

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

SUBDIRECCIÓN DE POSTGRADO



Nichos ecológicos y áreas idóneas de tres especies de pino hospederas de descortezador

Dendroctonus mexicanus Hopkins

Tesis

Que presenta Fátima Monserrat Méndez Encina

Como requisito parcial para obtener el grado de

MAESTRO EN CIENCIAS EN INGENIERÍA DE SISTEMAS DE PRODUCCIÓN

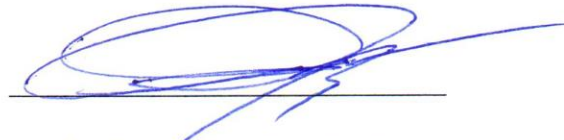
Saltillo, Coahuila

Julio 2021

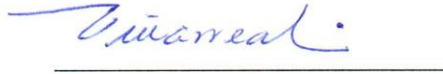
Nichos ecológicos y áreas de idoneidad de tres especies de pino hospederas de
descortezador *Dendroctonus mexicanus* Hopkins

TESIS

Elaborada por FÁTIMA MONSERRAT MÉNDEZ ENCINA como requisito parcial
para obtener el grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN INGENIERÍA DE SISTEMAS
DE PRODUCCIÓN con la supervisión y aprobación del Comité de asesoría.



Dr. Jorge Méndez González
Asesor Principal



Dr. José Ángel Villarreal Quintanilla
Asesor



M.C. Félix de Jesús Sánchez Pérez
Asesor



Dr. Marcelino Cabrera De la Fuente
Subdirector de Postgrado
UAAAN

Saltillo, Coahuila

Julio 2021

Agradecimientos

A *Dios* por tanto amor y bendiciones mi agradecimiento es siempre.

A la *Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro*, mi alma mater, por innumerables razones de entre las cuales destaco el permitir la realización de mis estudios universitarios, fuente de los conocimientos que atesoro y de la evolución académica de la que soy parte.

Al *Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología* por el apoyo económico otorgado para mi superación profesional, más aún por el interés por mejorar la calidad educativa y profesional del país.

Al *Dr. Jorge Méndez González* por compartir conmigo sus conocimientos y consejos, por ser inspiración científica, académica y personal; por su amistad y exigencia. Por los amenos momentos que compartimos, por exhortarme a la excelencia profesional a través de la resiliencia académica, por confiar en mí y ser parte de la formación profesional que me conducirá a partir de esta etapa.

Al *Dr. José Ángel Villarreal Quintanilla* y al *M.C. Félix de Jesús Sánchez Pérez* por sus aportaciones y recomendaciones al trabajo de investigación realizado; por las clases y los conocimientos que tuvieron a bien compartirme.

Al programa de la Maestría en Ciencias en Ingeniería de Sistemas de Producción, al *personal académico y administrativo* por su apoyo durante este tiempo del postgrado.

A *Noé Mata* por tu cariño y apoyo incondicional siempre.

A mis compañeros y amigos *Rocío Mendieta* y *José Óscar Manuel López* por los momentos de estudio que compartimos en el postgrado y la amistad que me brindaron.

Sin omitir a nadie, agradezco profundamente a cada una de las personas que forman parte de mi vida y que siempre están conmigo sin importar la distancia y su caprichoso azar. Gracias por hacer alegre y llevadera la vida. Ustedes saben quiénes son.

Dedicatoria

A mis padres *José Luis Méndez Coronado* y *María Antonieta Encina Rodríguez*, por el amor y el apoyo incondicional que me brindan día con día; por su fortaleza y confianza, por ser un gran ejemplo de vida, tanto individualmente como en equipo. Gracias por ser los protagonistas y soportes del camino andado.

A mi querida hermana *Reyna Guadalupe Méndez Encina†*, por todos los momentos que en vida compartimos, por la hermandad que une nuestras almas más allá de lo terrenal y que no conoce de límites; a ti por estar orgullosa de mí y ser inspiración para la vida que voy tejiendo. Siempre estarás en mi corazón.

A mis familiares y amigos por todo su cariño.

ÍNDICE GENERAL

Lista de Cuadros.....	v
Lista de Figuras	vi
RESUMEN.....	vii
ABSTRACT	viii
INTRODUCCIÓN	1
REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
Género <i>Dendroctonus</i>	4
Especies hospederas de <i>Dendroctonus mexicanus</i> Hopkins	5
Modelos de nicho ecológico (ENM) y distribución de especies (SDM).....	6
Herramientas para generar ENM y SDM	7
Equivalencia y similitud de nichos ecológicos.....	8
MATERIALES Y MÉTODOS	9
Área de estudio	9
Variables bioclimáticas y selección.....	9
Registros de presencia y limpieza	10
Área de calibración.....	11
Calibración, creación y evaluación de modelos	11
Estratificación de modelos	13
Áreas libres de descortezador	14
Cuantificación de la similitud de nicho	14
RESULTADOS.....	15
Generalidades	15
Modelos generados y sus estadísticos	16
Áreas de idoneidad de las especies.....	18

Perfil bioclimático	19
Idoneidad climática de las especies de pino, libre de áreas idóneas del descortezador	22
Traslape de idoneidad y de nichos ecológicos	23
DISCUSIÓN	28
Registros de ocurrencia de especies en ENM.....	28
Modelos predictivos de las especies.....	29
Importancia variable en ENM	29
Idoneidad climática y traslape de nichos.....	32
CONCLUSIONES	34
REFERENCIAS	35

Lista de Cuadros

Cuadro 1. Contribución de las variables bioclimáticas, determinada a través de análisis de componentes principales, para su preselección y reacomodo en diferentes sets para realizar pruebas de modelación de la idoneidad climática de las especies.	17
Cuadro 2. Modelos candidatos generados, seleccionados y estadísticos de ajuste y validación.	18
Cuadro 3. Contribución relativa de las variables al modelo de idoneidad de cada especie, determinada a través de la prueba de jackknife y perfil bioclimático detallado de la especie.	21

Lista de Figuras

Figura 1. Área de estudio que incluye bosques templados.	9
Figura 2. Esquema general de pasos y procedimientos para generar modelos de nicho ecológico.	13
Figura 3. Idoneidad climática de: a) <i>Dendroctonus mexicanus</i> Hopkins, b) <i>Pinus leiophylla</i> Schl. & Cham., c) <i>Pinus teocote</i> ex Schltdl. and d) <i>Pinus devoniana</i> Lindley, estratificada en media, alta y baja acorde a varianza mínima intraestratos y máxima entre ellos, resuelto mediante el uso de una técnica de programación dinámica.	19
Figura 4. Áreas idoneas libres de descortezador <i>Dendroctonus mexicanus</i> para: a) <i>Pinus leiophylla</i> (color naranja), b) <i>Pinus teocote</i> (color azul) y c) <i>Pinus devoniana</i> (color verde). Promedio de incertidumbre, expresada como coeficiente de variación del modelo de predicción de cada especie de pino, (d–f), respectivamente. La línea continua es el área de calibración del descortezador; línea punteada y área sombreada es el área de calibración de cada especie de pino.	23
Figura 5. Traslape de idoneidad climática de <i>Dendroctonus mexicanus</i> con <i>Pinus leiophylla</i> (a), <i>Pinus teocote</i> (b) y <i>Pinus devoniana</i> (c) en el espacio geográfico. Traslape de nichos en el espacio ambiental de esta misma asociación de especies (d–f), compuesta de tres dimensiones bioclimáticas (Bio 5: Temperatura Máx. del Mes más Cálido en °C ×10, Bio 6: Temperatura Mín. del Mes más frío en °C ×10 y Bio 12. Precipitación anual en mm). Cada punto azul corresponde a la combinación ambiental representada en uno de 50,000 celdas de cuadrícula a 5 × 5 km de resolución espacial, clima no disponible (CND) y nicho potencial (NP).	25
Figura 6. Nicho de la especie a lo largo de los dos primeros ejes del ACP (a – c) de la especie nativa y la especie "invasiva". Verde (<i>Pinus</i>) y azul (<i>Dendroctonus mexicanus</i>) (D), el sombreado muestra la densidad de ocurrencias de la especie por celda. Las líneas de contorno sólido y punteado ilustran, respectivamente el 100% y 95 % del ambiente disponible (background), E representa expansión de nicho y Up no traslape de nicho entre las especies de pino y la especie 'invasiva'. Las flechas representan el cambio del centroide de nicho de la especie 'invasiva', en relación con la especie 'nativa'. La contribución de las variables climáticas en los dos ejes del ACP y el porcentaje de inercia explicado por los dos ejes (d–f). Los histogramas muestran la similaridad de nicho I observada entre los dos rangos (líneas con rombo) y similaridad de nicho simulado (barras grises). <i>Pinus leiophylla</i> (a,d,g), <i>Pinus teocote</i> (b,e,h) y <i>Pinus devoniana</i> (c,f,i).	27

RESUMEN

Los insectos descortezadores son parte natural de los bosques de coníferas. *Dendroctonus mexicanus* Hopkins es la especie de descortezador de mayor distribución en México, coloniza más de 21 especies de pino y es la más destructiva. Los objetivos de este estudio fueron generar modelos de nicho ecológico para *D. mexicanus* y tres de sus especies hospederas más importantes, evaluar el traslape de la idoneidad climática de la asociación *Dendroctonus–Pinus*, comparar sus nichos ecológicos y determinar la posible expansión del descortezador. Se usaron registros de presencia de la especie minuciosamente depurados, 15 variables bioclimáticas y ‘kuenm’ un paquete de R que usa como algoritmo de modelación a Maxent. Los nichos ecológicos *Dendroctonus–Pinus*, fueron comparados con el uso métodos de ordenación y la función de densidad Kernel. Se generaron 1392 modelos candidatos, no todos resultaron estadísticamente significativos ($\alpha \leq 0.05$), la respuesta de la variable fue de tipo cuadrático, existe una correlación positiva entre la idoneidad y la precipitación y negativa a temperatura, siendo estas última la que determina la idoneidad climática de las especies estudiadas, incluso una sola variable (Bio 1) contribuye al modelo con 93.9 % (*Pinus leiophylla* Schl. & Cham). El traslape de áreas idóneas de *Dendroctonus–Pinus* es 74.95 % (*P. leiophylla*) y el traslape de nichos en promedio es de 46.66 %. Se observaron inicios de expansión de *D. mexicanus* hacia nuevos climas actualmente no ocupados por las especies de pino estudiadas.

Palabras clave: *Dendroctonus mexicanus*, kuenm, Maxent, modelos de nicho ecológico, *Pinus*, traslape de nicho.

ABSTRACT

Bark beetles are natural components of coniferous forests. *Dendroctonus mexicanus* Hopkins is the most widely distributed and most destructive bark beetle in Mexico, colonizing more than 21 pine tree species. The objectives of this study were to generate ecological niche models for *D. mexicanus* and three of its most important host species, to evaluate the overlap of climate suitability of the association *Dendroctonus–Pinus*, and to determine the possible expansion of the bark beetle. Were used meticulously cleaned species occurrence records, 15 bioclimatic variables and ‘kuenm’, an R package that uses Maxent as a modeling algorithm. The *Dendroctonus–Pinus* ecological niches were compared using ordination methods and the Kernel density function. A number of 1392 candidate models were generated; not all were statistically significant ($\alpha = 0.05$). The response type was quadratic; there is a positive correlation between suitability and precipitation, and negative with temperature, the latter determining climatic suitability of the studied species. Indeed, a single variable (Bio 1) contributed 93.9% to the model (*Pinus leiophylla* Schl. & Cham). The overlap of suitable areas for *Dendroctonus–Pinus* is 74.95% (*P. leiophylla*) and on average of 46.66% in ecological niches. It is observed that *D. mexicanus* begins to expand towards climates not currently occupied by the studied pine species.

Key words: *Dendroctonus mexicanus*, ecological niche models, kuenm, Maxent, niche overlap, *Pinus*.

INTRODUCCIÓN

Los bosques templados en el mundo constituyen 15 % de la superficie terrestre (del-Val y Saenz, 2017; Kuennecke, 2008), en México estos cubren 13 % del territorio (Challenger y Soberón, 2008) están dominados por el género *Pinus*, su distribución se restringe especialmente a las zonas montañosas, entre altitudes que van desde 1500 hasta 4000 m (Rzedowsky, 1978), poseen afinidad hacia los climas templados fríos y se cuenta con 49 de las 120 especies descritas (Gernandt y Pérez, 2014), ocupando uno de primeros tres lugares a nivel mundial. Los bosques de pino representan gran importancia económica para el país; desde el punto de vista ecológico, contribuyen a la regulación del clima global al actuar como sumideros de CO₂ (FAO, 2018); sin embargo, la acumulación de gases de efecto invernadero en la atmósfera, causada principalmente por actividades humanas, ha provocado un incremento de 0.87 °C en los últimos 10 años (Allen *et al.*, 2018), estas tendencias están ocurriendo más rápido que lo que se había predicho, lo cual podría tener efectos significativos en la fisiología, fenología y adaptación de las especies.

Coexistiendo de forma natural con las especies de coníferas se encuentran especies del género *Dendroctonus* Erichson, 1836, los llamados ‘escarabajos descortezadores’ (Wood, 1982; Armendáriz *et al.*, 2012), comprende 19 especies y una subespecie, de las cuales 17 se encuentran en América del Norte y Central y solo dos en Asia y Europa (Armendáriz *et al.*, 2012); aunque solo un pequeño porcentaje de más de 6000 descortezadores encontrados en el mundo son capaces de causar daños económicos significativos (Bentz *et al.*, 2015). Su nombre proviene de *Dendro*-árbol y *tonus*-destructor (Six y Bracewell, 2015), pertenecen a la familia Curculionidae y juegan un papel crítico en la dinámica de los bosques de coníferas (Salinas *et al.*, 2010; Salinas *et al.*, 2004). Su tamaño varía de 0.1 a 6 mm y son endófitos; es decir, cavan galerías por debajo de la corteza de los árboles vivos para alimentarse del floema (del-Val y Saenz, 2017).

En México se encuentran 12 de las 19 especies conocidas de descortezadores (Armendáriz *et al.*, 2012; Salinas *et al.*, 2010). *Dendroctonus mexicanus* Hopkins, es la

especie de descortezador de mayor distribución en el país (Salinas *et al.*, 2010), la más destructiva y por daños irreversibles ocasionados a los bosques de coníferas, se le considera la especie de mayor importancia (Cibrián *et al.*, 1995). Está caracterizada por alta polifagia, colonizando más de 21 especies de pino, siendo *Pinus leiophylla* Schl. & Cham., *Pinus teocote* Schiede ex Schltdl. y *Pinus devoniana* Lindley, las especies de mayor preferencia e incidencia (Salinas *et al.*, 2004).

Para manejar adecuadamente el futuro de los bosques de un país, es necesario conocer el impacto del cambio climático sobre la distribución de las especies. El uso de modelos de distribución de especies correlativos basados en nichos (en lo sucesivo SDM's) se ha utilizado ampliamente para predecir los cambios potenciales en la distribución de especies bajo escenarios de cambio climático (Peterson *et al.*, 2011; Cobos *et al.*, 2018; Méndez *et al.*, 2020). Desarrollar un SDM, requiere conocimiento previo sobre el marco conceptual (Elith y Leathwick, 2009; Guisan *et al.*, 2014; Soberón *et al.*, 2017), supuestos ecológicos en los que se basa la distribución de especies (Franklin, 2009; Austin y Van Niel, 2011; Peterson *et al.*, 2011) y del desempeño de los algoritmos de modelación (Guisan y Zimmermann, 2000; Elith *et al.*, 2006). La modelación requiere registros (presencia/ausencia) de la especie, variables predictoras *e.g.*, bioclimáticas (Busby, 1986), topográficas (Fourcade *et al.*, 2018), suelos (González *et al.*, 2020), entre otras y por supuesto el algoritmo; dicho de otra manera, la distribución de especies está determinada por tres factores limitantes: la capacidad de movimiento de la especie «M», condiciones abióticas «A» e interacciones bióticas «B», simplificado en el llamado diagrama de «BAM» (Soberón y Peterson, 2005). El modelo predictivo, resulta en una predicción espacialmente explícita 'uno a uno' de la distribución de especies o la idoneidad del hábitat (Elith *et al.*, 2006); si el ajuste es bueno, es posible conocer las tolerancias ambientales de la especie y transferir el modelo en tiempo o espacio (Franklin, 2009). Aunque existen varios algoritmos de modelación, se ha demostrado que Maxent presenta mejor desempeño que los métodos estándar, es uno de los más eficientes y por ende el más ampliamente utilizado (Elith *et al.*, 2006).

El cambio climático nos ha puesto a reflexionar sobre la posible re-distribución de las especies, se requieren esfuerzos para entender la dinámica de nichos ecológicos de dos o

más especies (*e.g.*, cambio de nicho, conservadurismo de nicho y similaridad de nicho). El nicho es definido como el conjunto de ambientes adecuados para una especie (Hutchinson, 1957). El desarrollo de modelos de nicho ecológico (en lo sucesivo ENMs), permite cuantificar el traslape de nichos de especies, pero también el cambio, la estabilidad, el centroide y el nicho no llenado por la especie (Warren *et al.*, 2008; Guisan *et al.*, 2014). Se ha demostrado que debido a los efectos del cambio climático, especialmente la temperatura, *D. mexicanus* podría modificar su distribución hacia latitudes y altitudes más altas (Méndez *et al.*, 2020).

Los modelos de idoneidad de las especies, han sido usados con muchos fines, comúnmente para planes de conservación y biodiversidad; sin embargo, para el caso del género *Pinus* en México, estos resultan poco útiles si no se consideran los modelos de idoneidad climática del género *Dendroctonus*, puesto que al coexistir comparten parcial o totalmente el espacio geográfico (G) y el espacio ambiental (E). Aunque mucho se ha ganado al generar modelos de idoneidad de especies y de modelos de nicho, es esencial realizar pruebas estadísticas para interpretar la significancia de estos patrones. Para que los objetivos de los SDM en *Pinus* sean posibles, es necesario contar con predicciones precisas y confiables sobre las áreas idóneas de *Pinus* (AIP), libres de áreas idóneas de *Dendroctonus* (AID), a fin de implementar eficientemente las estrategias de manejo y conservación integralmente.

Los objetivos de este estudio fueron: i) generar modelos robustos de nichos ecológicos y distribución de especies para *D. mexicanus* y tres de sus especies hospederas más importantes: *P. leiophylla*, *P. teocote* y *P. devoniana*, y con ello determinar AIP libres de AID, ii) evaluar el traslape de la idoneidad climática y del nicho ambiental de la asociación *Dendroctonus–Pinus* en el espacio (G) y (E) a través de modelos predictivos y de análisis multivariados y iii) conocer las tolerancias climáticas a través de un perfil bioclimático detallado de estas especies.

REVISIÓN DE LITERATURA

Género *Dendroctonus*

Los insectos descortezadores son parte integral de la dinámica de los bosques de coníferas, no obstante son los principales agentes que ocasionan la pérdida de estos ecosistemas, los cuales perforan y cavan galerías llegando al cambium que provoca la muerte de los árboles (Cibrián, 1995). Este género tiene preferencias a ambientes templados–templados fríos, en altitudes entre los 1700 y 2500 m, además presenta un amplio intervalo altitudinal desde los 600 hasta 4000 m (Salinas *et al.*, 2004). El aumento de temperatura de la atmósfera es un factor determinante que bajo ciertas circunstancias incrementa las poblaciones naturales de descortezador, por consiguiente, los árboles se pueden encontrar estresados por diferentes factores (*e.g.*, sequía, incendios forestales) y con esto disminuye su capacidad de defensa mediante la producción de resina (del-Val y Sáenz, 2017). Wood (1982), señala que la mortalidad de los escarabajos de la corteza debido a la baja temperatura, aparentemente es un factor importante para determinar la abundancia local, la expansión y contracción de las distribuciones.

En su investigación Zúñiga *et al.* (1999), exploraron sobre la sobreposición de las áreas de distribución de las especies de descortezadores en México y sus implicaciones ecológicas evolutivas, donde demuestran que los patrones de la sobreposición de áreas solo se pueden comprender considerando los procesos históricos-ecológicos a los que están sujetos.

De las 12 especies que se tienen en México, *Dendroctonus mexicanus* Hopkins, *Dendroctonus adjunctus* Blandford, *Dendroctonus approximatus* Dietz, *Dendroctonus frontalis* Zimmermann, *Dendroctonus parallelocolis* Chapuis y *Dendroctonus valens* LeConte, presentan distribuciones geográficas amplias, se distribuyen en la mayoría de los sistemas montañosos, mientras que cinco especies presentan distribuciones restringidas (*Dendroctonus brevicomis* LeConte, *Dendroctonus jeffreyi* Hopkins, *Dendroctonus ponderosae* Hopkins, *Dendroctonus pseudotsugae* Furniss y

Dendroctonus vitei Wood), solo *Dendroctonus rhizophagus* Tomas & Bright es endémica. Los mayores brotes de descortezador ocurren en el Eje Neovolcánico Transversal donde coinciden con la mayor diversidad de especies de pinos, más no así la diversidad de estos que se encuentra en la Sierra Madre Occidental (Salinas *et al.*, 2004).

Dendroctonus mexicanus, es considerada la especie de mayor importancia en México, colonizando a más de 21 especies de pino (Salinas *et al.*, 2004), con un amplio perfil bioclimático (Méndez *et al.*, 2020) y extensa distribución desde el norte de México hasta Honduras (Wood, 1982).

Especies hospederas de *Dendroctonus mexicanus* Hopkins

En México se tienen 47 especies del género *Pinus* representando más del 42 % de las especies que se tienen a nivel global, siendo la madera para aserrío el recurso de mayor importancia, seguido de la celulosa (Sánchez, 2008); si bien a pesar de la gran importancia ecológica y económica que representan, no se protegen adecuadamente a las especies más vulnerables y se sugieren esfuerzos encaminados a especies de distribución reducida, las cuales se distribuyen en su mayoría en bajas altitudes (Gutiérrez y Duivenvoorden, 2010).

Las principales especies hospederas de *D. mexicanus* son: *Pinus leiophylla* Schl. & Cham., *Pinus teocote* Schiede ex Schltldl. y *Pinus devoniana* Lindley con un porcentaje de incidencia de 35.6, 13.9 y 9.4, respectivamente (Salinas *et al.*, 2004). *Pinus leiophylla* y *P. teocote* presentan una distribución más amplia distribuidos principalmente en parte de la Sierra Madre Occidental, Eje Neovolcánico Transversal y en menor extensión en Sierra Madre Oriental y Sierra Madre del Sur, mientras que *P. devoniana* se distribuye en menor superficie, principalmente en el centro del país en el Eje Neovolcánico Transversal, Sierra Madre del Sur y en manchones de la Sierra Madre Occidental (Aceves *et al.*, 2018). Ninguna de estas especies se encuentra en la Norma Oficial Mexicana 059 la cual establece aquellas especies en una categoría de riesgo (SEMARNAT, 2010).

Modelos de nicho ecológico (ENM) y distribución de especies (SDM)

Desde el siglo pasado el concepto de nicho fue definido por Grinnell (1924) como el espacio en el que cada especie está condicionada por las variables ambientales en las que se encuentra su entorno; más tarde, Elton (1927) sugiere que el nicho de una especie pondera el papel que tienen las especies dentro de la cadena trófica, por lo que no se toman en cuenta los factores abióticos; Hutchinson (1957), concreta la definición de nicho ecológico como la suma de todos los factores ambientales que actúan en la especie, definido como «hiperespacio n - dimensional».

El concepto de modelado de nicho ecológico y distribución de especies, si bien se consideran íntimamente relacionados, se debe tener en cuenta su precisa diferenciación entre cada concepto; ejemplificando estas diferencias, es con el uso de la llamada «Dualidad de Hutchinson» (Colwell y Rangel, 2009), denotada como la relación entre una correspondencia 1:1 (*e.g.*, entre el espacio geográfico y ambiental); Soberón *et al.* (2017), señalan que las áreas de distribución de especies son subconjuntos del espacio (G) y los nichos son objetos de (E), y estos últimos son los que permiten conocer las primeras.

Un esquema de representación de los factores que influyen en la distribución de las especies, es el llamado diagrama de «BAM», propuesto por Soberón y Peterson (2005), donde se tienen factores abióticos (A) que limitan fisiológicamente a las especies a su sobrevivencia (*e.g.*, temperatura, precipitación, elevación), factores bióticos (B) interacciones con otras especies las cuales pueden modificar positiva o negativamente las poblaciones (*e.g.*, depredación, competencia, polinización) y el factor de movilidad de la especie (M) también conocida como área accesible, donde la especie tiene la capacidad de distribuirse.

Más recientemente se han realizado investigaciones exhaustivas en este campo (Peterson *et al.*, 2011; Franklin, 2009, Franklin, 2010). En los últimos años, se ha tenido un crecimiento exponencial de investigaciones de estos temas, debido a factores tales como la disponibilidad de datos ambientales (Hijmans *et al.*, 2005), una amplia variedad de algoritmos para generar los modelos (Franklin, 2009), siendo uno de ellos Maxent que

destaca por su popularidad y facilidad de uso, así mismo por los resultados que se obtienen (Phillips *et al.*, 2006; Elith *et al.*, 2006); más sin embargo se han realizado grandes esfuerzos teóricos y de mejora en las técnicas para promover el conocimiento y uso adecuado en esta área de la biogeografía para la comunidad científica (Peterson *et al.*, 2011, Peterson *et al.*, 2018, Cobos *et al.*, 2018).

Herramientas para generar ENM y SDM

Se han realizado revisiones complementarias de los modelos de distribución de especies, así como el panorama de los diferentes métodos, técnicas, potencialidades y limitaciones que estos conllevan (Guisan y Zimmermann, 2000; Mateo *et al.*, 2011), y pertinentemente manuales prácticos que promueven mejoras en los procesos y orientación para los nuevos usuarios (Simões *et al.*, 2020).

Para la generación de ENM y SDM se requiere principalmente de registros de presencia de la especie de estudio y variables explicativas (Peterson *et al.*, 2011). Si bien en la selección del método adecuado se han realizado investigaciones sobre los desempeños de cada algoritmo disponible (Elith *et al.*, 2006); pero se debe considerar que está en función de los requerimientos con los que se cuentan y encaminado a los objetivos deseados.

Ante el auge del crecimiento e interés en la generación de ENM y SDM, se han desarrollado un abanico de plataformas y paquetes estadísticos que facilitan el proceso del desarrollo de dichos modelos, los cuales van desde la búsqueda de registros, limpieza, descarga de variables, calibración de algoritmos (Osorio *et al.*, 2020), creación de especies virtuales (Qiao *et al.*, 2015), construir modelos de nicho y analizar patrones de evolución (Warren *et al.*, 2010), desarrollo y evaluación de modelos en espacio y tiempo así mismo probando diferentes algoritmos (Naimi y Araujo, 2016), hasta calibrar múltiples modelos y evaluarlos rigurosamente (Muscarella *et al.*, 2014; Cobos *et al.*, 2018) por mencionar algunos.

Equivalencia y similitud de nichos ecológicos

La hipótesis acerca del conservadurismo de nicho ecológico tiene sus orígenes en la investigación de Peterson *et al.* (1999), quienes proponen una prueba de similitud de nicho bajo la hipótesis que los modelos de nicho ecológico de dos especies son similares. En este sentido, investigaciones encaminadas a proporcionar un marco de referencia sobre la naturaleza de cambios del nicho climático de las especies y capacidad predictiva para anteponer invasiones de especies, son de gran utilidad, pues subyacen nuevas oportunidades para enfrentar los desafíos biológicos que se presenten (Guisan *et al.*, 2014; Broennimann *et al.*, 2007).

Warren *et al.* (2008), definen nuevas métricas de similaridad para probar hipótesis de conservadurismo de nicho basadas en distribuciones de probabilidad definido en el espacio geográfico; la primera proviene de literatura ecológica Schoener's (1968) 'D', donde se tienen valores de 0 (sin sobreposición) a 1 (modelos de nicho idénticos), y la segunda métrica de similitud basada en distancia Hellinger's 'I', con rango y significado igual a la anterior.

Si bien, se ha observado la necesidad de crear métodos robustos para la cuantificación de diferencias de nicho, así mismo se pueden emplear para medir el grado en que el nicho ambiental ha cambiado con el tiempo (Broennimann *et al.*, 2012),

Bajo esta premisa, las actualizaciones y paquetes estadísticos desarrollados para la implementación de dichas métricas para medir la similaridad del nicho, han contribuido a ser prácticos de usar y ofrecer una amplia variedad de herramientas para tales fines de investigación (Warren *et al.*, 2010, Di Cola, *et al.*, 2017).

MATERIALES Y MÉTODOS

Las especies de coníferas *P. leiophylla*, *P. teocote* y *P. devoniana* fueron elegidas por ser las que presentan el mayor porcentaje de incidencia (ataque) del descortezador *D. mexicanus* en México y son las especies más susceptibles, con 35.6, 13.9 y 9.4% respectivamente (Salinas *et al.*, 2004).

Área de estudio

El área de estudio difiere en cada una de las especies, en general corresponden a bosques de coníferas, ubicados en los principales sistemas montañosos de México como: Sierra Madre Occidental (SMOc), Sierra Madre Oriental (SMOr), Eje Volcánico Transversal (EVT), Sierra Madre del Sur, Sierra del norte de Oaxaca, Sierras de Chiapas y extremos de Baja California, principalmente. En estas regiones predominan temperaturas medias anuales que oscilan entre los 10 y 20 °C y precipitación anual entre 600 y 1000 mm (Rzedowsky, 1978), entre altitudes mínimas desde 1600 hasta un poco más de 3000 m (Figura 1).

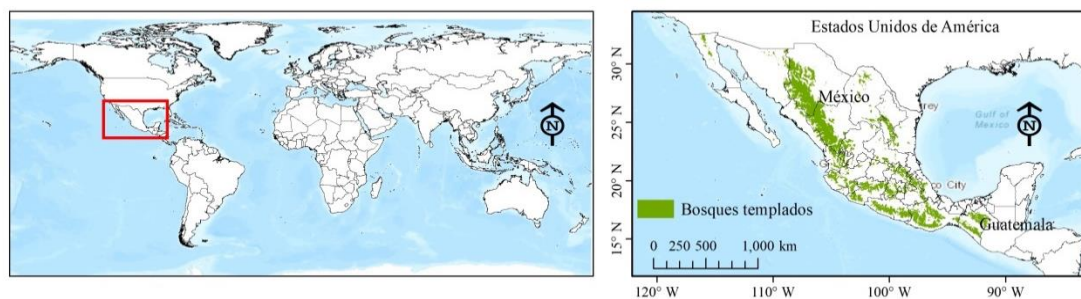


Figura 1. Área de estudio que incluye bosques templados.

Variables bioclimáticas y selección

Por la escala del área de estudio (> 200 km), se utilizaron solo variables bioclimáticas (Cuadro 1) (Willis y Whittaker, 2002; Austin y Van Niel, 2011), las propuestas por (Karger *et al.*, 2017), mismas que fueron re muestreadas a $\sim 5 \text{ km}^2$ de resolución. Del análisis, se excluyeron Bio 8, Bio 9, Bio 18 y Bio 19, ya que, por combinar información

de precipitación y temperatura en la misma capa, las predicciones resultan erráticas y sesgadas (Escobar *et al.*, 2014).

La selección de las variables bioclimáticas consideró cuatro criterios: 1) contribución relativa de la variable al perfil bioclimático de la especie (Mendoza *et al.*, 2011); obtenida a través de análisis de componentes principales (ACP) realizado con el paquete 'FactoMiner' (Lê *et al.*, 2008), extrayendo previamente a cada registro el valor de las 15 variables bioclimáticas, haciendo el ACP a las variables estandarizadas y seleccionando las de mayor contribución, 2) variables no correlacionadas ($r < 0.8$); determinada a través de análisis de correlación paramétrica ($\alpha \leq 0.05$) realizado a las variables transformadas a logaritmo natural (Elith *et al.*, 2006; Merrow *et al.*, 2013; De Marco y Nóbrega, 2018), 3) distribución de frecuencias de la variable; a través de la regla de Sturges, (1926) se determina la forma de la distribución de la variable bioclimática, dando prioridad a ser elegidas aquellas cercanas a una distribución normal o sesgada (izquierda o derecha) (Beaumont *et al.*, 2005) y 4) capacidad predictiva de la variable; consiste en hacer una modelación preliminar con variables individuales y transferir el modelo en tiempo y espacio, lo anterior porque se ha demostrado que las proyecciones climáticas de precipitación de los Modelos de Circulación General (MCG's) resultan sesgadas sobre mayores latitudes (Karger *et al.*, 2017), lo que resulta en sobreestimación de la idoneidad climática de una especie en las mismas zonas. Las variables que mostraron menor sobreestimación de la idoneidad climática de la especie fueron elegidas. Estos procedimientos fueron realizados para cada especie.

Registros de presencia y limpieza

Los registros de presencia de cada especie se obtuvieron del portal Global Biodiversity Information Facility (GBIF) y Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB). Otros fueron obtenidos del Inventario Nacional Forestal y de Suelos de México (INFyS), artículos científicos y de registros obtenidos durante estudios de campo realizados anteriormente.

La limpieza de los datos de cada especie consistió en eliminar registros: 1) fuera de rango geográfico (latitud y longitud), 2) fuera de su rango altitudinal (según el descriptor

de la especie), permitiendo registros entre el cuantil 5 y 95 (y/o ± 500 m), dependiendo de la especie, 3) sin precisión (igual o menor de tres dígitos), 4) duplicados (Cobos *et al.*, 2018), 5) registros sin autor de identificación y 6) fuera de la elipse al 99 % de un ACP realizado con el paquete ‘FactoMiner’ (Lê *et al.*, 2008), empleando 15 variables ambientales y altitud. Después de esto, la autocorrelación espacial entre registros se eliminó con el paquete ‘spThin’ (Aiello-Lammens *et al.*, 2015), permitiendo un solo registro por pixel (~ 5 km), de no corregir por esta característica, se incurre en una selección sesgada de variables o coeficientes del modelo (Cruz *et al.*, 2014).

Área de calibración

Denotada como «M» en el diagrama de «BAM» considera la región geográfica de movilidad de la especie, áreas donde la especie puede ser observada o pudiese explorar por su capacidad biológica (Soberón y Peterson, 2005), ésta se delimitó de forma preliminar en ArcMap v.10.5 aplicando un buffer de 70 km de radio a cada registro de presencia de la especie estudiada. En SDM’s y ENM’s el área de calibración debe incluir la distribución completa de las especies (Guisan *et al.*, 2014), si la extensión de esta área es menor que el rango de la especie, las funciones de respuesta pueden no tener la forma predicha por la teoría de nicho (Franklin, 2009). La delimitación final de «M» se realizó con los registros limpios; es decir, con aquellos que pasaron todos los criterios de limpieza indicados en la sección anterior.

Calibración, creación y evaluación de modelos

La calibración, creación y evaluación de los modelos se realizó en ‘kuenm’, un paquete de R que usa como algoritmo de modelación a Maxent (máxima entropía) (Cobos *et al.*, 2019). Maxent tiene dos principales parámetros modificables: 1) “multiplicador de regularización” (β) y 2) “tipo de respuesta” como lineal (l), cuadrático (q), producto (p), threshold (t) e hinge (h). El primero es un parámetro que agrega nuevas restricciones, es una penalización impuesta al modelo, y la última, corresponde a una transformación matemática de las diferentes covariables utilizadas en el modelo para permitir modelar relaciones complejas (Elith *et al.*, 2010, Merrow *et al.*, 2013). Para cada especie, se

probaron 16 multiplicadores de regularización (0.1 hasta 1, de 2 hasta 6 y 10), 29 tipos de respuesta (l, q, p, t, h, lq, lp, lt, lh, qp, qt, qh, pt, ph, th, lqp, lqt, lqh, lpt, lph, qpt, qph, qth, qth, lqpt, lqph, lqth, lpth y lqpth) y 3 sets diferentes de variables ambientales (opcional), las que cumplieron los criterios de selección antes mencionados.

La modelación se realizó aproximadamente con 70 % de los registros; con datos independientes (~30%) se evaluó la capacidad predictiva de los modelos a través de validación cruzada (Mendoza *et al.*, 2011). Este porcentaje depende de la disponibilidad de registros independientes de cada especie utilizada para la validación. El formato de salida fue de tipo logístico, ésta puede ser interpretada como probabilidad de presencia, es recomendada si y solo si, se optimizan los “multiplicadores de regularización” y “tipo de respuesta” (Phillips y Dudik, 2008); los modelos resultantes (mapas en formato raster) representan valores de idoneidad (0 - 1) de la especie (Phillips *et al.*, 2006).

El modelo de mejor ajuste seleccionado fue acorde a: 1) estadístico ROC parcial (Curva Operada por el Receptor) (Peterson *et al.*, 2008), 2) tasa de omisión < 0.05 %, 3) valor más bajo del Criterio de Información de Aikaike (AICc) (Elith y Leathwick, 2009, Morales *et al.*, 2017; Smith *et al.*, 2013), 4) curvas de respuesta de la especie a los gradientes ambientales (Merrow *et al.*, 2013) y 5) significancia estadística del modelo, *p-values* (Elith y Leathwick, 2009). Aquí se usó el ROC parcial en lugar del área bajo la curva ROC (AUC) debido a que este último no es una buena medida de ajuste en ENM (Peterson *et al.*, 2008; Lobo *et al.*, 2007) la significancia estadística fue determinada mediante un remuestreo ‘bootstrap’ del 50% de los datos de prueba.

Para reducir sesgo, (bias) el modelo final seleccionado estuvo representado por la media de 10 repeticiones, obteniendo con ello la incertidumbre de la predicción. Las pruebas de jackknife y las curvas de respuesta de las variables bioclimáticas fueron implementadas en ‘kuenm’ (Cobos *et al.*, 2019), para determinar la contribución de la variable al modelo. El proceso para la generación del modelo de idoneidad climática de las especies se muestra en la Figura 2.

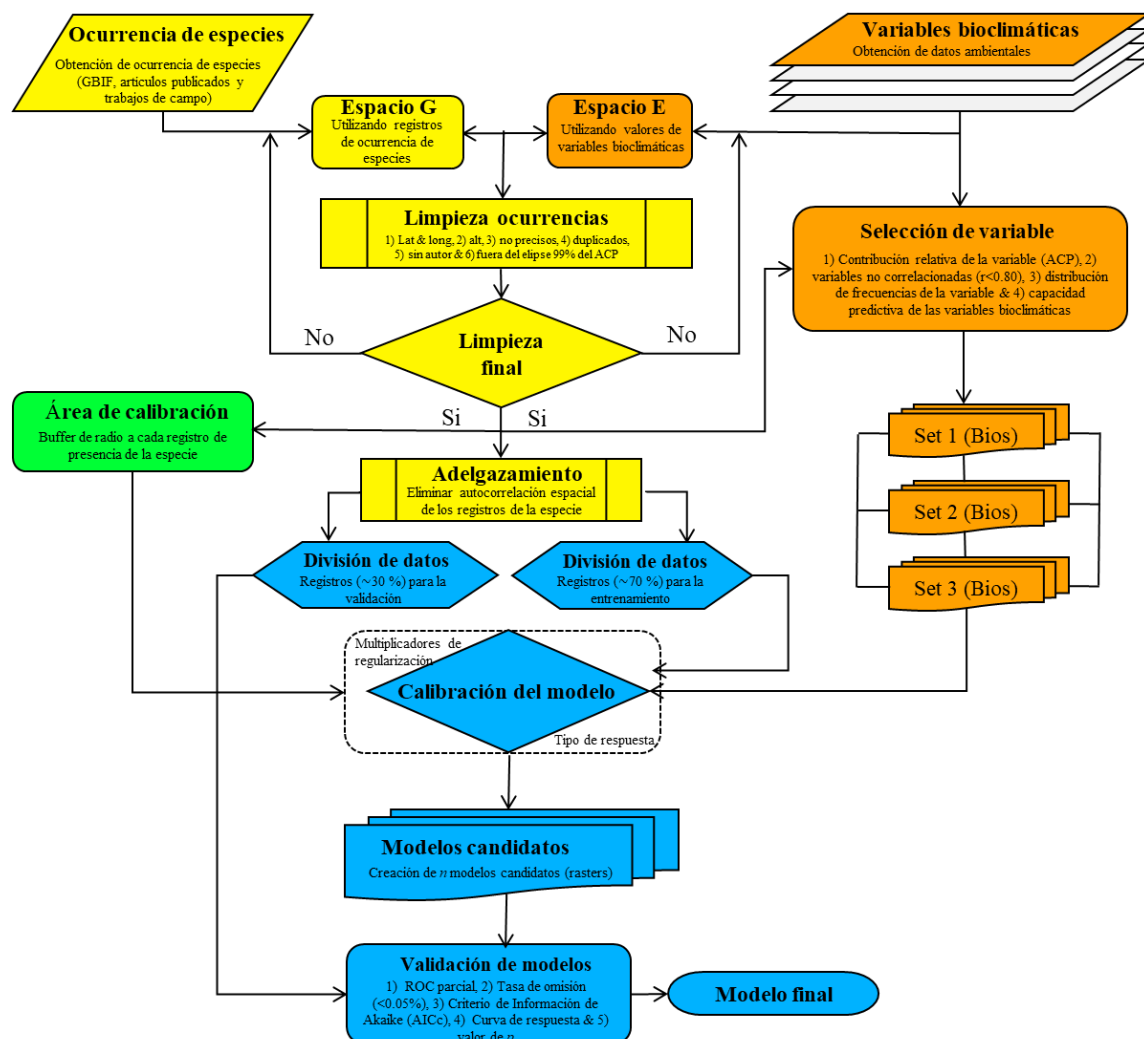


Figura 2. Esquema general de pasos y procedimientos para generar modelos de nicho ecológico.

Estratificación de modelos

El modelo final continuo de probabilidad (idoneidad) de cada especie se clasificó en tres niveles o estratos: idoneidad baja, media y alta; para esto, sobre el modelo de idoneidad se distribuyeron aleatoriamente 5000 puntos, a los cuales se les extrajo su valor; posteriormente, con el paquete ‘stratifyR’ (Reddy y Khan, 2020) se calcularon los umbrales de cada estrato acorde al método de Khan *et al.* (2002), Khan *et al.* (2008) y Khan *et al.* (2015). Este método determina los límites de los estratos óptimos (OSB) y tamaños de muestra óptimos (OSS) para la variable de estudio, utilizando distribución de

frecuencia de mejor ajuste de una variable de encuesta. Formula el problema determinando los OSB como un problema de programación matemática que se resuelve mediante una técnica de programación dinámica, usando Asignación de Neyman, asegurando la mínima varianza intraestrato y la máxima varianza entre estratos.

Áreas libres de descortezador

Los modelos finales de idoneidad de cada especie, fueron convertidos en mapas binarios en ArcMap v.10.5, para representar idoneidad-no idoneidad climática. Lo anterior se hizo reclasificando la idoneidad en 1 y 0; el valor de uno (1) se asignó a la idoneidad comprendida entre el valor mínimo del segundo estrato (calculado en la sección anterior) hasta la idoneidad máxima, mientras que el valor de cero (0), correspondió al resto de la idoneidad. Los mapas binarios se manipularon usando álgebra de ‘rasters’ de cada par de especies (*Pinus–D. mexicanus*), de los cuales se calcularon las AIP, libres de AID. Los procedimientos basados en predicciones espaciales de idoneidad climática (también llamados ENM’s), además de estimar AIP–AID (Smith *et al.*, 2013) permiten cuantificar los cambios y el traslape de nicho de dos o más especies en espacio G (Guisan *et al.*, 2014).

Cuantificación de la similitud de nicho

La similaridad de nichos entre las especies de *Dendroctonus* y *Pinus* se calculó a través de dos índices introducidos por Warren *et al.* (2008): Schoener’s (1968) ‘*D*’ y una métrica derivada de distancia Hellinger’s llamada ‘*I*’ usando métodos de ordenación (ACP) y el mismo set de variables bioclimáticas para cada especie (Guisan *et al.*, 2014), este método es el más preciso (Broennimann *et al.*, 2012) y el más recomendado (Guisan *et al.*, 2014; Godsoe y Case, 2015). Ambas medidas de similitud varían de 0, cuando las tolerancias ambientales previstas de las especies no se superponen en absoluto, hasta 1, cuando el traslape es total. Se hicieron comparaciones de nichos en relación con todo el nicho de la especie, agrupados a partir de los dos rangos (Warren *et al.*, 2008; Guisan *et al.*, 2014) bajo la hipótesis de conservadurismo de nicho del género *Pinus*, pues se sabe se estableció hace ~145 millones de años en el Cretácico inferior (Sánchez, 2008) y el

descortezador como invasiva. Una función de densidad de Kernel (parámetros de suavizado estándar) fue aplicada para determinar la densidad ‘suavizada’ de ocurrencias en cada celda en el espacio ambiental para cada conjunto de datos; el uso de un Kernel más suave hace que el proceso de movimiento del espacio G al espacio E multivariado, independientemente del muestreo y la resolución en el espacio ambiental. El cambio (shift) de la posición media del centroide del nicho entre la especie del descortezador con las especies de pino fue calculada a través de la métrica C, utilizando distancia Euclidiana (Guisan *et al.*, 2014), este análisis se realizó con el paquete ‘ecospat’ (Di Cola *et al.*, 2016). Todos los paquetes mencionados en esta investigación se corrieron en R 3.6.3 (R Core Team, 2020).

RESULTADOS

Generalidades

Se colectaron un total de 283, 3648, 2209 y 772 registros de presencia para *D. mexicanus*, *P. leiophylla*, *P. teocote* y *P. devoniana*, restando para modelación y validación solo 86, 900, 736 y 255 (30.39, 24.67, 33.32 y 33.03 %); es decir se eliminó hasta 75.33 % de los registros en *P. leiophylla* fueron eliminados porque no cumplieron con los criterios de limpieza establecidos.

El ACP realizado para seleccionar las variables por su contribución, explicó 67.63, 73.48, 65.60 y 64.10 % para las diferentes especies (Cuadro 1), este análisis es estadísticamente válido cuando las variables están correlacionadas entre sí ($r > 0.6$); el índice de Kaiser Meyer Olkin (KMO) indicó que la correlación global del ACP fue de 0.68, 0.71, 0.72, y 0.65, respectivamente. Los resultados demuestran que, en las cuatro especies las variables derivadas de temperatura (Bio 1 – Bio 11) son las que más contribución presentaron, la variable Bio 16 (Precipitación del ¼ anual más húmedo, mm), es la que menos contribución muestra (Cuadro 1). Existen variables (*e.g.*, Bio 12 y Bio 13, en la especie *D. mexicanus*) que contribuyen significativamente al ACP (Cuadro 1); sin embargo, no fueron seleccionadas debido a que no cumplieron los criterios establecidos para ser consideradas.

Modelos generados y sus estadísticos

Un total de 1392 modelos candidatos fueron generados para cada especie (Cuadro 2). Es notorio, no todos los modelos resultaron estadísticamente significativos ($\alpha \leq 0.05$), registrando 99.4 % para *D. mexicanus*, 53.5 % para *P. leiophylla*, 99.9 % para *P. teocote* y solo 9.5 % para *P. devoniana* (Cuadro 2). El tipo de respuesta que prevaleció en los modelos seleccionados fue cuadrático (Cuadro 2), en ningún caso se seleccionó un modelo con respuesta lineal. El algoritmo implementado en ‘kuenm’ (Cobos *et al.*, 2019) seleccionó el mejor multiplicador de regularización en cada especie, variando desde 2 (*D. mexicanus* y *P. devoniana*) hasta 5 en *P. leiophylla*.

Menos del 20 % de los 1392 modelos generados pasaron la tasa de omisión (predicciones falsas negativas) establecida (0.05 %); incluso, ninguno cumplió en la especie *P. leiophylla*, teniendo que incrementar el valor establecido a 0.07 % para seleccionar el modelo. Solo un modelo (0.07 % del total) pasó todos los criterios de selección establecidos (Cuadro 2) en *D. mexicanus* y *P. devoniana*.

Cuadro 1. Contribución de las variables bioclimáticas, determinada a través de análisis de componentes principales, para su preselección y reacomodo en diferentes sets para realizar pruebas de modelación de la idoneidad climática de las especies.

Var.	Descripción	Especie							
		<i>Dendroctonus mexicanus</i>		<i>Pinus leiophylla</i>		<i>Pinus teocote</i>		<i>Pinus devoniana</i>	
		CP1 (48.7)	CP2 (18.9)	CP1 (43.9)	CP2 (29.5)	CP1 (39.6)	CP2 (26.0)	CP1 (35.0)	CP2 (29.1)
Bio 1	Temperatura Media Anual [¶] (°C)	11.44 ^[3]			14.61 ^[3]		15.13	15.75 ^[3]	
Bio 2	Rango Diurno Medio Anual [¶] (°C)		3.97	11.24 ^[1,2,3]		13.50			8.19
Bio 3	Isotermalidad (%)	7.04 ^[1]		13.20 ^[2]		7.70			3.35
Bio 4	Estacionalidad de la Temperatura (%)	9.99		14.23		13.41 ^[1,2,3]		7.68 ^[1,2,3]	
Bio 5	Temperatura Máx. del Mes más Cálido [¶] (°C)		9.08		7.58 ^[1]		13.31		12.28
Bio 6	Temperatura Mín. del Mes más Frío [¶] (°C)	14.87 ^[2]		9.82 ^[2]		12.36 ^[1,2,3]		20.08 ^[2]	
Bio 7	Rango de Temperatura Anual [¶] (°C)		8.18	14.33 ^[1,3]		14.86 ^[1,2,3]			9.24 ^[1,2,3]
Bio 10	Temperatura Media del ¼ más cálido [¶] (°C)		9.85 ^[1,2,3]		9.83 ^[2]		14.42 ^[1,2]	11.40	
Bio 11	Temperatura Media del ¼ más Frío [¶] (°C)	16.43 ^[1]		9.36 ^[1]		10.31 ^[1,2,3]		18.83 ^[1]	
Bio 12	Precipitación anual (mm)		17.59		9.01 ^[1,2,3]	7.62 ^[1,2,3]			13.59 ^[1,2,3]
Bio 13	Precipitación del Mes más húmedo (mm)		14.70		7.48	4.00			5.88
Bio 14	Precipitación del Mes más Seco (mm)	6.00			12.70		10.54		10.43
Bio 15	Estacionalidad de la Precipitación (CV, %)	9.15 ^[1,3]			4.53 ^[1]		4.43 ^[1]		4.56
Bio 16	Precipitación del ¼ más húmedo (mm)		15.04 ^[1,2,3]		6.56		3.54		5.99
Bio 17	Precipitación del ¼ más seco (mm)	6.68			13.88		11.10		10.80

Nota: CP = componente principal; en paréntesis, varianza explicada es indicada en %, [1,2,3] = número de set, indicando el reacomodamiento de la variable bioclimática en el set correspondiente. [¶]= valores × 10.

Cuadro 2. Modelos candidatos generados, seleccionados y estadísticos de ajuste y validación.

Criterio/especie	<i>D. mexicanus</i>	<i>P. leiophylla</i>	<i>P. teocote</i>	<i>P. devoniana</i>
	Calibración y evaluación de modelos candidatos			
TmC	1392	1392	1392	1392
mES	1383	745	1328	132
mTO	262	0	763	201
mAIC	1	3	1	2
n de mES y mTO	254	0	763	201
n de mES y mAIC	1	3	1	2
n de mES, mTO y mAIC	1	0	1	1
Modelo seleccionado	M_2_F_t ^[2]	M_5_q ^[3]	M_3_F_qth ^[1]	M_2_F_qh ^[1]
Estadísticos del modelo seleccionado				
Media AUC ratio	1.66	1.24	1.49	1.35
Tasa de omisión > 0.05%	0.05	0.77	0.04	0.03
AICc	1683.34	17393.42	13851.28	4900.27
delta AICc	21.6	252.84	251.35	61.26

Nota: TmC = Total de modelos candidatos; mES = Modelos estadísticamente significantes; mTO = Modelos que cumplen con el criterio tasa de omisión, mAIC = Modelos que cumplen con el criterio AICc; AICc = criterio de Información Aikaie, ^[1,2,3] = número de set.

Áreas de idoneidad de las especies

En ningún caso la idoneidad climática alcanzó el valor máximo (1), variando desde 0.01 (*P. teocote*) hasta 0.82 (*P. leiophylla*). La idoneidad presenta diferentes formas, distribución triangular en *D. mexicanus* y *P. devoniana* con parámetros $a = 0.001$ y 0.001 ; $b = 0.732$ y 0.795 ; $c = 0.518$ y 0.01 respectivamente. Distribución gamma en *P. leiophylla* y *P. teocote*, con valores de $k = 0.702$ y 0.526 ; $\lambda = 3.082$ y 3.728 . Los OSB's variaron en cada especie y no son de la misma amplitud, lo anterior demuestra que varianza difiere en todo el espectro de la idoneidad climática de la especie, por esta razón, la estratificación debería obedecer a una técnica estadística más que estratificar por proporciones, asegurando varianza mínima intraestratos y máxima entre ellos.

Se estima que la superficie de idoneidad alta en México es 234,649.1, 212,497.4, 177,904.8 y 159,630.4 km² para *D. mexicanus*, *P. leiophylla*, *P. teocote* y *P. devoniana* (Figura 3a-d). Excepto en *P. teocote* (Figura 3c), la idoneidad alta representa la mayor

parte de «M», desde 39.89 % (*P. devoniana*, Figura 3d) hasta 47.85 % (*P. leiophylla*, Figura 3b). El área predicha de idoneidad para una especie no depende del número de registros. Durante este proceso, el algoritmo genera “pseudo ausencias” donde la especie no está presente. Esto ayuda a mejorar las predicciones de la distribución actual de la especie.

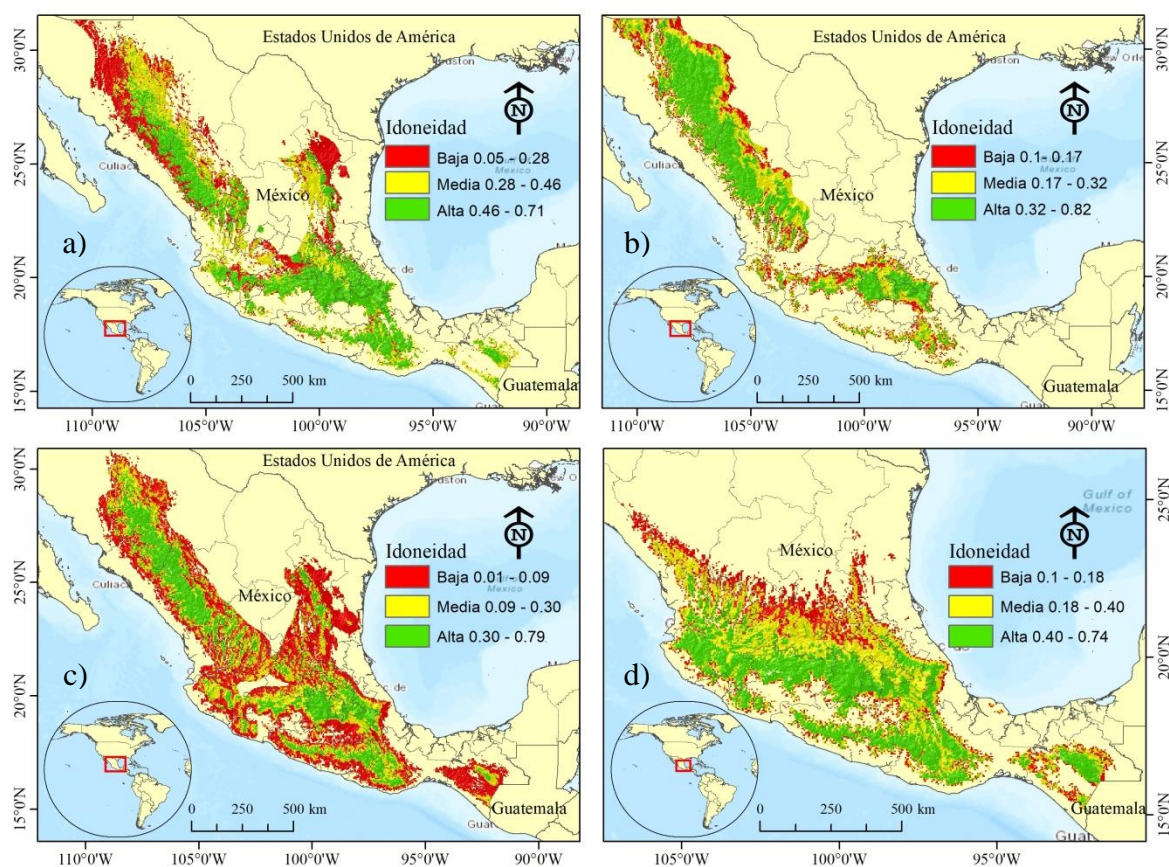


Figura 3. Idoneidad climática de: a) *Dendroctonus mexicanus*, b) *Pinus leiophylla*, c) *Pinus teocote* y d) *Pinus devoniana*, estratificada en media, alta y baja acorde a varianza mínima intraestratos y máxima entre ellos, resuelto mediante el uso de una técnica de programación dinámica.

Perfil bioclimático

El algoritmo de ‘kuenm’ seleccionó el set de variables (Cuadro 3) que mostró la mejor capacidad predictiva, validada con el set de registros independientes de la especie. Los sets se constituyeron de diferente número de variables, desde tres (*D. mexicanus*) hasta

siete (*P. teocote*). Similar al ACP, las pruebas de jackknife demuestran que las variables derivadas de temperatura (Bio 1 – Bio 11) contribuyen con más del 80 % a explicar el perfil bioclimático de las especies (Cuadro 3), en especial, las representativas de valores extremos. En *D. mexicanus* y *P. leiophylla* una sola variable contribuye significativamente el perfil bioclimático de la especie, 87.8 % (Bio 10) y 93.3 % (Bio 1), respectivamente. Promediando el coeficiente de variación de las variables que más contribuyen al perfil bioclimático de cada especie (Bio 10, Bio 1, Bio 10 y Bio 11, Cuadro 3) este valor es de 14.3 %, lo que demuestra que los predictores elegidos tanto por ACP (preselección de variables) como por el algoritmo de 'kuenm', representan adecuadamente el perfil bioclimático de la especie. Solo una variable (Bio 6, en *P. teocote*) alcanzó alta variabilidad (198.9 %), pero contribuye al perfil bioclimático con solo 15.6 % (Cuadro 3).

Cuadro 3. Contribución relativa de las variables al modelo de idoneidad de cada especie, determinada a través de la prueba de jackknife y perfil bioclimático detallado de la especie.

Variable Contrib.		<i>Dendroctonus mexicanus</i>															
Nombre	(%)	N	Media	MediaIC	0.05	0.10	0.25	Mediana	0.75	0.90	0.95	Rango	DE	CV	DAM	RIQ	
Bio 6	4.7	86	53.0	±7.0	-10.1	6.7	34.0	55.2	74.3	95.6	100.6	153.8	32.5	61.3	31.4	40.3	
Bio 10	87.8	86	180.7	±5.6	140.5	149.6	166.3	178.7	201.3	218.5	221.2	130.7	26.1	14.4	28.1	35.0	
Bio 15	3.2	86	89.2	±2.7	65.9	71.8	79.8	90.7	100.2	103.4	106.4	52.6	12.6	14.1	14.3	20.4	
Bio 16	4.3	86	578.2	±43.7	307.8	325.0	430.5	546.0	708.8	877.0	962.0	834.0	204.0	35.3	201.6	278.3	
		<i>Pinus leiophylla</i>															
Bio 1	93.9	900	138.7	±1.2	111.9	116.1	126.5	136.4	149.5	164.1	171.4	99.0	17.9	12.9	17.1	23.0	
Bio 2	5.6	900	118.9	±0.7	95.1	103.1	116.8	123.0	125.7	128.1	129.0	62.3	11.0	9.3	4.9	9.0	
Bio 7	0.5	900	246.6	±2.8	169.3	181.2	219.9	253.9	277.4	297.1	305.8	202.2	42.1	17.1	40.5	57.5	
		<i>Pinus teocote</i>															
Bio 4	3.8	735	3363.6	±79.6	1195.5	1553.3	2962.3	3628.8	3956.4	4698.7	4916.2	533.6	1098.5	32.7	600.7	994.1	
Bio 6	15.6	735	18.4	±2.7	-19.5	-14.6	-6.4	3.5	37.0	78.1	93.9	195.5	36.6	198.9	20.1	43.4	
Bio 7	3.3	735	227.9	±2.8	156.2	164.3	212.2	238.3	251.5	269.1	275.3	200.0	38.0	16.7	23.1	39.3	
Bio 10	63.8	735	178.5	±1.3	152.6	158.2	166.7	176.0	187.9	201.9	210.9	150.3	18.5	10.4	14.9	21.1	
Bio 11	5	735	87.6	±2.3	51.8	57.3	66.1	76.9	102.8	138.5	153.6	183.4	31.8	36.3	20.6	36.6	
Bio 12	6.5	735	901.0	±18.0	581.7	626.0	723.0	847.0	1045.5	1250.6	1392.9	1424.0	248.5	27.6	225.4	322.5	
Bio 15	2.1	735	92.1	±0.9	71.4	76.5	83.9	92.9	101.1	106.5	110.3	76.0	11.8	12.8	12.9	17.2	
		<i>Pinus devoniana</i>															
Bio 4	28.2	255	1813.2	±61.3	1072.3	1165.8	1523.7	1780.2	1985.4	2440.0	2745.9	2892.5	497.3	27.4	338.6	461.7	
Bio 7	1.3	255	181.9	±3.2	132.0	139.0	162.7	189.6	199.1	212.2	218.3	115.3	26.1	14.3	23.4	36.4	
Bio 11	50.8	255	141.9	±3.5	99.8	107.2	119.3	139.7	162.0	176.8	188.3	140.5	27.5	19.4	31.7	42.7	
Bio 12	19.8	255	1090.0	±40.5	608.8	712.4	858.5	1043.0	1265.5	1579.4	1770.8	1624.0	328.7	30.2	309.9	407.0	

N= núm. de registros depurados, MediaIC = Media intervalo confianza, 0.05, ... ,0.95 = cuantiles de la variable bioclimática, DE = desviación estándar, CV = coeficiente de variación (%); DAM= desviación absoluta mediana, RIQ = rango intercuartil.

Idoneidad climática de las especies de pino, libre de áreas idóneas del descortezador

Del total de la superficie idónea predicha para *P. leiophylla* (444,100.4 km²), *P. teocote* (729,358.3 km²) y *P. devoniana* (400,142.8 km²) (Figura 3b-d) y al obtener AIP libres de AID de cada par *Pinus-Dendroctonus* se encontró que solo 92,995.2, 11,737.4 y 55,964.8 km² están libres de áreas idóneas del descortezador; en *P. teocote*, del total de las áreas idóneas resta solo 3.02 %.

A pesar de la amplia distribución de *P. leiophylla* y *P. teocote* (Figura 3b-c), las AIP libres de AID se observan solo en una porción norte de la SMOc (Figura 4a, b), donde existen el mayor número (siete) especies de descortezadores (Salinas *et al.*, 2010), de forma compacta para la primera especie y dispersas para la segunda, pero inexistentes en bajas latitudes de la distribución de estas especies. En *P. devoniana* (Figura 4c), las AIP libres de AID se observan de forma discontinua sobre toda el área de distribución; en todos los casos estas áreas se observan donde existe alta idoneidad climática de la especie y del descortezador. Chihuahua y Sonora poseen 81.56 % del total de áreas idóneas de *P. leiophylla* libres de AID; de *P. teocote*, Chihuahua y Durango contienen 57.60 % y de *P. devoniana*, Jalisco aporta el 30.39 %. Es posible que, en el futuro, estas áreas (AIP-libres de AID) pueden ser susceptibles al descortezador.

Según los resultados, la incertidumbre asciende a no más 30 % de coeficiente de variación (Figura 4d-f). La incertidumbre más baja (< 0.15 %), ocurre en las áreas de alta idoneidad y la más alta (> 97 %) en áreas de baja idoneidad.

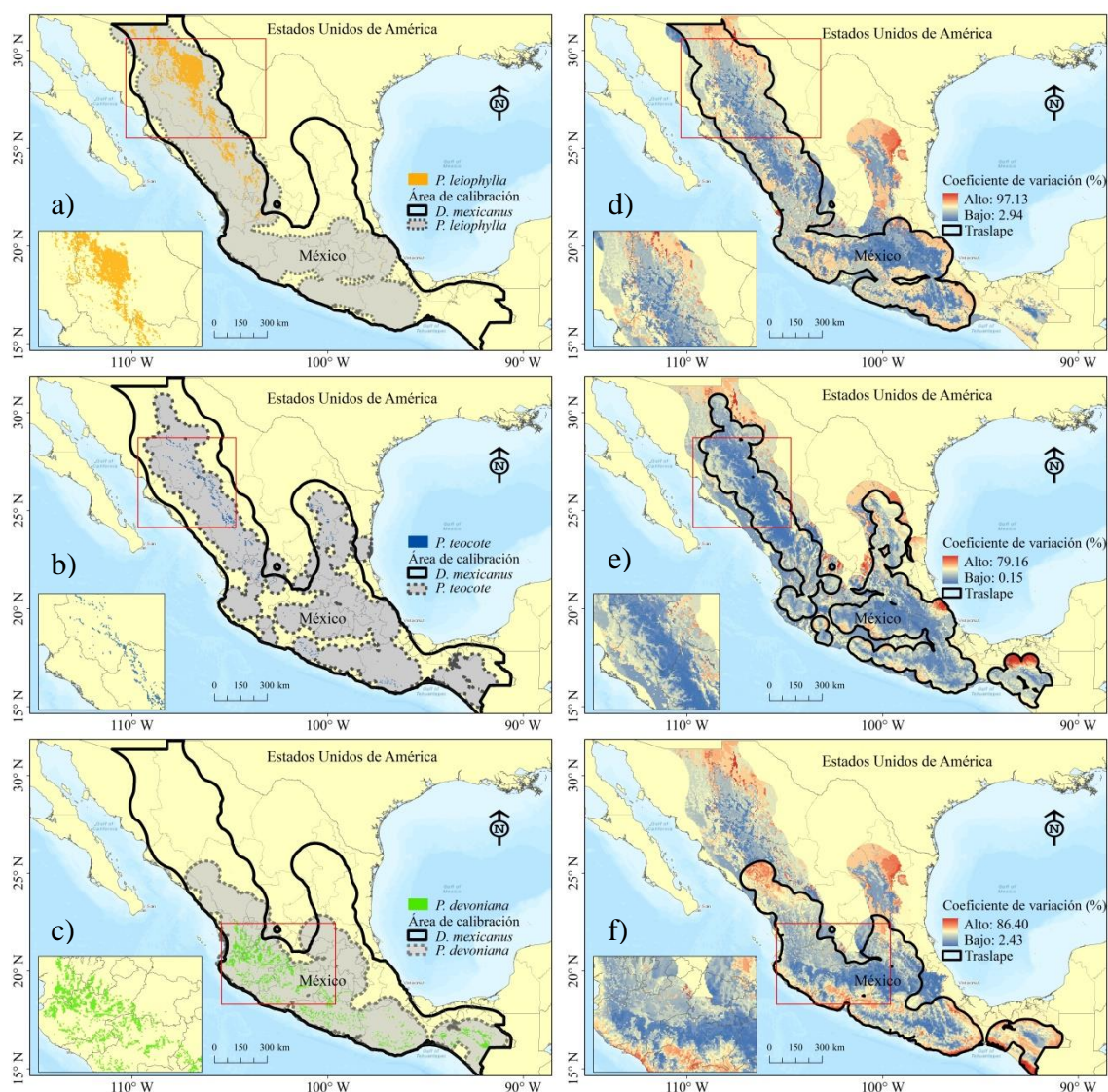
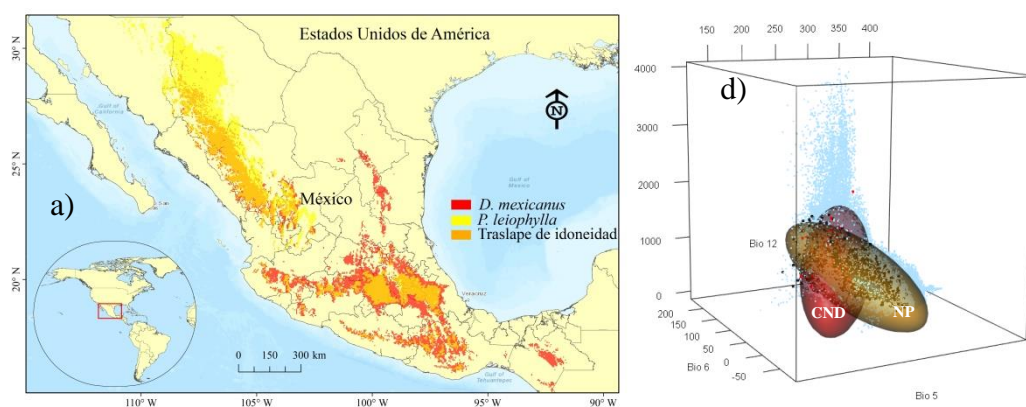


Figura 4. Áreas idóneas libres de descortezador *Dendroctonus mexicanus* para: a) *Pinus leiophylla* (color naranja), b) *Pinus teocote* (color azul) y c) *Pinus devoniana* (color verde). Promedio de incertidumbre, expresada como coeficiente de variación del modelo de predicción de cada especie de pino, (d–f), respectivamente. La línea continua es el área de calibración del descortezador; línea punteada y área sombreada es el área de calibración de cada especie de pino.

Traslape de idoneidad y de nichos ecológicos

El traslape de áreas idóneas del descortezador con *P. leiophylla*, *P. teocote* y *P. devoniana* en el espacio G, es 74.35, 96.98 y 82.44 %, respectivamente (Figuras 5a–c).

El espacio ambiental (Figura 5d–f) fue construido con Bio 5, Bio 6 y Bio 12 con el propósito de comparar el nicho fundamental y el traslape entre el descortezador y las especies de pino. En Bio 5 (temperatura máxima), las cuatro especies tienen las mismas tolerancias, de 1 a 32 °C (Figura 5d–f), en Bio 6 (temperatura mínima), el traslape es desde -2 a 11 °C, pero *D. mexicanus* posee tolerancias más amplias (de -2 a 17 °C), el menor, ocurre en *P. leiophylla* (de -4 a 11 °C). En Bio 12 (precipitación anual), el traslape se da entre 450 y 1755 mm; *P. devoniana*, la especie de distribución restringida, posee el intervalo más amplio, desde 429 hasta 2053 mm (Figura 5f); *D. mexicanus*, posee el intervalo más pequeño (450 a 1755 mm). El nicho fundamental de las especies de pino muestra misma disposición en el espacio tridimensional, pero diferente a la especie del descortezador (Figura 5d–f), pero en todos se observa clima no disponible (CND) y existencia de nicho potencial (NP) (Figura 5d–f).



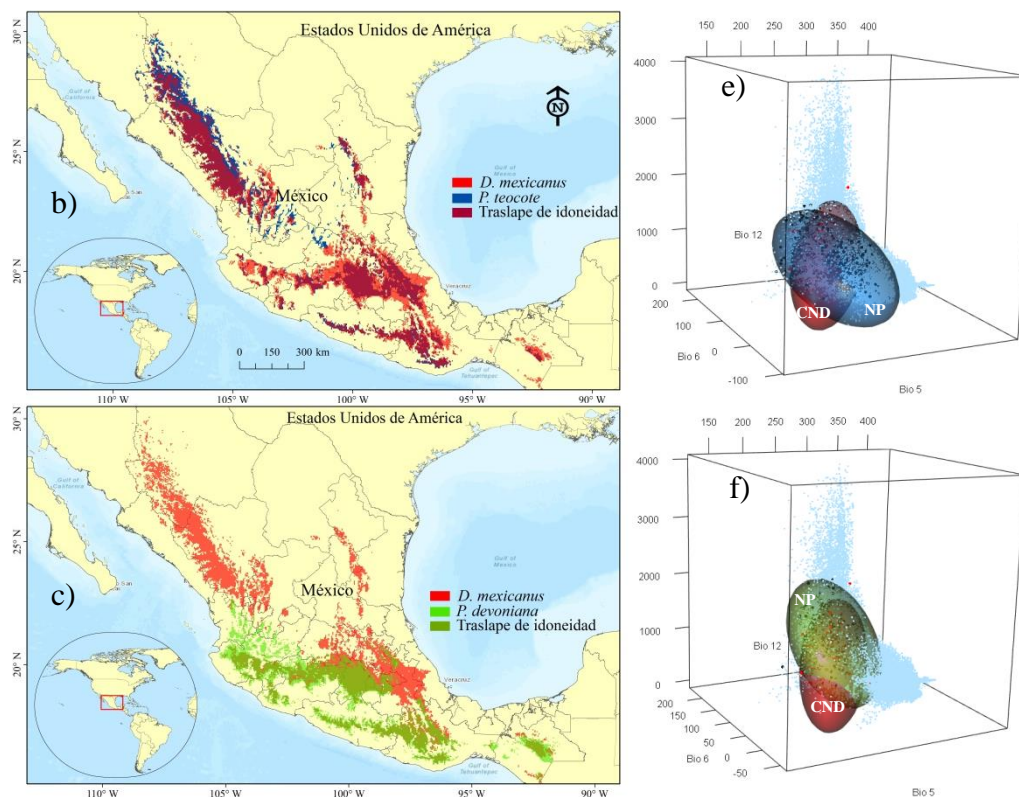


Figura 5. Traslape de idoneidad climática de *Dendroctonus mexicanus* con *Pinus leiophylla* (a), *Pinus teocote* (b) y *Pinus devoniana* (c) en el espacio geográfico. Traslape de nichos en el espacio ambiental de esta misma asociación de especies (d–f), compuesta de tres dimensiones bioclimáticas (Bio 5: Temperatura Máx. del Mes más Cálido en °C × 10, Bio 6: Temperatura Mín. del Mes más frío en °C × 10 y Bio 12: Precipitación anual en mm). Cada punto azul corresponde a la combinación ambiental representada en uno de 50,000 celdas de cuadrícula a 5 × 5 km de resolución espacial, clima no disponible (CND) y nicho potencial (NP).

La similitud de nichos entre la especie ‘invasiva’ (*D. mexicanus*) con las especies de pino resultó en: $D=0.48$ y $I=0.67$; $D=0.39$ y $I=0.61$; $D=0.53$ y $I=0.69$, para *P. leiophylla* (Figura 6a), *P. teocote* (Figura 6b) y *P. devoniana* (Figura 6c). La varianza explicada por los dos primeros componentes principales fue desde 61.76 % (*P. devoniana*) hasta 71.73 % (*P. leiophylla*); en todos los casos, las variables derivadas de temperatura contribuyeron más al ACP (CP1) y menor, las de precipitación (CP2) (Figura 6d–f).

La proporción del nicho nativo (*P. leiophylla*, *P. teocote* y *P. devoniana*) no traslape con el nicho de la especie ‘invasiva’ (*D. mexicanus*), denotado como Up (Unfilling) es 31.57, 19.44 y 21.15 %; la expansión de nicho *E* es 1.31, 0.84 y 4.62, mientras que la estabilidad de nicho, es de 98.68, 99.15, 95.37 % respectivamente. El cambio (shift) de centroide de nicho (C), de la especie ‘invasiva’ fue más significativa con *P. leiophylla* y con *P. teocote* (Figura 6a–b), pero en diferentes direcciones, y casi el mismo centroide observado con *P. devoniana* (Figura 6c); en los tres casos, el ‘shift’ moviéndose sobre el gradiente de temperatura. Bajo la hipótesis de similaridad de nichos ecológicos de las especies en conservadurismo de nicho (*Pinus*) e ‘invasiva’ (*Dendroctonus*), se observó que ambas medidas de similaridad de nicho son significativamente más altas que lo esperado de esta distribución nula, con $p < 0.05$ (Figura 6g–i), por lo tanto, esta hipótesis es rechazada, exceptuando el caso de *D. mexicanus* con *P. devoniana* (Figura 6g–i), donde $p > 0.05$.

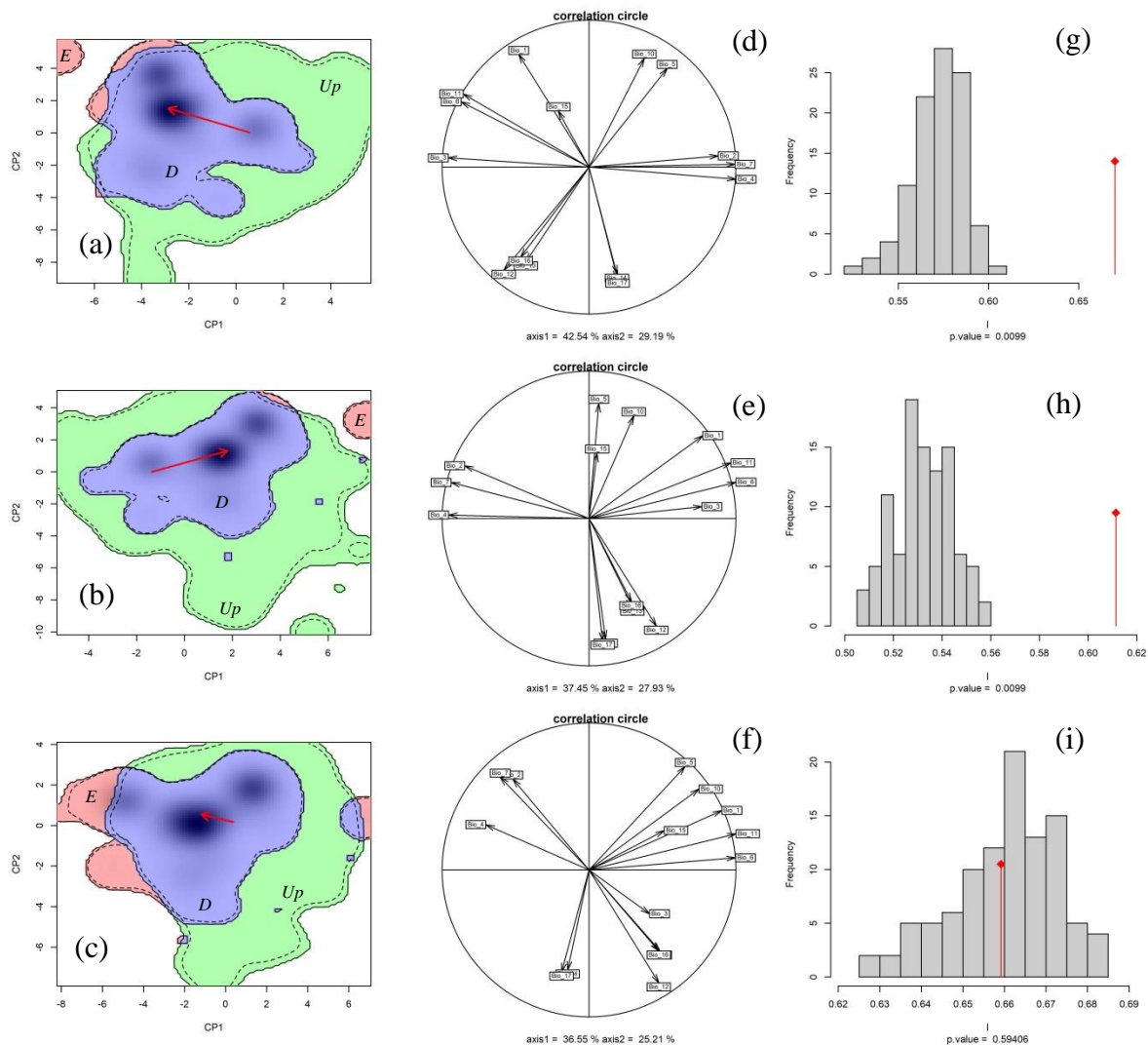


Figura 6. Nicho de la especie a lo largo de los dos primeros ejes del ACP (a – c) de la especie nativa y la especie ‘invasiva’. Verde (*Pinus*) y azul (*Dendroctonus mexicanus*) (D), el sombreado muestra la densidad de ocurrencias de la especie por celda. Las líneas de contorno sólido y punteado ilustran, respectivamente el 100% y 95 % del ambiente disponible (background), E representa expansión de nicho y Up no traslape de nicho entre las especies de pino y la especie ‘invasiva’. Las flechas representan el cambio del centroide de nicho de la especie ‘invasiva’, en relación con la especie ‘nativa’. La contribución de las variables climáticas en los dos ejes del ACP y el porcentaje de inercia explicado por los dos ejes (d–f). Los histogramas muestran la similitud de nicho I observada entre los dos rangos (líneas con rombo) y similitud de nicho

simulado (barras grises). *Pinus leiophylla* (a,d,g), *Pinus teocote* (b,e,h) y *Pinus devoniana* (c,f,i).

DISCUSIÓN

Registros de ocurrencia de especies en ENM

El uso de registros confiables es fundamental en ENM para evitar sesgos en las predicciones, principalmente por que la fuente primaria de datos proviene de un muestreo oportunista (Franklin, 2009). En general se eliminó 70% de los registros. No se ha documentado sobre el uso de los límites altitudinales de la distribución de la especie en la limpieza de los registros; aquí se observó que la altitud (incluida en el ACP con las Bios), fue crucial para identificar registros atípicos y erróneos de la especie, especialmente dentro de «M». Mucho se ha discutido sobre el número de registros de presencia de la especie a utilizar en ENM, algunos demuestran que 30 como mínimo (Elith *et al.*, 2006), otros indican que 50 es suficiente (Shcheglovitova y Anderson, 2013); la modelación de *D. mexicanus* de este estudio se hizo con 86 registros, la modelación en las especies de pino superó los 250 registros. En realidad, el número de observaciones es menos importante que representar la prevalencia de la especie adecuadamente distribuida en todo el espacio geográfico y ambiental que esta ocupa (Franklin, 2009); para esto, es de suma importancia que en SDM y ENM los registros comprendan toda la distribución completa de las especies (como se hizo aquí), de lo contrario, la respuesta de las variables sería equívoca (Guisan *et al.*, 2014), como lo sería el nicho ecológico. Se ha demostrado que el muestreo sistemático produce mayor precisión en los modelos de distribución de especies (Franklin, 2009), algunos de los registros empleados aquí, provienen de este tipo de muestreo, lo que asegura mayor robustez en las predicciones, además este requerimiento se corrigió a través de la remoción de la autocorrelación espacial.

Modelos predictivos de las especies

De los miles de modelos generados aquí, se reveló que no todos resultaron estadísticamente significativos ($10 < n < 99$ %) y muy pocos ($< 20\%$) pasaron la tasa de omisión de 5%, lo que demuestra que usando los parámetros por default en Maxent, no necesariamente produce el mejor modelo, esto ya ha sido demostrado por varios investigadores (Loiselle *et al.*, 2008; Shcheglovitova *et al.*, 2013), incluso algunos autores indican que la aparente ‘simplicidad’ de Maxent (consola Maxent), ha propiciado un incremento exponencial de estudios de modelación, y que solamente ha sido usado como una ‘caja negra’, mientras que en el paquete ‘kuenm’, es posible hacer ‘tuning’ de algunos parámetros del modelo (Cobos *et al.*, 2019), seleccionar set de variables y validar la capacidad predictiva de todos los modelos desarrollados.

Tradicionalmente se ha utilizado el AUC de la curva ROC, como métrica del ajuste del modelo; sin embargo, este estadístico ha sido criticado (Peterson *et al.*, 2008), especialmente por usar datos del background en lugar de ausencias verdaderas (Phillips *et al.*, 2006), además es muy sensible a la escala de estudio, resultando frecuentemente con valores altos de AUC, confundiéndose con un buen ajuste del modelo, por lo que aquí se optó por el ROC parcial, sugerido para ENM (Phillips *et al.*, 2016), encontrando valores de entre 1.24 (*P. leiophylla*) y 1.66 (*D. mexicanus*), donde valores cercanos a 1 indican que lo observado coincide con lo aleatorio, valores por encima de 1 es mejor que lo aleatorio; es decir el rendimiento del modelo es mejor.

Importancia variable en ENM

Desde que Busby (1986) definió las variables bioclimáticas a partir de precipitación y temperatura, han sido las más empleadas en ENM (Franklin, 2009), aunque recientemente el tipo de variables se ha utilizado indistintamente. La modelación de las especies de este estudio se realizó únicamente con variables bioclimáticas, según varios autores (Soberón y Peterson, 2005; Willis y Whittaker, 2002; Franklin, 2009) son las que mejor explican la distribución de especies, en particular cuando la escala de estudio es amplia (Austin y Van Niel, 2011); si los predictores y la configuración del algoritmo

es adecuada, el modelo mostrará mínima correlación espacial en sus residuales (Elith y Leathwick, 2009), la característica de este tipo de variables (dinámica) permite determinar la vulnerabilidad de una especie, lo que no ocurre con las variables estáticas (suelo, pendiente, exposición y altitud) (Williams y Liebhold, 2002).

En 2017, Fourcade y otros investigadores sorprendieron a la comunidad científica al demostrar que pseudo-predictores derivados de pinturas ‘pinturas clásicas’ descargadas de Google Image®, pinturas predecían la distribución de especies, incluso mejor que las variables bioclimáticas; indudablemente tales pseudo-predictores no cumplirían con los criterios establecidos en este estudio, de aquí lo crucial que resulta la elección de predictores ambientales en ENM. Para generar los modelos, además de considerar estos criterios, el algoritmo de ‘kuenm’ eligió el mejor set de variables en base a la validación de 1392 modelos candidatos, utilizando el set de registros independientes.

Se ha demostrado que usar múltiples variables trae problemas de sesgo e incertidumbre en las predicciones (Cruz *et al.*, 2014; De Marco y Nóbrega, 2018) y disminuye el potencial estadístico; modelos complejos y de gran número de parámetros tienden a sobreestimar las predicciones (Phillips *et al.*, 2004; Merrow *et al.*, 2013), pero esto depende de la combinación de los parámetros de ajuste de "multiplicadores de regularización" y "tipo de respuesta" (Cobos *et al.*, 2019). Sin embargo esto ocurre especialmente cuando el número de registros es pequeño (De Marco y Nóbrega, 2018; Austin, 2002). Los modelos incluyeron no más de siete predictores que evitan estos problemas. Otros autores argumentan que la inclusión de gran número de predictores resulta en problemas de colinealidad (Elith *et al.*, 2006; Mendoza *et al.*, 2011; Merrow *et al.*, 2013), la cual tiende a inflar la varianza de la variable de respuesta y de los parámetros (Cruz *et al.*, 2014), en sobreestimación y representación errónea de la distribución de la especie (Beaumont *et al.*, 2005; Peterson *et al.*, 2011), además, la interpretación biológica del modelo es compleja o nula.

Austin (2002) argumenta que las respuestas de las especies frecuentemente son no lineales; igualmente, la teoría ecológica sugiere que las curvas de respuesta son frecuentemente (Austin, 2007) y por lo tanto, las características cuadráticas pueden ser apropiadas. Ningún modelo generado para las especies de estudio fue de tipo lineal, en

su mayoría cuadrático (Cuadro 2), concordante con la teoría. Estudios revelan que las especies pino muestran respuestas no lineales a la idoneidad climática (Aguirre *et al.*, 2015), al igual que ocurre en especies de descortezadores (Méndez *et al.*, 2020).

Lo encontrado aquí indica que independientemente del género y especie, las variables de temperatura son las que más contribuyen al perfil bioclimático, en especial las medias estacionales y los extremos de temperatura (*e.g.*, Bio 10 y Bio 11, Cuadro 3), como ocurre en la mayoría de los estudios de ENM (Williams y Liebhold, 2002; Stockwell, 2006; Aguirre *et al.*, 2015). Esto mismo se ha encontrado a pesar de incluir en la modelación variables topográficas (González *et al.*, 2020) de suelo y de vegetación (Aguirre *et al.*, 2015). En descortezadores, las variables que mejor predicen la idoneidad climática son de temperatura (Bentz *et al.*, 2010; Pureswaran *et al.*, 2018); *e.g.*, Bio 1 en *Dendroctonus rizophagus* Thomas & Bright (Mendoza *et al.*, 2011); Bio 5 en *Dendroctonus valens* LeConte (Maldonado *et al.*, 2015) y Bio 10 en *D. mexicanus* (Méndez *et al.*, 2020) y también en esta última especie Bio 7, Bio 8 y Bio 10 (González *et al.*, 2020). Se ha encontrado que *D. mexicanus* posee un perfil bioclimático más amplio que varias especies de descortezadores (Méndez *et al.*, 2020), permitiendo ocupar áreas geográficas más extensas y probablemente adaptarse a nuevas especies hospederas de pino.

Es sorprendente ver que una sola variable *e.g.*, Bio 1 en *P. leiophylla* y Bio 10 en *D. mexicanus*, contribuya al modelo con más del 90 y 87% respectivamente (Cuadro 3). Similar a lo encontrado aquí, se ha demostrado (Maldonado *et al.*, 2015; Pearman *et al.*, 2008) que una sola variable predice la distribución de especies de plantas; por el contrario, Austin y Van Niel (2011), reportan modelos de hasta 38 predictores. El número de variables que conforman un modelo (siempre y cuando éstas hayan sido elegidas correctamente) posee una interpretación fundamental; este análisis demuestra que esto podría determinar la vulnerabilidad de la especie. Cuando la contribución de una sola variable es alta, se corre el riesgo de que si ésta muestra cambios (incremento/decremento) y variabilidad a través del tiempo, tendrá efectos importantes en las predicciones de la idoneidad climática, haciendo vulnerable a la especie en las mismas proporciones. Por el contrario, si el modelo se compone de múltiples variables,

la contribución se repartiría entre ellas, ampliando la posibilidad que no todas se estén modificando al mismo ritmo, incluso que no lo hagan.

Específicamente en el área de estudio, Bio 1, ha aumentado significativamente en los últimos años (Allen *et al.*, 2018) lo que hemos verificado a través de las proyecciones climáticas de los MGC's (Karger *et al.*, 2017), esperando entre 2 y 3.5 °C para el año 2050, esto hace a *P. leiophylla* y a *D. mexicanus* altamente vulnerables al cambio en el clima, más a esta última, por su alta dependencia y sensibilidad a la temperatura (Bentz *et al.*, 2015), mientras que *P. teocote* y *P. devoniana*, son menos vulnerables. Previos estudios de modelos de nicho ecológico (Cruz *et al.*, 2014) demuestran que *P. leiophylla* es altamente vulnerable al cambio climático, como lo encontrado aquí.

Idoneidad climática y traslape de nichos

La estratificación de la idoneidad climática de las especies permite determinar las áreas prioritarias para conservación o manejo de la misma, en especial la alta idoneidad; las áreas de baja idoneidad representan áreas que en el pasado fueron de media o alta idoneidad, pero nada puede hacerse para remediar esa condición, en *D. mexicanus* (Figura 3a) y *P. devoniana* (Figura 3d) la idoneidad baja se observa solo hacia mayores latitudes y es casi nula en menores latitudes, desafiando la ecología distribucional, donde la máxima idoneidad de la especie ocurre hacia el centro en el espacio E y G (Guisan y Zimmermann, 2000). Análogamente, se ha encontrado (Salinas *et al.*, 2010) que la mayor idoneidad de *D. mexicanus* se registra en pequeñas porciones del EVT y SMOc, a mayores altitudes y donde la diversidad *Pinus–Dendroctonus* es alta; pero también en forma discontinua (Salinas *et al.*, 2004; Smith *et al.*, 2013). En *Pinus*, la idoneidad ocurre también a mayores altitudes (Cruz *et al.*, 2014), posiblemente siguiendo mayores regímenes de humedad y menor temperatura.

De la sobreposición de la idoneidad climática (*Dendroctonus–Pinus*) resultaron muy pocas AIP libres de AID (entre 30.02 y 25.65 %) y de forma discontinua, por fortuna donde la idoneidad de las especies de pino es alta, contrastante a lo expuesto por Smith *et al.* (2013), donde menos de 1% es libre *D. rhizophagus* con todas las especies hospederas de *Pinus*, estas diferencias son explicadas por el umbral de corte elegido para

obtener el traslape. Se ha demostrado que el análisis del traslape de idoneidad en G, resulta problemático porque este dependerá de la extensión y distribución de los gradientes ambientales en el área de estudio (Broennimann *et al.*, 2012). A pesar de la importancia de conocer AIP libres de AID, solo el estudio de Smith *et al.* (2013), es conocido.

El traslape (D) de nicho de la especie ‘invasiva’ con la especie en ‘conservadurismo’ con mayor porcentaje de incidencia (*P. leiophylla*) es casi del 50%, pero es observado un cambio de nicho de *D. mexicanus* con respecto a las tres especies de pino (Figura 6a–c). El traslape de nicho en grupos taxonómicos similares de especies pino no es muy alto, en promedio $D=0.20$ (Aguirre *et al.*, 2015). Estudios revelan que una de dos especies (con alta prevalencia de plantas), muestra un cambio de nicho (shift) (Guisan *et al.*, 2014), esta cifra es muy alta, en especial en especies exóticas, podría ser que los estudios reportaron un shift (cambio) cuando realmente no lo había; menos del 1 % de los estudios muestra conservadurismo de nicho. Algunos autores (Broennimann *et al.*, 2007), sugieren que cambios dramáticos de nichos encontrados sean cuidadosamente interpretados, ya que estos son dependientes de métodos y datos utilizados. El método de densidad de Kernel en estudios de nichos ecológicos (empelado aquí) es uno de los más robustos y con mejores resultados (Broennimann *et al.*, 2012; Godsoe y Case, 2015).

CONCLUSIONES

Las AIP libres de descortezador representan poca superficie de forma aislada en su área de distribución. Las variables que representan extremos de temperatura juegan un papel importante en definir la idoneidad climática de las especies, son también indicadores del cambio climático y por ende evidencias de que éste tendrá un efecto en la distribución de las especies, proporcional a su tasa de cambio. Los métodos de ordenación demuestran que las especies de Pino poseen el nicho ecológico más amplio, *P. leiophylla* y *P. teocote* presentan similitud y equivalencia de nicho con *D. mexicanus*, no así en equivalencia de nicho para *P. devoniana*, pero *P. leiophylla* y *D. mexicanus* fueron identificadas como altamente vulnerables al cambio climático; en adición, se observa expansión del descortezador hacia nuevos climas y como consecuencia hacia nuevas áreas geográficas siguiendo sus preferencias climáticas. Las áreas de alta idoneidad climática de *Pinus*, en especial aquellas libres de áreas idóneas de *D. mexicanus*, deben ser consideradas como prioritarias para conservación. Es muy probable la redistribución de la especie del descortezador en los próximos años, consecuentemente, menor superficie de áreas idóneas de las especies de pino, libres de descortezador, por lo que se propone que, al generar modelos de nicho, se utilicen metodologías robustas, considerando la asociación *Dendroctonus–Pinus*. Este estudio enriquece los conocimientos previos de las especies, mejorando las delineaciones de su distribución geográfica, de los nichos ecológicos y de las tolerancias climáticas específicas a la especie, aportado con herramientas para la implementación oportuna de acciones y estrategias de manejo de los bosques del país, para la conservación y preservación de las especies.

REFERENCIAS

- Aceves, L. D., Méndez, G. J., García, A. M. y Nájera, L. J. A. 2018. Distribución potencial de 20 especies de pinos en México. *Agrociencia*, 52, 1043 - 1057.
- Aguirre, G.J., Serna, C.H., Villalobos, A.A., Pérez, D.J. y Raes, N. 2015. Similar but not equivalent: Ecological niche comparison across closely-related Mexican white pines. *Diversity and Distribution*, 21, 245–257. <https://doi.org/10.1111/ddi.12268>
- Aiello-Lammens, M.E., Boria, R.A., Radosavljevic, A., Vilela, B. y Anderson, R.P. 2015. spThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38, 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Allen, M.R., Dube, O.P., Solecki, W., Aragón-Durand, F., Cramer, W., Humphreys, S., Kainuma, M., Kala, J., Mahowald, N. y Mulugetta, Y. Framing and Context. En: *Global Warming of 1.5 °C. An IPCC Special Report on the Impacts of Global Warming of 1.5 °C above Pre-Industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, in the Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty*; Masson-Delmotte, V., Zhai, V., Portner, H., Roberts, D., Skea, J.; Shukla, P., Pirani, A., Moufouma-Okia, W., Chen, Y., Zhou, X., Gomis, M., Lonnoy, E., Maycock, T., Tignor, M. y Waterfield, T. Eds.; IPCC: Geneve, Switzerland, 2018.
- Armendáriz, T.F., Torres, B.V., Fernanda, L.M., Villa, C.J. y Zúñiga, G. 2012. New record and extension of the distribution range of the bark beetle *Dendroctonus rhizophagus* (Curculionidae: Scolytinae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 850–853. <https://doi.org/10.7550/rmb.28518>
- Austin, M. 2002. Spatial prediction of species distribution: An interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157, 101–118. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00205-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00205-3)
- Austin, M. 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, 200, 1–19. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.07.005>
- Austin, M.P. y Van Niel, K.P. 2011. Improving species distribution models for climate change studies: Variable selection and scale. *Journal of Biogeography*, 38, 1–8. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02416.x>

- Beaumont, L.J., Hughes, L. y Poulsen, M. 2005. Predicting species distributions: Use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling*, 186, 251–270. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.01.030>
- Bentz, B., Régnière, J., Fettig, C., Hansen, E.M., Hayes, J.L., Hicke, J.A., Kelsey, R.J., Negrón, J.F. y Seybold, S.J. 2010. Climate change and bark beetles of the western United States and Canada: Direct and indirect effects. *BioScience*, 60, 602–613. <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.8.6>
- Bentz, B.J. y Jönsson, A.M. Modeling bark beetle responses to climate change. En: *Bark Beetles Biology and Ecology of Native and Invasive Species*; Vega, F.E., Hofstetter, R.W., Eds., Academic Press: London, England, 2015, pp. 533–553.
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M.C., Pearman, P.B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N.G., Thuiller, W., Fortin, M.J., Randin, C. y Zimmermann, N.E. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 221, 481–497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Broennimann, O., Treier, U.A., Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, A.T. y Guisan, A. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, 10, 701–709. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01060.x>
- Busby, J.R. 1986. A biogeoclimatic analysis of *Nothofagus cunninghamii* (Hook.) Oerst. In southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology*, 11, 1–7. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1986.tb00912.x>
- Challenger, A. y Soberón, J. Los ecosistemas terrestres. En *Capital Natural de México*; Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad: Conabio, México, 2008.
- Cibrián, T.D., Méndez, M.J., Campos, B.R., Yates, H.O. y Flores, L.J. *Insectos Forestales de México*. Universidad Autónoma de Chapingo: Estado de México, México, 1995, p. 453.
- Cobos, M.E., Jiménez, L., Nuñez, P.C., Romero, A.D. y Simões, M. 2018. Sample data and training modules for cleaning biodiversity information. *Biodiversity Informatics*, 14, 49–50. <https://doi.org/10.17161/bi.v13i0.7600>
- Cobos, M.E., Peterson, A.T., Barve, N. y Osorio, O.L. 2019. kuenm: An R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 7, e6281. <https://doi.org/10.7717/peerj.6281>

- Colwell, R. K. y Rangel, T. F. 2009. Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 19651-19658. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901650106>
- Cruz, C.G., López, M.L., Villaseñor, J.L. y Ortiz, E. 2014. Modelado de la distribución potencial de especies y el uso del análisis de componentes principales como variables predictoras. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 189–199. <https://doi.org/10.7550/rmb.36723>
- De Marco, P. y Nóbrega, C.C. 2018. Evaluating collinearity effects on species distribution models: An approach based on virtual species simulation. *PLoS ONE*, 13, e0202403. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202403>
- Del-Val, E. y Sáenz, R.C. 2017. Insectos Descortezadores (Coleoptera: Curculionidae) y Cambio Climático: Problemática Actual y Perspectivas En Los Bosques Templados. *TIP Rev. Especializada en Ciencias. Químico–Biológicas*, 20, 53–60. <https://doi.org/10.1016/j.recqb.2017.04.006>
- Di Cola, V., Broennimann, O., Petitpierre, B., Breiner, F.T., D'Amen, M., Randin, C., Engler, R., Pottier, J., Pio, D. y Dubuis, A. 2017. ecospat: An R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography*, 40, 774–787. <https://doi.org/10.1111/ecog.02671>
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R. y Lehmann, A. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Elith, J., Kearney, M. y Phillips, S. 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 330–342. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x>
- Elith, J. y Leathwick, J. 2009. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Elton, C. *Animal Ecology*. 1era Ed. London: Sidgwick & Jackson, 1927, p. 207.
- Escobar, L.E., Lira, N.A., Medina, V.G. y Peterson, A.T. 2014. Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: Use of Maxent and NicheA to assure strict model transference. *Geospatial Health*, 9, 221–229. <https://doi.org/10.4081/gh.2014.19>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. *El estado de los bosques del mundo. Las vías forestales hacia el desarrollo sostenible*; FAO: Roma, Italy, 2018, p. 52.

- Fourcade, Y., Besnard, A.G. y Secondi, J. 2018. Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 245–256. <https://doi.org/10.1111/geb.12684>
- Franklin, J. *Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction*; Cambridge University Press: Cambridge, UK, 2009.
- Franklin, J. 2010. Moving beyond static species distribution models in support of conservation biogeography. *Diversity and Distributions*, 16, 321–330. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00641.x>
- Gernandt, D. y Pérez-de la Rosa, J. 2014. Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 126–133. <https://doi.org/10.7550/rmb.32195>
- Godsoe, W. y Case, B.S. 2015. Accounting for shifts in the frequency of suitable environments when testing for niche overlap. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 59–66. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12307>
- González, H.A., Morales, V.R., Romero, S.M., Islas, T.B. y Pérez, M.R. 2020. Modelling potential distribution of a pine bark beetle in Mexican temperate forests using forecast data and spatial analysis tools. *Journal of Forestry Research*, 31, 649–659. <https://doi.org/10.1007/s11676-018-0858-4>
- Grinnell, J. 1924. Geography and Evolution. *Ecology*, 5, 225–229. <https://doi.org/10.2307/1929447>
- Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Daehler, C. y Kueffer, C. 2014. Unifying niche shift studies: Insights from biological invasions. *Trends in Ecology Evolution*, 29, 260–269. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009>
- Guisan, A. y Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147–186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Gutiérrez, A. J. y Duivenvoorden, J. F. 2010. Podemos proteger especies en riesgo en áreas protegidas? Un estudio de caso del género *Pinus* en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 875–882. <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2010.003.657>
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. y Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, 25, 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>

- Hutchinson, G.E. Concluding remarks. 1957. Cold Spring Harbor on Quantitative Symposia Biology. *GS Search*, 22, 415–427. <http://dx.doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria, A.R., Zimmermann, N.E., Linder, H.P. y 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>
- Khan, E.A., Khan, M.M. y Ahsan, M.J. 2002. Optimum stratification: A mathematical programming approach. *Calcutta Statistical Association Bulletin*, 52, 323–333. <https://doi.org/10.1177/0008068320020518>
- Khan, M.M., Nand, N. y Ahmad, N. 2008. Determining the optimum strata boundary points using dynamic programming. *Survey Methodology*, 34, 205–214.
- Khan, M.M., Reddy, K.G. y Rao, D.K. 2015. Designing stratified sampling in economic and business surveys. *Journal of Applied Statistics*, 42, 2080–2099. <https://doi.org/10.1080/02664763.2015.1018674>
- Kuennecke, B.H. *Temperate Forest Biomes*. Greenwood Press: London, England, 2008, 194p.
- Lê, S., Josse, J. y Husson, F. 2008. FactoMineR: An R Package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, 25, 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Lobo, J.M., Jiménez, V.A. y Real, R. 2007. AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 145–151. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x>
- Loiselle, B.A., Jørgensen, P.M., Consiglio, T., Jiménez, I., Blake, J.G., Lohmann, L.G. y Montiel, O.M. 2008. Predicting species distributions from herbarium collections: Does climate bias in collection sampling influence model outcomes. *Journal of Biogeography*, 35, 105–116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01779.x>
- Maldonado, M.J., Cera, J.I., Mendoza, A.R., Sáenz, L.A., Torres, O.M., Bravo, P.L. y Alatorre, C.L. 2015. Distribución potencial de *Dendroctonus valens* mediante modelos de máxima entropía: Estado de California, E.U. *Rev. Latinoamericana el Ambiente y las Ciencias*, 6, 194–198.
- Mateo, R.G., Felicísimo, A.M. y Muñoz, J. 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84, 217–240. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2011000200008>

- Méndez, E.F., Méndez, G.J. y Cerano, P.J. 2020. Distribución actual y potencial de *Dendroctonus mexicanus* Hopkins bajo dos escenarios de cambio climático. *Madera Y Bosques*, 26, 1–14. <https://doi.org/10.21829/myb.2020.2622002>
- Mendoza, M.G., Salinas, M.Y., Olivo, M.A. y Zúñiga, G. 2011. Factors influencing the geographical distribution of *Dendroctonus rhizophagus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in the Sierra Madre Occidental, Mexico. *Environmental Entomology*, 40, 549–559.
- Merrow, C., Smith, M.J. y Silander, J.A. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36, 1058–1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- Morales, N.S., Fernández, I.C., Baca-González, V. 2017. MaxEnt's parameter configuration and small samples: Are we paying attention to recommendations? A systematic review. *PeerJ*, 5, e3093. <https://doi.org/10.7717/peerj.3093>
- Muscarella, R., Galante, P.J., Soley, G.M., Boria, R.A., Kass, J.M., Uriarte, M. y Anderson, R.P. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 1198–1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
- Naimi, B. y Araújo, M.B. 2016. sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. *Ecography*, 39, 368–375. <https://doi.org/10.1111/ecog.01881>
- Osorio, O.L., Lira, N.A., Soberón, J., Peterson, A.T., Falconi, M., Contreras, D.R., Martínez, M.E., Barve, V. y Barve, N. 2020. ntbox: An r package with graphical user interface for modelling and evaluating multidimensional ecological niches. *Methods in Ecology and Evolution*, 11, 1199–1206. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13452>
- Pearman, P.B., Randin, C.F., Broennimann, O., Vittoz, P., Knaap, W.O., Engler, R., LeLay, G., Zimmermann, N. y Guisan, A. 2008. Prediction of plant species distributions across six millennia. *Ecology Letters*, 11, 357–369. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01150.x>
- Peterson, A.T., Soberón, J. y Sánchez, C.V. 1999. Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. *Science*, 285, 1265–1267. <https://doi.org/10.1126/science.285.5431.1265>
- Peterson, A.T., Papeş, M. y Soberón, J. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213, 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>

- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez, M.E., Nakamura, M. y Araújo, M.B. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press: Princeton, NJ, USA, 2011.
- Peterson, A.T., Cobos, M. E. y Jiménez, G.D. 2018. Major challenges for correlational ecological niche model projections to future climate conditions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1429, 66–77. <https://doi.org/10.1111/nyas.13873>
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. y Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips, S.J. y Dudík, M. 2008. Modeling of species distributions with MaxEnt: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- Phillips, S.J., Dudík, M. y Schapire, R.E. A maximum entropy approach to species distribution modeling. En Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning—ICML, Banff, AB, Canada, 4–8 Julio 2004.
- Pureswaran, D.S., Roques, A. y Battisti, A. 2018. Forest insects and climate change. *Current Forestry Reports*, 4, 35–50. <https://doi.org/10.1007/s40725-018-0075-6>
- Qiao, H., Peterson, A.T., Campbell, L.P., Soberón, J., Ji, L. y Escobar, L.E. 2015. NicheA: creating virtual species and ecological niches in multivariate environmental scenarios. *Ecography*, 39, 805–813. <https://doi.org/10.1111/ecog.01961>
- R Core Team. 2020. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*; Foundation for Statistical Computing. Consulta: 11 Mayo 2020. Disponible en: <https://www.r-project.org/>
- Radosavljevic, A. y Anderson, R.P. 2014. Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41, 629–643. <https://doi.org/10.1111/jbi.12227>
- Reddy, K.G. y Khan, M.G. 2020. stratify: An R Package for optimal stratification and sample allocation for univariate populations. *Australian & New Zealand Journal of Statistics*, 62, 383–405. <https://doi.org/10.1111/anzs.12301>
- Rzedowsky, J. *Vegetación de México*. Ciudad de México, México: Editorial Limusa, 1978, p. 432.
- Salinas, M.Y., Ager, A., Vargas, C.F., Hayes, J.L. y Zúñiga, G. Determining the vulnerability of Mexican pine forests to bark beetles of the genus *Dendroctonus*

- Erichson (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Forest Ecology and Management*, 260, 52–61. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.03.029>
- Salinas, M.Y., Mendoza, G.M., Barrios, M.A., Cisneros, R., Macías, S.J. y Zúñiga, G. 2004. Areography of the genus *Dendroctonus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in México. *Journal of Biogeography*, 31, 1163–1177. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01110.x>
- Sánchez, G.A. 2008. Una visión actual de la diversidad y distribución de los pinos de México. *Madera y Bosques*, 14, 107–120.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.
- Schoener, T.W. 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51, 408–418. <https://doi.org/10.2307/1935376>
- Shcheglovitova, M. y Anderson, R.P. 2013. Estimating optimal complexity for ecological niche models: A jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling*, 269, 9–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.08.011>
- Simões, M., Romero, A.D., Nuñez, P.C., Jiménez, L. y Cobos, M.E. 2020. General Theory and Good Practices in Ecological Niche Modeling: A Basic Guide. *Biodiversity informatics*, 15, 67–68 <https://doi.org/10.17161/bi.v15i2.13376>
- Six, D. y Bracewell, R. *Dendroctonus*. En: Vega, F.E., Hofstetter, R.W., Eds. *Bark Beetles Biology and Ecology of Native and Invasive Species*. Londond: Academic Press, 2015, pp. 305–350.
- Smith, S.E., Mendoza, M.G., Zúñiga, G., Halbrook, K., Hayes, J.L. y Byrne, D.N. 2013. Predicting the distribution of a novel bark beetle and its pine hosts under future climate conditions. *Agricultural and Forest Entomology*, 15, 212–226. <https://doi.org/10.1111/afe.12007>
- Soberón, J., Osorio, O.L. y Peterson, A.T. 2017. Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 437–441. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.011>
- Soberón, J. y Peterson, T.A. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>

- Stockwell, D. 2006. Improving ecological niche models by data mining large environmental datasets for surrogate models. *Ecological Modelling*, 192, 188–196. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.05.029>
- Sturges, H.A. 1926. The choice of a class interval. *Journal of the American Statistical Association*, 21, 65–66.
- Warren, D.L., Glor, R.E. y Turelli, M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62, 2868–2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Warren, D.L., G, R.E. y Turelli, M. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33, 607–611. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>
- Williams, D.W. y Liebhold, A.M. 2002. Climate change and the outbreak ranges of two North American bark beetles. *Agricultural Forest Entomology*, 4, 87–99. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2002.00124.x>
- Willis, K.J. y Whittaker, R.J. 2002. Species diversity-scale matters. *Science*, 295, 1245–1248. <https://doi.org/10.1126/science.1067335>
- Wood, S.L. *The Bark and Ambrosia Beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae) a Taxonomic Monograph*. Utah, USA: Editorial Great Basin Naturalist Memoirs, 1982, p. 1359.
- Zuñiga, G., Mendoza, C. G., Cisneros, R. y Salinas, M. Y. 1999. Zonas de sobreposición en las áreas de distribución geográfica de las especies mexicanas de *Dendroctonus* Erichson (Coleoptera: scolytidae) y sus implicaciones ecológico-evolutivas. *Acta Zoológica Mexicana*, 77, 1–22.