and distributions for data-poor species: a comprehensive approach to model complexity. *Ecography*, 41(5), 726–736. <https://doi.org/10.1111/ecog.02909>
- González, C., Paz, A., & Ferro, C. (2014). Predicted altitudinal shifts and reduced spatial distribution of *Leishmania infantum* vector species under climate change scenarios in Colombia. *Acta Tropica*, 129(1), 83–90. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2013.08.014>
- González, C., Wang, O., Strutz, S. E., González-Salazar, C., Sánchez-Cordero, V., & Sarkar, S. (2010). Climate change and risk of leishmaniasis in North America: Predictions from ecological niche models of vector and reservoir species. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 4(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0000585>
- Hall, C. (1985). América Central como región geográfica. *Anuario de Estudios Centroamericanos*,

11(2), 5–24. <https://doi.org/10.2307/40682691>

Ibarra, C., Zaldívar-Riverón, A., Peterson, A. T., Sánchez-Cordero, V., & Ramsey, J. M. (2014).

Phylogeny and Niche Conservatism in North and Central American Triatomine Bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), Vectors of Chagas' Disease. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 8(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0003266>

Intergovernmental Panel on Climate Change. (2013). *The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health* (Vol. 43).

Karger, D. N., Conrad, O., Böhrner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., ... Kessler, M.

(2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4, 1–20. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>

Koch, L. K., Kochmann, J., Klimpel, S., & Cunze, S. (2017). Modeling the climatic suitability of

leishmaniasis vector species in Europe. *Scientific Reports*, 7(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13822-1>

Krishnan, A., & Bhaskaran, P. K. (2019). CMIP5 wind speed comparison between satellite

altimeter and reanalysis products for the Bay of Bengal. *Environmental Monitoring and Assessment*, 191(9). <https://doi.org/10.1007/s10661-019-7729-0>

Leibold, M. A., & Geddes, P. (2005). El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecologia*

Austral, 15(2), 117–129.

Li, J., Fan, G., & He, Y. (2020). Predicting the current and future distribution of three Coptis herbs

in China under climate change conditions, using the MaxEnt model and chemical analysis.

Science of the Total Environment, 698, 134141.

<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134141>

- Llanes, D. A., May, A., Ibarra, C. N., Rebollar, E. A., & Ramsey, J. M. (2018). Inferring distributional shifts of epidemiologically important North and Central American sandflies from Pleistocene to future scenarios. *Medical and Veterinary Entomology*, *33*(1), 31–43. <https://doi.org/10.1111/mve.12326>
- López, Miguel. (2007). Descripción y caracterización de nichos ecológicos: una visión más cuantitativa del espacio ambiental, 93. Retrieved from https://cimat.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1008/87/2/TE_244.pdf
- López, Marla. (2014). Distribución potencial de las especies de flebotomíneos de importancia médica y su asociación con focos de transmisión de Leishmaniasis cutánea en Colombia. *Universidad de Los Andes*, (1). <https://doi.org/10.4324/9781315853178>
- Lyu, Y., Wang, X., & Luo, J. (2020). Geographic patterns of insect diversity across China's nature reserves: The roles of niche conservatism and range overlapping. *Ecology and Evolution*, *10*(7), 3305–3317. <https://doi.org/10.1002/ece3.6097>
- Martínez, N., Aguirre, E., Eguiarte, L. E., & Jaramillo, J. P. (2016). Modelado de nicho ecológico de las especies del género *Abies* (pinaceae) en México: Algunas implicaciones taxonómicas y para la conservación. *Botanical Sciences*, *94*(1), 362–371. <https://doi.org/10.17129/botsci.508>
- Martínez, N., Mejía, O., Ortega, J., & Méndez-de la Cruz, F. (2019). Climatic niche evolution in the viviparous *Sceloporus torquatus* group (Squamata: Phrynosomatidae). *PeerJ*, *2019*(1), 1–30. <https://doi.org/10.7717/peerj.6192>
- Mckay, A. A. (2008). *Geografía de la Región Centroamericana* (1^a. ed). San José, C.R.
- McIntyre, S., Rangel, E. F., Ready, P. D., & Carvalho, B. M. (2017). Species-specific ecological niche modelling predicts different range contractions for *Lutzomyia intermedia* and a related

- vector of *Leishmania braziliensis* following climate change in South America. *Parasites and Vectors*, *10*(1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/s13071-017-2093-9>
- Medley, K. A. (2010). Niche shifts during the global invasion of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae), revealed by reciprocal distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, *19*(1), 122–133. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00497.x>
- Moara, de S. M. R., Bavia, M. E., Fonseca, E. O. L., Cova, B. O., Silva, M. M. N., Carneiro, D. D. M. T., ... Malone, J. B. (2019). Ecological niche models for sand fly species and predicted distribution of *Lutzomyia longipalpis* (Diptera: Psychodidae) and visceral leishmaniasis in Bahia state, Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment*, *191*. <https://doi.org/10.1007/s10661-019-7431-2>
- Montemayor, S. I., Melo, M. C., Scattolini, M. C., Pocco, M. E., Del Río, M. G., Dellapé, G., ... Dellapé, P. M. (2017). The fate of endemic insects of the Andean region under the effect of global warming. *PLoS ONE*, *12*(10), 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186655>
- Montero, S. V. (2018). Aplicación de modelos de nicho ecológico para la identificación potencial de procesos de especiación críptica en *Adelpha basiloides* (Lepidoptera : Nymphalidae) en el territorio de Costa Rica ., *10*, 1–16.
- Moo-Llanes, A., Pech-May, A., Oca-Aguilar, A. C. M., Salomón, O. D., & Ramsey, J. M. (2020). Niche divergence and paleo-distributions of *Lutzomyia longipalpis* mitochondrial haplogroups (Diptera: Psychodidae). *Acta Tropica*, *211*(June), 105607. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2020.105607>
- Moo-Llanes, D., Ibarra-Cerdeña, C. N., Rebollar-Téllez, E. A., Ibáñez-Bernal, S., González, C., & Ramsey, J. M. (2013). Current and Future Niche of North and Central American Sand Flies (Diptera: Psychodidae) in Climate Change Scenarios. *PLoS Neglected Tropical Diseases*,

7(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0002421>

Morinière, J., Van Dam, M. H., Hawlitschek, O., Bergsten, J., Michat, M. C., Hendrich, L., ...

Balke, M. (2016). Phylogenetic niche conservatism explains an inverse latitudinal diversity gradient in freshwater arthropods. *Scientific Reports*, 6(April), 1–12.

<https://doi.org/10.1038/srep26340>

Naciones Unidas. (2009). Cambio climático y desarrollo en América Latina y el Caribe: una reseña.

Nieves, E., Rujano, M., Ospino, H., Oraá, L., Rondón, Y., Sánchez, M., ... Cazorla, D. (2015).

Efectos del cambio climático sobre la distribución potencial de los flebotomos transmisores de leishmaniasis en Mérida Venezuela. *Intropica*, 10, 60.

<https://doi.org/10.21676/23897864.1648>

Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N.,

Underwood, E. C., ... Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51(11), 933. [https://doi.org/10.1641/0006-](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:teotwa]2.0.co;2)

[3568\(2001\)051\[0933:teotwa\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:teotwa]2.0.co;2)

Ontivero, I. M. (2017). Diversidad y variación espacio-temporal de flebotomos (Diptera ,

Psychodidae) en la Planta Bajo Grande y peridomicilios aledaños , al Este de la ciudad de Córdoba ., 33.

OSINFOR (Organismo Superior de los Recursos Forestales y de Fauna Silvestre Peru). (2013).

Modelamiento espacial de nichos ecológicos para la evaluación de presencia de especies forestales maderables en la Amazonía Peruana. *Ficha Técnica*, 81. Retrieved from

[http://www.osinfor.gob.pe/portal/data/destacado/adjunto/modelamiento_nichos_ecologicos.](http://www.osinfor.gob.pe/portal/data/destacado/adjunto/modelamiento_nichos_ecologicos.pdf)

pdf

- Osorio L. , Vijay, Narayani, S. and F. (2018). ntbox: From getting biodiversity data to evaluating species distribution models in a friendly GUI environment.
- Owens, H. L., Campbell, L. P., Dornak, L. L., Saupe, E. E., Barve, N., Soberón, J., ... Peterson, A. T. (2013). Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*, 263, 10–18. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.011>
- Paredes, C., & Santos, J. I. (2015). *Neglected Tropical Diseases - Latin America and the Caribbean*. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1422-3>
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., & Townsend Peterson, A. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34(1), 102–117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>
- Pech-May, A., Ramsey, J. M., González Ittig, R. E., Giuliani, M., Berrozpe, P., Quintana, M. G., & Salomón, O. D. (2018). Genetic diversity, phylogeography and molecular clock of the *Lutzomyia longipalpis* complex (Diptera: Psychodidae). *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 12(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0006614>
- Peterson, A., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R., Martínez-Meyer, ; Enrique, & Araújo, M. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. *Choice Reviews Online* (Vol. 49). <https://doi.org/10.5860/choice.49-6266>
- Peterson, A. T., Campbell, L. P., Moo-llanes, D. A., Travi, B., González, C., Cristina, M., ... Shaw, J. J. (2017). Influences of climate change on the potential distribution of *Lutzomyia longipalpis* sensu lato (Psychodidae : Phlebotominae). *International Journal for Parasitology*, 47(10–11), 667–674. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2017.04.007>

- Peterson, T., Campbell, L. P., Moo-Llanes, D. A., Travi, B., González, C., Ferro, M. C., ... Shaw, J. J. (2017). Influences of climate change on the potential distribution of *Lutzomyia longipalpis* sensu lato (Psychodidae: Phlebotominae). *International Journal for Parasitology*, 47(10–11), 667–674. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2017.04.007>
- Peterson, T., & Shaw, J. (2003). *Lutzomyia* vectors for cutaneous leishmaniasis in Southern Brazil: Ecological niche models, predicted geographic distributions, and climate change effects. *International Journal for Parasitology*, 33(9), 919–931. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(03\)00094-8](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(03)00094-8)
- Polidori, C., Nucifora, M., & Sánchez-Fernández, D. (2018). Environmental niche unfilling but limited options for range expansion by active dispersion in an alien cavity-nesting wasp. *BMC Ecology*, 18(1), 1–12. <https://doi.org/10.1186/s12898-018-0193-9>
- Qiao, H., Peterson, A. T., Campbell, L. P., Soberón, J., Ji, L., & Escobar, L. E. (2016). NicheA: creating virtual species and ecological niches in multivariate environmental scenarios. *Ecography*, 39(8), 805–813. <https://doi.org/10.1111/ecog.01961>
- Quintana, M., Salomón, O., Guerra, R., Lizarralde De Grosso, M., & Fuenzalida, A. (2013). Phlebotominae of epidemiological importance in cutaneous leishmaniasis in northwestern Argentina: Risk maps and ecological niche models. *Medical and Veterinary Entomology*, 27(1), 39–48. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.2012.01033.x>
- Romero, U., & Garcia, M. (2014). *Compilación sobre teorías y ejemplos de modelos de nicho ecológico y áreas de distribución de las especies* Compilado y editado por, (June).
- Rujano, M., Oraá, L., Rondón, Y., Sánchez, M., Rondón, M., Sánchez, Y., ... Nieves, E. (2015). Modelo de la distribución de especies vectores de leishmaniasis del género *Lutzomyia* (Diptera: Psychodidae) en Mérida Venezuela. *Intropica*, 10, 37.

<https://doi.org/10.21676/23897864.1646>

- Salomón, O. D., Quintana, M. G., & Zaidenberg, M. (2008). Urban distribution of Phlebotominae in a cutaneous leishmaniasis focus, Argentina. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, *103*(3), 282–287. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762008005000016>
- Salomón, O. D., Rossi, G. C., Cousiño, B., Spinelli, G. R., Rojas De Arias, A., López Del Puerto, D. G., & Ortiz, A. J. (2003). Phlebotominae Sand Flies in Paraguay. Abundance Distribution in the Southeastern Region. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, *98*(2), 185–190. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762003000200004>
- Silva, F. S., Carvalho, L. P. C., Cardozo, F. P., Moraes, J. L. P., & Rebêlo, J. M. M. (2010). Sand flies (Diptera: Psychodidae) in a cerrado area of the Maranhão state, Brazil. *Neotropical Entomology*, *39*(6), 1032–1038. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2010000600028>
- Sloyer, K. E., Burkett-Cadena, N. D., Yang, A., Corn, J. L., Vigil, S. L., McGregor, B. L., ... Blackburn, J. K. (2019). Ecological niche modeling the potential geographic distribution of four culicoides species of veterinary significance in florida, USA. *PLoS ONE*, *14*(2), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206648>
- Soberon, J., & Miller, C. (2009). Evolución de los nichos ecológicos. *Miscelánea Matemática*, *40*, 9–10. [https://doi.org/10.1016/s0186-1042\(13\)71195-1](https://doi.org/10.1016/s0186-1042(13)71195-1)
- Soberón, J., Osorio-Olvera, L., & Peterson, T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *88*(2), 437–441. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.011>
- Sofizadeh, A., Rassi, Y., Vatandoost, H., Ali Hanafi-Bojd, A., Mollalo, A., Rafizadeh, S., ... Lysyk, T. (2016). Predicting the distribution of phlebotomus papatasi (diptera: Psychodidae), the primary vector of zoonotic cutaneous leishmaniasis, in golestan province of Iran using

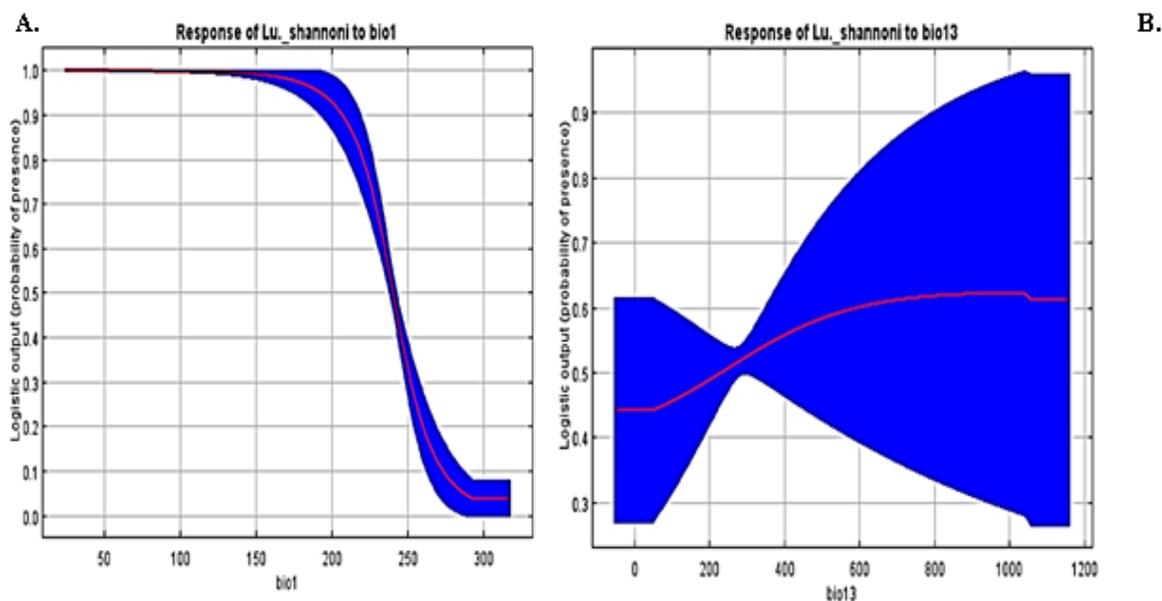
- ecological niche modeling: Comparison of MaxEnt and GARP Models. *Journal of Medical Entomology*, 54(2), 312–320. <https://doi.org/10.1093/jme/tjw178>
- Trájer, A. J., Bede-Fazekas, Á., Hufnagel, L., Horváth, L., Bobvos, J., & Páldy, A. (2013). The effect of climate change on the potential distribution of the european phlebotomus species. *Applied Ecology and Environmental Research*, 11(2), 189–208. https://doi.org/10.15666/aeer/1102_189208
- Ulyshen, M. D. (2018). *Saproxylic Insects Diversity, Ecology and Conservation. Zoological Monographs* (Vol. 1). <https://doi.org/10.1007/978-3-319-75937-1>
- UNEP-WCMC, C. M. de M. para la C. del P. de N. U. para el M. A. (2016). *El Estado de la biodiversidad en América Latina y el Caribe. United Nations Environment*.
- UNISDR (Oficina de Naciones Unidas para la Reducción del Riesgo de Desastres). (2015). América del Sur-Enfoque para la gestión del riesgo de desastres, 97.
- Urcádiz-Cázares, F. J. (2018). Valoración del espacio marino en la Bahía de La Paz mediante el modelado de nicho ecológico de peces: una estrategia de conservación, 147.
- Valderrama, A., Tavares, M. G., & Filho, J. D. A. (2014). Phylogeography of the *Lutzomyia gomezi* (Diptera: Phlebotominae) on the Panama Isthmus. *Parasites and Vectors*, 7(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-7-9>
- Varderrama, A., Herrera, M., & Salazar, A. (2008). (Diptera : Psychodidae , Phlebotominae) Y Los Diferentes Tipos De Bosques En Panamá, 24(2), 67–78.
- 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(6), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129037>
- Wolkoff, M. E. (2018). Population Structure , Demographic History , and Environmental Niche of

the Sand Fly Disease Vector *Lutzomyia Shannoni* (Dyar) (Diptera : Psychodidae) in the U . S . , Mexico , and Colombia.

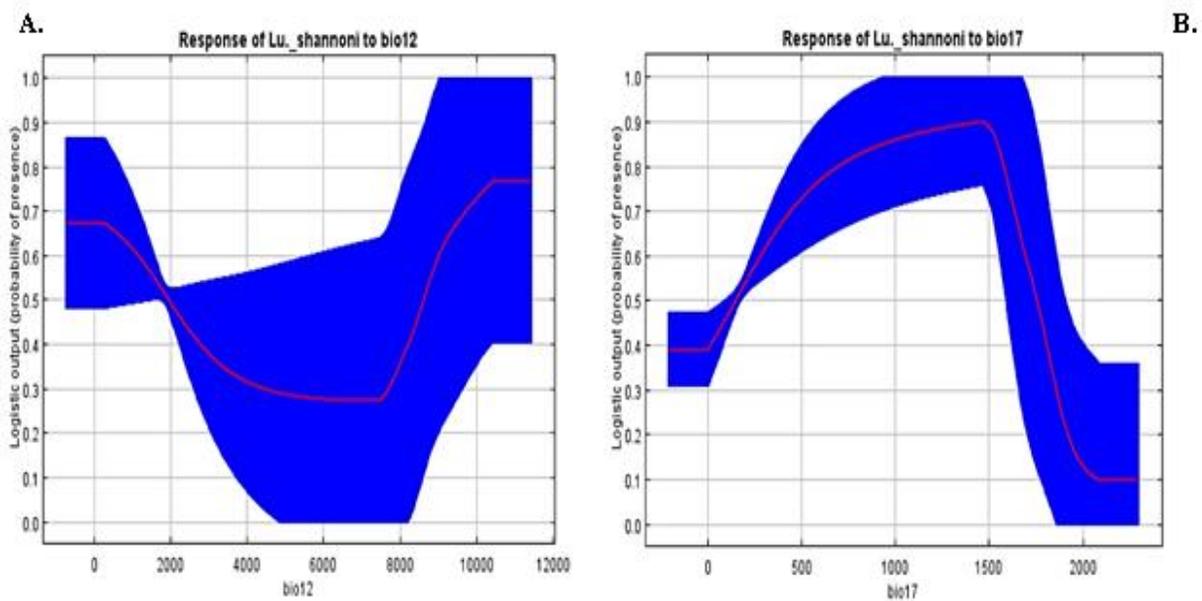
Yin, L., Fu, R., Shevliakova, E., & Dickinson, R. E. (2013). How well can CMIP5 simulate precipitation and its controlling processes over tropical South America? *Climate Dynamics*, *41*(11–12), 3127–3143. <https://doi.org/10.1007/s00382-012-1582-y>

Zhu, G. P., Ye, Z., Du, J., Zhang, D. L., Zhen, Y. H., Zheng, C. G., ... Bu, W. J. (2016). Range wide molecular data and niche modeling revealed the Pleistocene history of a global invader (*Halyomorpha halys*). *Scientific Reports*, *6*(March), 1–10. <https://doi.org/10.1038/srep23192>

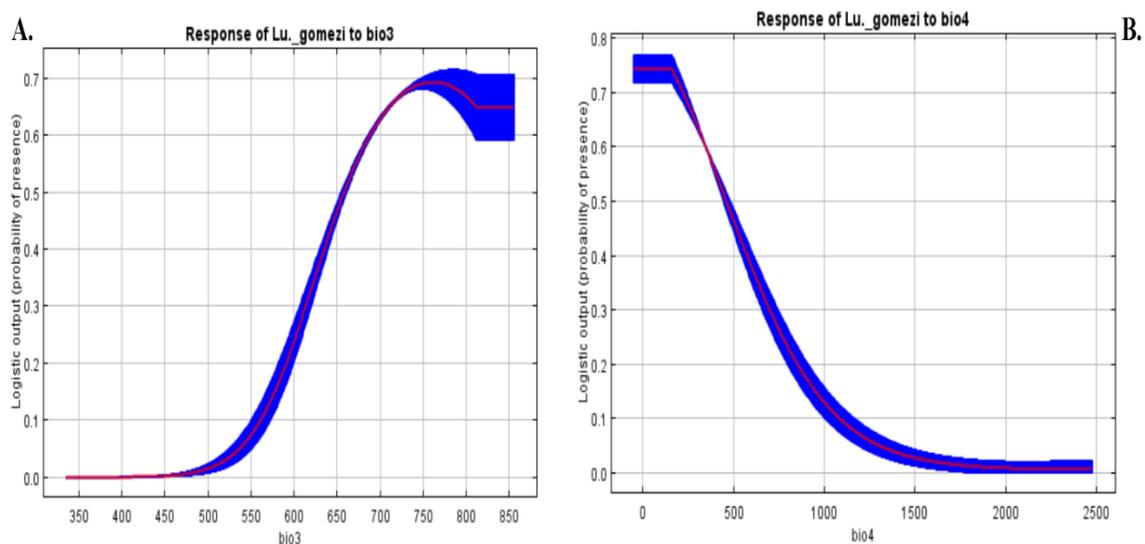
ANEXOS.



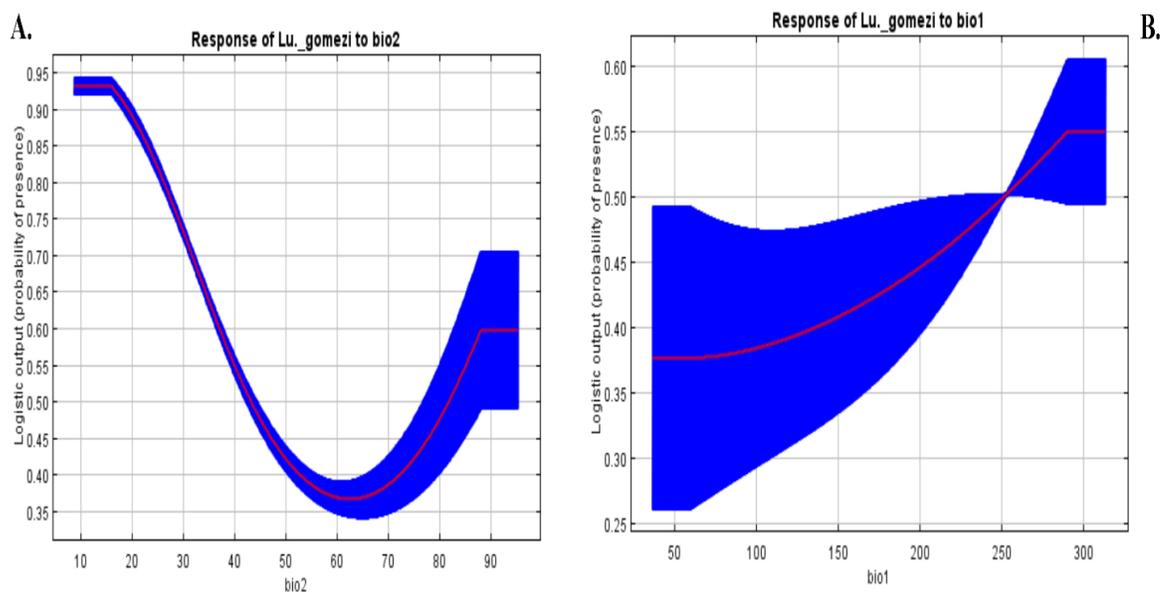
Anexo 1. Variables representativas para la distribución potencial de *Lu. shannoni* en las distintas escalas temporales. (A). Temperatura media anual (bio1). (B) Precipitación del mes más húmedo (bio13).



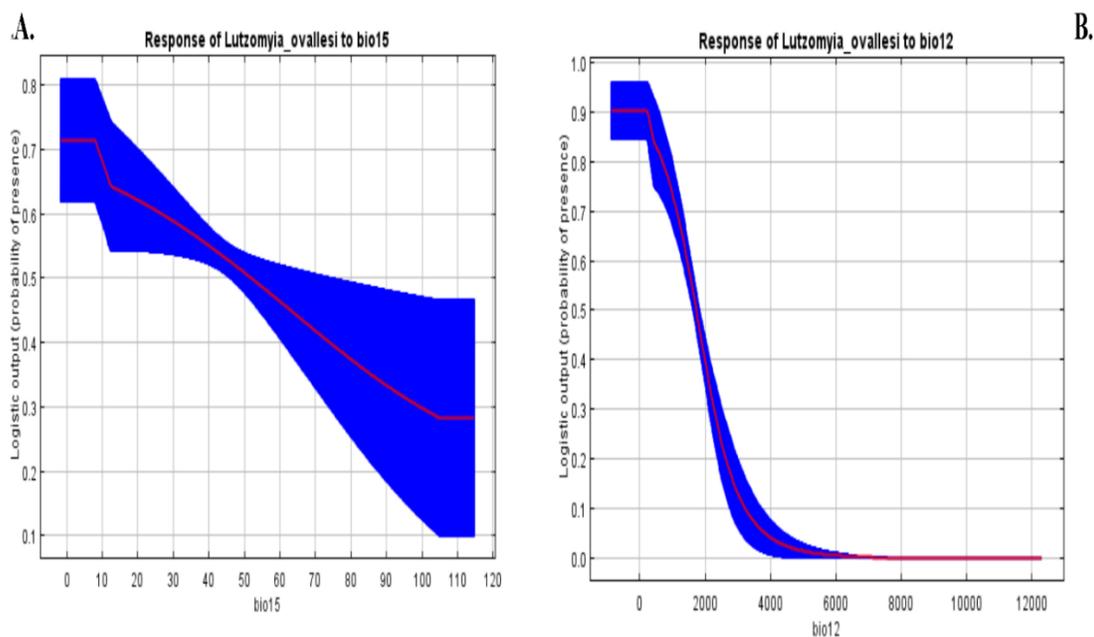
Anexo 2. Variables representativas para la distribución potencial de *Lu. shannoni* en las distintas escalas temporales. (A). Precipitación anual (bio12). (B). Precipitación del mes más seco (bio17).



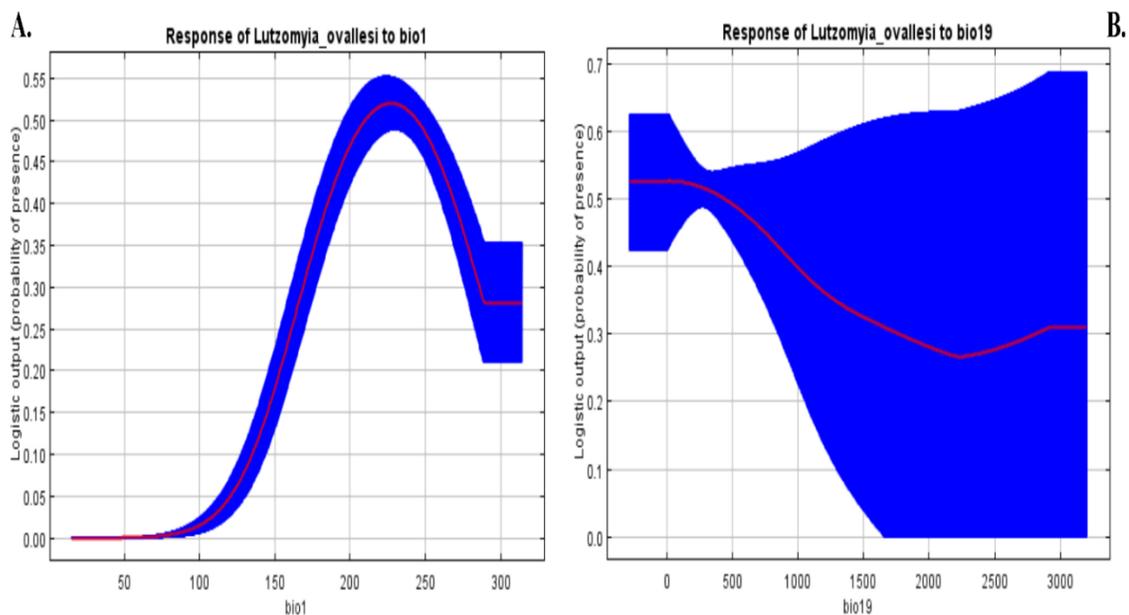
Anexo 3. Variables representativas para la distribución potencial de *Lu. gomezi* en las distintas escalas temporales. (A) Isotermalidad (bio3). (B). Estacionalidad de la temperatura (bio4).



Anexo 4 Variables representativas para la distribución potencial de *Lu. gomezi* en las distintas escalas temporales. (A) Rango de temperatura media mensual (bio2). (B). Temperatura media anual (bio1).



Anexo 5. Variables representativas para la distribución potencial de *Lu. ovallesi* en las distintas escalas temporales. (A). Estacionalidad de la precipitación (bio15). (B) Precipitación anual (bio12).



Anexo 6. Variables representativas para la distribución potencial de *Lu. ovallesi* en las distintas escalas temporales. (A) Temperatura media anual (bio1). (B). Precipitación del trimestre más frío (bio19).