

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DIVISIÓN DE AGRONOMÍA

DEPARTAMENTO FORESTAL



Distribución Potencial Actual de 20 Especies de Pinos en México

Por:

LUIS DAVID ACEVES RANGEL

TESIS

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

INGENIERO FORESTAL

Saltillo, Coahuila, México

Junio de 2017

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO
DIVISIÓN DE AGRONOMIA
DEPARTAMENTO FORESTAL

Distribución Potencial Actual de 20 Especies de Pinos en México

Por

LUIS DAVID ACEVES RANGEL

TESIS

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

INGENIERO FORESTAL

Aprobada por el Comité de Asesoría



Dr. Jorge Méndez González
Asesor Principal



Dr. Alejandro Zarate Lupercio
Coasesor



Dr. Mario Alberto García Aranda
Coasesor



Dr. Gabriel Gallegos Morales
Coordinador de la División de Agronomía



Coordinación
División de Agronomía

Saltillo, Coahuila, México

Junio de 2017

AGRADECIMIENTOS

A mi Alma Terra Mater

A la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro por permitirme pertenecer a su legado histórico durante cinco años de mi vida como alumno de la carrera de Ingeniero Forestal, y formarme en los valores éticos y profesionales a través de su personal.

Al Dr. Jorge Méndez González

Por ser mi asesor e inspiración en la investigación, su confianza, compromiso, paciencia y disponibilidad que me dedicó fueron claves para mi desarrollo académico y personal. Por su tiempo, conocimientos y amistad que me brindó. Muchas gracias.

Al Dr. Mario Alberto García Aranda y al Dr. Alejandro Zarate Lupercio

Por ser mis coasesores y dedicarme tiempo en la revisión de este trabajo, también por sus valiosas aportaciones de conocimientos para el mejoramiento de mi tesis. Su disponibilidad, compromiso y amistad. Muchas gracias.

A Sra. Sonia Vargas y familia

Su hospitalidad, calidez humana, amistad y confianza que me brindaron durante los 5 años de mi estancia en Saltillo, Coahuila. Muchas gracias.

A los maestros del Departamento Forestal

Por formar parte de mi vida profesional e influir en algún momento de mi carrera en mi formación académica y personal. Muchas gracias.

DEDICATORIA

A mis padres

Luis Antonio Aceves Montaña y María de Jesús Rangel Villalvazo por darme la vida y todo su amor que son indispensables para poder salir adelante. Su esfuerzo y sacrificio realizado no fueron en vano. Muchas Gracias.

A la familia Aceves Montaña y Rangel Villalvazo

Todos ustedes me brindaron en algún momento su apoyo, su comprensión, sus consejos, su caridad y su tiempo. Muchas gracias.

A mis amigos.

Cristóbal Velasco Lepe, Luis Enrique García Jiménez, Carlos Daniel Velasco Rodríguez, Oliver Gómez Sánchez, José Misael Martínez Carrerón, Ronaldo Aldair Villasana Narváez, Lenin Obeymar Ortiz Pérez[†], Javier Aguilar Quintero, Mónica Celeste Cabrera Aceves, Lizet González Hermsillo y Carlos Gerardo Flores Aceves por su amistad.

ÍNDICE

ÍNDICE DE CUADROS	i
ÍNDICE DE FIGURAS	ii
RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
INTRODUCCIÓN.....	1
Objetivo	2
Hipótesis	2
REVISIÓN DE LITERATURA	3
Distribución de especies	3
Factores que influyen en la distribución de especies forestales.....	3
Distribución real o actual de especies vegetales	4
Distribución potencial de especies vegetales	4
Modelos de distribución.....	4
Proyecciones con MaxEnt	6
Aplicación de los modelos de distribución potencial	8
Conservación y restauración ecológica	8
Modelación para la conservación y restauración ecológica	9
Cambio climático.....	9
Modelación del cambio climático	10
Especies invasoras	10

Modelación de especies invasoras	10
Pinos de México	11
MATERIALES Y MÉTODOS	13
Área de estudio y especies estudiadas	13
Base de datos climáticos, topográficos y biológicos	13
Modelación y validación de las distribuciones potenciales	15
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	16
Análisis de los métodos estadísticos	16
Variables ambientales que modelan la distribución de las especies	20
Mapas de distribución potencial actual	23
CONCLUSIONES	35
LITERATURA CITADA.....	36

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Listado de variables ambientales Bioclim y topográficas usadas en el algoritmo de MaxEnt para generar modelos de distribución potencial actual de coníferas de México.	14
Cuadro 2. Variables ambientales con mayor porcentaje de contribución en la predicción de la distribución potencial actual de pinos en México.....	22

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Análisis del ajuste del modelo de distribución potencial actual para 20 especies de pino en México mediante la técnica de evaluación Curva operada por el receptor (ROC). Línea discontinua gruesa (datos de prueba), línea continua gruesa (datos de entrenamiento), línea continua delgada (umbral de predicción) y la línea continua en forma logística (predicción de la fracción). 17
- Figura 2.** Relación entre valores del área bajo la curva, AUC (A) valor relativo de probabilidad, VRP (B) y número de registros; tendencia del número de registros con el ajuste del área bajo la curva (AUC) (C)..... 18
- Figura 3.** Análisis de componentes principales de la contribución de las variables bioclimáticas a la modelación de 20 especies de coníferas en México, A) frecuencia de aparición en los modelos, (B). Simbología se explica en la sección de materiales y métodos. 23
- Figura 4.** Mapas de distribución potencial actual para 20 especies de Pinos en México y superficie estimada en un rango de probabilidad mayor a 0.70. 34

RESUMEN

Las especies forestales dependen en gran medida de las variables climáticas, no obstante el clima ha cambiado en los últimos años y debido a esto, en varias partes del mundo se ha documentado que las especies están modificando sus patrones de distribución geográfica. Los objetivos de este estudio fueron modelar la distribución potencial actual de 20 especies del género *Pinus* en México, determinar qué variables climáticas influyen en su distribución y determinar su perfil bioclimático. Con base a 10,222 registros del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (2009 – 2014), 19 variables bioclimáticas y tres topográficas se categorizó probabilísticamente su distribución potencial usando el algoritmo de MaxEnt. La validación del modelo se determinó acorde a pruebas curva de respuesta (análisis de omisión/comisión) y sensibilidad Curva Operada por el Receptor (ROC) - Área bajo la curva (AUC) y pruebas Jackknife para medir el efecto de cada variable utilizada. Las predicciones obtenidas son confiables al arrojar valores de AUC superiores a 0.90, la prueba estadística de ROC muestra que las especies con más de 470 registros son las que menos sobrestiman/subestiman la proyección. Con la prueba de Jackknife se observó que las variables climáticas y topográficas con mayor contribución son la altitud, Bio 10 y Bio 1; mientras que las que no explicaron la distribución de estas especies son: Bio6, Bio9, Bio15, Bio17, Bio19 y exposición. Se observó que las especies de pino con mayor superficie potencial en un rango de probabilidad de 0.70 a 0.99 corresponden a *P. montezumae*, *P. devoniana* y *P. pseudostrobus* con 14,744.8, 14,436.1 y 11,594.8 km².

Palabras clave: MaxEnt, modelos de distribución potencial, variables bioclimáticas y Pinos de México.

ABSTRACT

The species of the forest depend to a great extent on climate variables, however over the last years the climate has changed drastically and because of this it has been documented in several parts of the world that species are changing their patterns of geographic distribution. The objectives of this research were to model the current distribution of 20 genus species of *Pinus* in Mexico, to determine which climatic variables influence its distribution and to determine its bioclimatic profile. Based on 10,222 records from the National Forest and Soils Inventory (2009 - 2014), 19 bioclimatic variables and three topographic variables were probabilistically categorized as potential distributions using the MaxEnt algorithm. The validation of the model was determined according to response curve tests (omission/commissioning analysis) and Receiver Operated Curve (ROC) sensitivity - AUC and Jackknife tests to measure the effect of each variable used. The predictions obtained are reliable by yielding AUC values higher than 0.90, the ROC test shows that species with more than 470 records are the ones that overestimate/underestimate the projection. With the Jackknife test it was observed that the climatic and topographic variables with the highest contribution are the altitude, Bio 10 and Bio 1; while those that did not explain the distribution of these species are: Bio6, Bio9, Bio15, Bio17, Bio19 and exposure. It was observed that the species of *Pinus* with greater surface power in a probability range of 0.70 to 0.99 correspond to *P. montezumae*, *P. devoniana* and *P. pseudostrobus* with 14,744.8, 14,436.1 and 11,594.8 km².

Key words: MaxEnt, potential distribution models, bioclimatic variables and *Pinus* in México.

INTRODUCCIÓN

En México, el género *Pinus* tienen gran importancia ecológica, económica y social; posee un alto valor económico al ser fuente de madera, leña, pulpa, resina, semillas etc., sustentando la industria forestal, además ofrece servicios ambientales e influye en el clima regional (Ramírez-Herrera *et al.*, 2005). La mayoría de sus especies se restringen a determinados rangos geográficos (Woodward, 1987), el clima y el suelo son los principales factores que delimitan su distribución (Dawson y Spannagle, 2009) sin embargo, los cambios en el clima y de uso de suelo (Peterson *et al.*, 2006), están alterando estas condiciones induciendo cambios en la fenología y crecimiento, incluso en la dinámica poblacional de muchas especies (Parmesan, 2006) y en los rangos de distribución (Walther, 2010).

En la literatura científica existen varios modelos para predecir la distribución de especies (Elith *et al.*, 2006), los modelos de distribución potencial son representaciones cartográficas de la capacidad de ocupar un espacio para la presencia de una especie en función de variables ambientales (Guisan y Zimmermann, 2000) las más utilizadas son: climáticas (Felicísimo *et al.*, 2012), edafológicas (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2016; Ramos-Dorantes *et al.*, 2017) litológicas y geológicas; y variables topográficas como: altitud, pendiente y exposición (Bradley y Fleishman, 2008; Cruz-Cárdenas *et al.*, 2016). MaxEnt, es un software basado en una aproximación estadística llamada Máxima Entropía que predice la distribución potencial o hábitat de una especie utilizando datos de presencia (Phillips *et al.*, 2006); es el mejor método (Kumar y Stohlgren, 2009) al estimar la probabilidad (de 0 a 1) de ocurrencia de las especies (Phillips *et al.*, 2006). Este método ha sido aplicado para priorizar zonas de conservación biológica (Aguirre y Duivenvoorden, 2010; Ávila *et al.*, 2014), modelar efectos del cambio

climático (González *et al.*, 2010; Felicísimo *et al.*, 2012), evaluar patrones de propagación de especies invasoras (Morales, 2012) y desde luego en modelar la distribución potencial de especies de pinos (*e.g.* Cruz-Cárdenas *et al.*, 2016; Ramos-Dorantes *et al.*, 2017).

La mayoría de los estudios de distribución potencial de coníferas en México están restringidos a zonas específicas, en parte es debido a la dificultad de contar con registros confiables de la especie. Sin embargo, la calidad de los modelos generados depende del número de registros (Stockwell y Peterson, 2002), de su distribución geográfica y de la calidad (confiabilidad) de la información, es posible que las áreas donde actualmente se realiza el manejo de especies de coníferas (*e.g.* plantaciones forestales comerciales y no comerciales, migración asistida, colecta de germoplasma etc.) no sea la que cumpla con el mejor perfil bioclimático.

Este estudio utiliza una de las bases de datos más extensa y actual que se hayan logrado en los últimos años, incluye toda la distribución posible de la especie en el territorio Mexicano, de manera tal que los modelos generados son una valiosa herramienta para delinear la distribución actual de la especie y predecir escenarios futuros permitiendo hacer un uso más eficiente de los recursos.

Objetivo

Modelar y delinear la distribución potencial actual de 20 especies de pinos de importancia económica, ecológica y social en México y evaluar qué variables climáticas determinan su distribución y perfil bioclimático.

Hipótesis

Las variables bioclimáticas y topográficas predicen y delinear adecuadamente la distribución potencial actual de las especies de coníferas en México.

REVISIÓN DE LITERATURA

Distribución de especies

Las especies vegetales no se distribuyen a nivel global, su distribución se limita a determinados rangos geográficos donde factores históricos le permitieron desarrollarse y donde actualmente existen las condiciones bióticas y abióticas aptas para su crecimiento y reproducción (Woodward, 1987). Sin embargo, estas condiciones están siendo alteradas debido a importantes cambios en el clima, afectando la fenología, crecimiento y dinámica poblacional de muchas especies (Nemani *et al.*, 2003; Parmesan y Yohe, 2003; Parmesan 2006). Estos cambios son más evidentes en los límites de distribución de las especies, donde las condiciones ecológicas se encuentran próximas a sus límites de tolerancia y es más previsible que las consecuencias sean más severas (Hampe y Petit, 2005). A nivel poblacional, estos cambios inducen alteraciones en los rangos de distribución, lo que puede tener unas importantes consecuencias para la estructura y el funcionamiento de las comunidades o la conservación de las especies amenazadas (Parmesan y Yohe, 2003; Walther, 2010).

Factores que influyen en la distribución de especies forestales

El clima es uno de los principales factores que delimitan la distribución de las plantas, ya que cada especie requiere de ciertas condiciones de temperatura, humedad y luz para germinar, crecer, florecer y fructificar. Cuando los factores climáticos, específicamente la temperatura y la precipitación, exceden el grado de tolerancia de una determinada especie, ésta no puede llevar a cabo su ciclo de vida de manera óptima. Esto se debe a que cada especie tiene un intervalo de tolerancia a diversos factores ambientales (Peters, 1990; Walther *et al.*, 2002; Dawson y

Spannagle, 2009). Por lo que los factores ambientales tienen un efecto sobre la distribución de las especies, ya sea de una forma directa o indirecta (Guisan y Zimmermann, 2000).

Distribución real o actual de especies vegetales

La distribución real o actual de especies vegetales son lugares donde se han encontrado u observado organismos que están influidos por variables geográficas, históricas o por limitantes de dispersión (Pulliam, 2000).

Distribución potencial de especies vegetales

Chapman (1976) definió a la distribución potencial como amplitud ecológica, es decir la capacidad de tolerancia que tiene cada especie a ciertos factores ambientales como altitud, topografía, temperatura, etc. En el caso específico de las plantas, su distribución se asocia principalmente a los factores climáticos y edáficos (Chapman, 1976).

La distribución potencial de la especie se entiende como el espacio donde podría estar presente la especie objeto de estudio en función de sus características ambientales (Felicísimo *et al.*, 2005).

Modelos de distribución

En los últimos años se han desarrollado varios programas para realizar modelos de distribución potencial, como por ejemplo Bioclim (Nix, 1986), GARP (Stockwell y Peterson, 2002) y MaxEnt (Phillips *et al.*, 2006) convirtiéndose en importantes herramientas en biología de la conservación y ecología del paisaje (Peterson y Cohoon, 1999).

Un modelo de distribución es una representación parcial de la realidad que refleja algunas de sus propiedades. Es decir son representaciones cartográficas de la capacidad de un espacio para

la presencia de una especie en función de las variables empleadas para generar dicha representación. Existe una relación matemática o estadística entre la distribución actual conocida y un conjunto de variables independientes que se usan como indicadores. Estas variables suelen ser geológicas, topográficas o climáticas, y se espera que con algunas de ellas, individualmente o en combinación, puedan definir los factores ambientales que delimiten las condiciones favorables para la presencia de la especie (Guisan y Zimmermann, 2000).

Básicamente es una caracterización de las condiciones ambientales más adecuadas para las especies, que ayuda identificar donde están espacialmente ubicados los espacios geográficos que cumplen con los requisitos adecuados para las especies en estudio (Pearson, 2007). Esto hace que este método pueda ser utilizado en diversas áreas dentro de una amplia gama de problemáticas (Morales, 2012).

La construcción de modelos de distribución de especies es un proceso de clasificación (Guisan y Zimmermann, 2000). La variable dependiente es dicotómica (presencia/ ausencia) y las independientes pueden ser cuantitativas (temperatura o elevación) o nominales (litología o uso del suelo) (García, 2008). Para realizar un modelo de distribución de especies se deben cumplir tres condiciones. La primera es que sean potencialmente explicativas, es decir, que tengan una relación potencial con la distribución de la especie, que sea un factor limitante o bien un indicador a través de relaciones indirectas. La segunda es que muestren una variabilidad significativa en la zona de estudio. Finalmente, la tercera es que sean independientes o, al menos, no estén excesivamente correlacionadas entre sí, especialmente si se busca una interpretación biológica de los resultados (Graham, 2003; Muñoz y Felicísimo, 2004).

Las variables ambientales comúnmente utilizadas son: climáticas (Felicísimo *et al.*, 2012); información edafológica, de litología y geología, variantes que representen alguna dependencia de la vegetación con el tipo de sustrato; elevación y variables derivadas, tanto topográficas

(pendiente, curvatura o rugosidad), microclimáticas (radiación solar potencial) como hidrológicas (red de drenaje o flujo potencial) incluso variables obtenidas mediante teledetección: como índices de vegetación, temperatura en superficie o clasificaciones de la cubierta del suelo (Bradley y Fleishman, 2008), que han sido relativamente poco empleadas aunque tienen un importante potencial (Muñoz y Felicísimo, 2004) y finalmente, algunos modelos han utilizado variables de tipo demográfico y de ocupación del espacio, como índices de población, accesibilidad, densidad o proximidad a vías de comunicación, que son útiles como indicadores del grado de influencia antrópica (Pahari y Murai, 1999). Lo más importante para predecir eficazmente la distribución de cualquier especie depende básicamente de la cantidad y la calidad de los datos con los que se cuente (Stockwell y Peterson, 2002).

Proyecciones con MaxEnt

Los modelos de distribución de especies pueden actuar como una valiosa herramienta para determinar la distribución de especies poco estudiadas o con información limitada, y pueden ser de gran ayuda en la generación de información biológica base no disponible (Morales, 2012).

En los últimos años, las técnicas correspondientes cada vez se aplican más en campos diversos de la ecología, la evolución, la biogeografía y la biología de la conservación; se les han designado como modelos de nicho, modelos de idoneidad, modelos predictivos del hábitat o modelos de distribución de especies (García, 2008).

Hoy en día existen aproximadamente 16 modelos de este tipo que utilizan distintos métodos, y diferentes tipos de datos para desarrollar las predicciones (Elith *et al.*, 2006). Dentro de estos modelos se encuentra el programa (software) MaxEnt (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/MaxEnt>), un programa multiusuario basado en una

aproximación estadística llamada máxima entropía que permite hacer predicciones utilizando información incompleta, en este caso datos de presencia u ocurrencia de la distribución potencial de una especie (Phillips *et al.*, 2006).

MaxEnt posee tres ventajas por sobre los demás: primero, se requiere solo datos de presencia, ya que otros modelos requieren datos de presencia y ausencia; segundo, su consistente buen desempeño en comparación con otros 16 métodos similares (Elith *et al.*, 2006), especialmente con un número pequeño de muestras (Elith *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2006); y tercero, su disponibilidad gratuita. De acuerdo a Elith *et al.* (2006) y Contreras *et al.* (2010) el modelo MaxEnt es uno de los que mejor se ajusta a la distribución de especies, cuando se utilizan solo datos de presencia.

MaxEnt es una herramienta con múltiples aplicaciones y validada por diversos estudios científicos. La integración de MaxEnt con otras fuentes de información disponible puede transformarse en una herramienta de gran valor para la generación de información que permita hacer un uso más eficiente de los recursos, predecir potenciales escenarios, y de esta manera aumentar el éxito de investigaciones (Morales, 2012).

En la calibración del algoritmo de MaxEnt se especifica utilizar 1,000 iteraciones y el límite de convergencia de 0.00001; cifras, según Phillips *et al.* (2006), son conservadoras y permiten garantizar la convergencia del algoritmo. La definición de estos parámetros del número de iteraciones y de convergencia también han sido empleados por Benito de Pando y Peñas de Giles (2007). El valor de regularización es 1.0, ya que al considerar regular el modelo con un valor menor a uno, se producirá una distribución de salida más localizada, la cual se ajusta estrechamente o de manera excesiva a los registros de presencia, por el contrario, un valor de

regularización mayor a 1.0 producirá una distribución más extendida (Phillips *et al.*, 2006); no obstante lo anterior, Phillips *et al.* (2006) y Ortega y Peterson (2008) coinciden en que este parámetro es aún motivo de futura investigación.

La construcción de la curva ROC es un proceso interactivo aplicado al umbral de idoneidad del modelo y se reclasifica en dos categorías para obtener un modelo binario, en el que los valores del modelo original inferiores al umbral indican ausencia y los valores iguales o superiores al mismo, presencia (Phillips *et al.*, 2006).

La curva AUC es una medida directa que muestra la capacidad de discriminación del modelo con valores que fluctúan de cero a uno, en los que 0.5 indica que el ajuste del mismo no es mejor que el obtenido al azar, y próximos a uno cuando existe un buen ajuste con los datos (Benito de Pando y Peñas de Giles, 2007; Phillips y Dudik, 2008); es decir, cuanto más próximo a uno, los datos de entrenamiento y de prueba, el modelo es más correcto (García, 2008).

Aplicación de los modelos de distribución potencial

Dentro de las diversas aplicaciones de MaxEnt que se pueden nombrar se encuentran la priorización de zonas para iniciativas de conservación biológica y restauración ecológica, modelaciones de efectos del cambio climático sobre los ecosistemas, y la evaluación de patrones de propagación de especies invasivas (Morales, 2012).

Conservación y restauración ecológica

El cambio de uso de suelo es una de las principales causas de la pérdida de biodiversidad, pues puede provocar la desaparición eventual de ciertas poblaciones dentro de las áreas de distribución de las especies (Peterson *et al.*, 2006).

Modelación para la conservación y restauración ecológica

El uso de esta aplicación combinada con herramientas SIG ayuda en la generación de mapas de distribución actual y potencial de especies nativas, lo que resulta fundamental tanto para evaluar el estado de conservación de las especies, como para evaluar potenciales sitios para desarrollar iniciativas de conservación y restauración (Parviainen *et al.*, 2008; Aguirre y Duivenvoorden, 2010; Contreras, 2010; Morales, 2012).

Cambio climático

En la actualidad, la comunidad científica no duda de la existencia de un cambio en los patrones climáticos del planeta, debido en gran parte a la actividad humana (García, 2008). En las conclusiones presentadas por el Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC) indica que los cambios esperados en el clima incluyen el aumento de las temperaturas, cambios en las precipitaciones, la elevación del nivel del mar y la creciente frecuencia e intensidad de fenómenos climáticos extremos que producen mayor variabilidad climática (IPCC, 2013).

Uno de los efectos más inmediatos de este cambio son los desajustes en los sistemas biológicos (Walther *et al.*, 2002), desincronización entre los ciclos de especies relacionadas, cambios en las rutas y épocas en las migraciones, cambios drásticos en las condiciones ambientales, tan rápidos que no permiten la adaptación de las especies a esta nueva situación, o la migración a zonas que presenten condiciones más favorables para su desarrollo, etc. Todos estos procesos pueden llegar a suponer una enorme pérdida en la biodiversidad global (Parmesan y Yohe, 2003).

Modelación del cambio climático

MaxEnt permite determinar o predecir cómo variaría la distribución de una especie o un grupo de especies frente a cambios ambientales de temperatura, humedad, entre otros. MaxEnt ha sido utilizado en los estudios de distribución de enfermedades tropicales como la *leishmaniasis*, frente a potenciales cambios en el clima (González *et al.*, 2010). También se ha utilizado para analizar los efectos potenciales del cambio climático sobre la flora española (Felicísimo *et al.*, 2012).

Especies invasoras

Entre las amenazas a la biodiversidad y a la conservación de los ecosistemas y sus servicios ambientales, las invasiones biológicas, junto con la destrucción del hábitat, representan los factores de riesgo más significativos, más extendidos y de mayor impacto (Miller *et al.*, 2002). Las especies exóticas invasoras que se han establecido son aquellas introducidas en un ecosistema fuera de su área de distribución natural y cuyas características les confieren la capacidad de colonizar, establecerse y seguir causando daños al ambiente. Estas especies, por la frecuencia e intensidad de los disturbios que ocasionan, alteran los ciclos biogeoquímicos, la estructura de los niveles tróficos y actúan como competidores, depredadores, parásitos o patógenos de las especies nativas, condicionando su supervivencia (Goldburg y Triplett, 1997).

Modelación de especies invasoras

El uso de modelos de distribución podría ser utilizado para establecer las zonas del país más propensas a ser afectadas por plagas. Con esta información los muestreos preventivos pueden ser enfocados a zonas específicas haciendo más eficiente esta labor, con el consiguiente ahorro

de recursos económicos. El uso de modelos de distribución podría ser utilizado para establecer las zonas del país más propensas a ser afectadas por plagas (Herborg *et al.*, 2009; Sobek-Swant, 2012).

Pinos de México

En México, los pinos tienen gran importancia ecológica, económica y social. Tienen un alto valor económico, ya que son fuente de madera, leña, pulpa, resinas, semillas comestibles y otros productos. Además, ofrecen importantes servicios ambientales (agua, oxígeno, recreación, captura de carbono) e influyen en el clima regional (García y González, 2003; Ramírez-Herrera *et al.*, 2005).

Los pinares desempeñan una función importante dentro de los bosques de las tierras altas de México (Farjon *et al.*, 1997); son endémicos, abundantes y dominantes; su diversidad varía según la condición ambiental que requiera cada especie (Ávila *et al.*, 2014).

La información recopilada de diversas fuentes indica que los pinos de México se distribuyen en cinco regiones principales, que difieren sólo parcialmente de las seis áreas que definió Eguiluz-Piedra (1985), con base en la presencia de grupos particulares de especies.

- I. Baja California Norte y Sur
- II. Sierra Madre Occidental: Chihuahua, Durango, Jalisco, Nayarit, Sinaloa, Sonora y Zacatecas.
- III. Sierra Madre Oriental: Coahuila, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí y Tamaulipas.
- IV. Faja Volcánica: Aguascalientes, Colima, Distrito Federal, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Michoacán, Morelos, Puebla, Tlaxcala y Veracruz.

V. Sierra Madre del Sur, Macizo de Oaxaca, Sierra de San Cristóbal, Sierra de Oaxaca y Península de Yucatán: Chiapas, Guerrero, Oaxaca, Campeche y Quintana Roo.

La distribución altitudinal de los pinos varía entre 50 a 3,000 m (Eguiluz-Piedra, 1982), pero pueden alcanzar el límite superior de la vegetación arbórea (3,650 m en el norte y 4,000 m en el centro y sur de México) (Yeaton, 1982). En los pinares la temperatura media anual fluctúa entre 6 y 28 °C y la precipitación promedio anual de 350 a más de 1,000 mm. Con respecto al sustrato geológico, parecen preferir los suelos derivados de rocas ígneas, pero se les puede encontrar sobre gneiss, esquistos, margas, areniscas lutitas y calizas. El color del suelo, la textura y el contenido de nutrientes, presentan variaciones considerables de un lugar a otro; son bastante frecuentes los suelos rojos, negros o muy oscuros. Algunos pinares se desarrollan en suelos con deficiencia en minerales, donde es probable que las micorrizas influya significativamente en su supervivencia y potencial competitivo (Rzedowski, 1978).

Los pinos son uno de los recursos naturales más valiosos para México, ya que sustentan la industria forestal del país teniendo como la madera como el producto más importante, siguiendo la pulpa de madera para papel y cartón (García y González, 2003; Ramírez-Herrera *et al.*, 2005). En México las especies más aprovechadas son *P. patula*, *P. oocarpa*, *P. pseudostrobus*, *P. herrerae*, *P. leiophylla* y *P. arizonica* (Ramírez- Herrera *et al.*, 2005), pero es común que los árboles se talen sin considerar la especie (Sánchez - González, 2008).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y especies estudiadas

El estudio abarcó todo el territorio Mexicano, las especies estudiadas, símbolo y número de registro fueron: *Pinus arizonica* Engelm. (Par, 541), *P. ayacahuite* Ehren. (Pay, 738), *P. cembroides* Zucc. (Pce, 1244), *P. devoniana* Lindl. (Pde, 239), *P. douglasiana* Martínez (Pdo, 299), *P. durangensis* Martínez (Pdu, 1217), *P. engelmannii* Carr. (Pen, 990), *P. greggii* Engelm (Pgr, 33), *P. hartwegii* Lindl. (Pha, 64), *P. herrerae* Martínez (Phe, 338), *P. lawsonii* Roezl. (Pla, 61), *P. leiophylla* Schltld. et Cham. (Ple, 906), *P. lumholtzii* Robins & Ferns. (Plu, 812), *P. maximinoi* H. E. Moore (Pma, 76), *P. montezumae* Lamb. (Pmo, 127), *P. oocarpa* Shiede (Poo, 1028), *P. patula* Schl. et Cham. (Ppa, 130), *P. pringlei* Shaw. (Ppr, 76), *P. pseudostrobus* Lindl. (Pps, 473), *P. teocote* Schltld. et Cham. (Pte, 830). La distribución altitudinal de muchas de estas especies varía entre 50 a 3,000 msnm (Eguiluz-Piedra, 1982), incluso algunas pueden alcanzar el límite superior de la vegetación arbórea de hasta 4,000 msnm (Yeaton, 1982). En los pinares la temperatura media anual fluctúa entre 6 y 28 °C y la precipitación desde 350 a más de 1,000 mm año⁻¹ (Rzedowski, 1978).

Base de datos climáticos, topográficos y biológicos

Del sitio web de WorldClim <http://www.worldclim.org/bioclim>, se obtuvieron las cubiertas geográficas de variables climáticas en formato raster de un km² de resolución. La base de datos consta de 19 cubiertas geográficas (Cuadro 1), información derivada de temperatura y precipitación (Hijmans *et al.*, 2005). La altitud, exposición y pendiente fueron calculadas en ArcMap 10.2 a partir del Continuo de Elevaciones Mexicano 3.0 (CEM 3.0 de INEGI). Un total de 10,222 registros biológicos de presencia (coordenadas geográficas) de las especies fueron

obtenidos de la base de datos del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS 2009 - 2014) proporcionados por la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR).

Cuadro 1. Listado de variables ambientales Bioclim y topográficas usadas en el algoritmo de MaxEnt para generar modelos de distribución potencial actual de coníferas de México.

Variables ambientales	Descripción
Bio1	Temperatura media anual (°C)
Bio2	Intervalo medio diurno (Media por mes [Temp. Max -Temp. Min])
Bio3	Isotermalidad (Bio2/Bio7) (* 100)
Bio4	Temporalidad de la temperatura (desviación)
Bio5	Temperatura máxima del mes más cálido (°C)
Bio6	Temperatura mínima del mes más frío (°C)
Bio7	Intervalo de temperatura anual (Bio5-Bio6)
Bio8	Temperatura media del ¼ anual más húmedo (°C)
Bio9	Temperatura media del ¼ anual más seco (°C)
Bio10	Temperatura media del ¼ más cálido (°C)
Bio11	Temperatura media del ¼ más frío (°C)
Bio12	Precipitación anual (mm)
Bio13	Precipitación del mes más húmedo (mm)
Bio14	Precipitación del mes más seco (mm)
Bio15	Temporalidad de la precipitación (Coeficiente de variación)
Bio16	Precipitación del ¼ anual más húmedo (mm)
Bio17	Precipitación del ¼ anual más seco (mm)
Bio18	Precipitación del ¼ mes más cálido (mm)
Bio19	Precipitación del ¼ anual más frío (mm)
Topo_01	Exposición (grados azimutales)
Topo_02	Pendiente (grados)
Topo_03	Altitud (msnm)

Tomado y modificado de: WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005)

Modelación y validación de las distribuciones potenciales

Para generar los modelos de distribución potencial actual de cada especie se utilizó el software MaxEnt versión 3.3.3k (Maximum Entropy Species Distribution Modeling) (Phillips *et al.*, 2006), el cual solo requiere de datos de presencia de la especie y cubiertas geográficas de variables ambientales (continuas o categóricas) (Elith *et al.*, 2006), solicitando al software 500 iteraciones y salida de tipo logística. El total de registros se dividió en 50 % para entrenamiento y el resto prueba. Los modelos generados por MaxEnt fueron evaluados acorde a pruebas curva de respuesta (análisis de omisión/comisión) y sensibilidad Curva Operada por el Receptor (ROC) - Área bajo la curva (AUC) (Aguirre y Duivenvoorden, 2010) y pruebas Jackknife para medir el efecto de cada variable utilizada (Hijmans *et al.*, 2005; Ramos-Dorantes *et al.*, 2017). Los valores de cada modelo fueron reclasificados usando ArcMap 10.2, para obtener la superficie en los diferentes intervalos de probabilidad y de ahí obtener el perfil bioclimático de cada especie. Se realizó un Análisis de Componente Principales para agrupar las especies en función de las variables bioclimáticas y topográficas que contribuyeron en la predicción de la distribución potencial actual.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de los métodos estadísticos

La prueba estadística de ROC muestra que el modelo tiene bajos ajustes para aquellas especies con menos de 340 registros (Figuras 1A, B, C, E, F, G, H, K, L y O), las muestras de entrenamiento y de prueba se encuentran más dispersas del umbral de predicción, sobrestimando/subestimando las proyecciones; para diez especies (Figuras 1D, I, J, M, N, Ñ, P, Q, R y S) el ajuste fue muy bueno, corresponden a especies con más de 470 registros. De acuerdo con Benito de Pando y Peñas de Giles (2007) la determinación de la predicción mediante la técnica ROC es aceptada como un método estándar para evaluar la exactitud de los modelos y proporciona una medida simple del desempeño del modelo, Aguirre y Duivenvoorden (2010) sugieren que modelos con valores de AUC mayores a 0.75 son considerados útiles, todos los modelos generados aquí superan por mucho este valor.

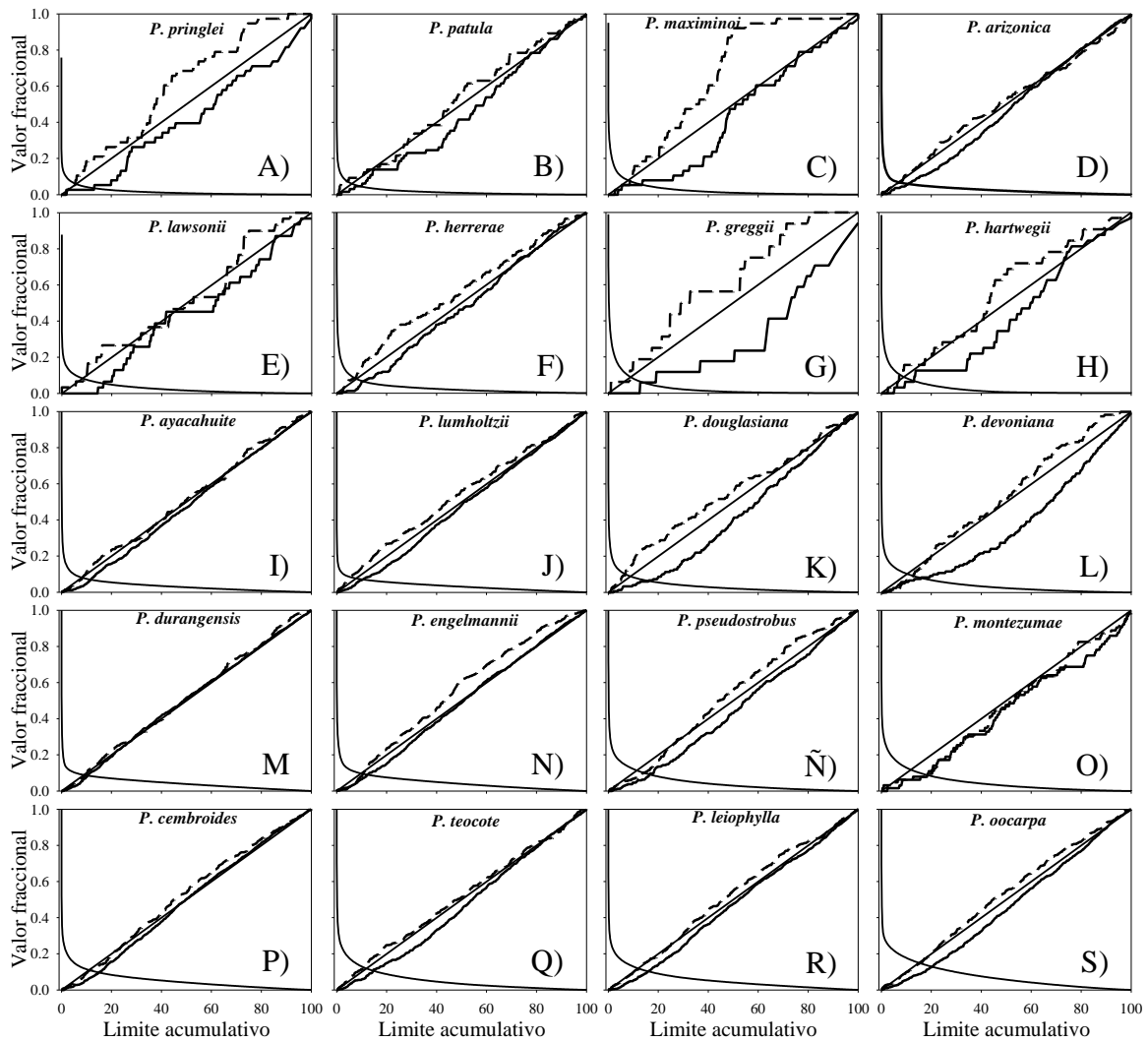


Figura 1. Análisis del ajuste del modelo de distribución potencial actual para 20 especies de pino en México mediante la técnica de evaluación Curva operada por el receptor (ROC). Línea discontinua gruesa (datos de prueba), línea continua gruesa (datos de entrenamiento), línea continua delgada (umbral de predicción) y la línea continua en forma logística (predicción de la fracción).

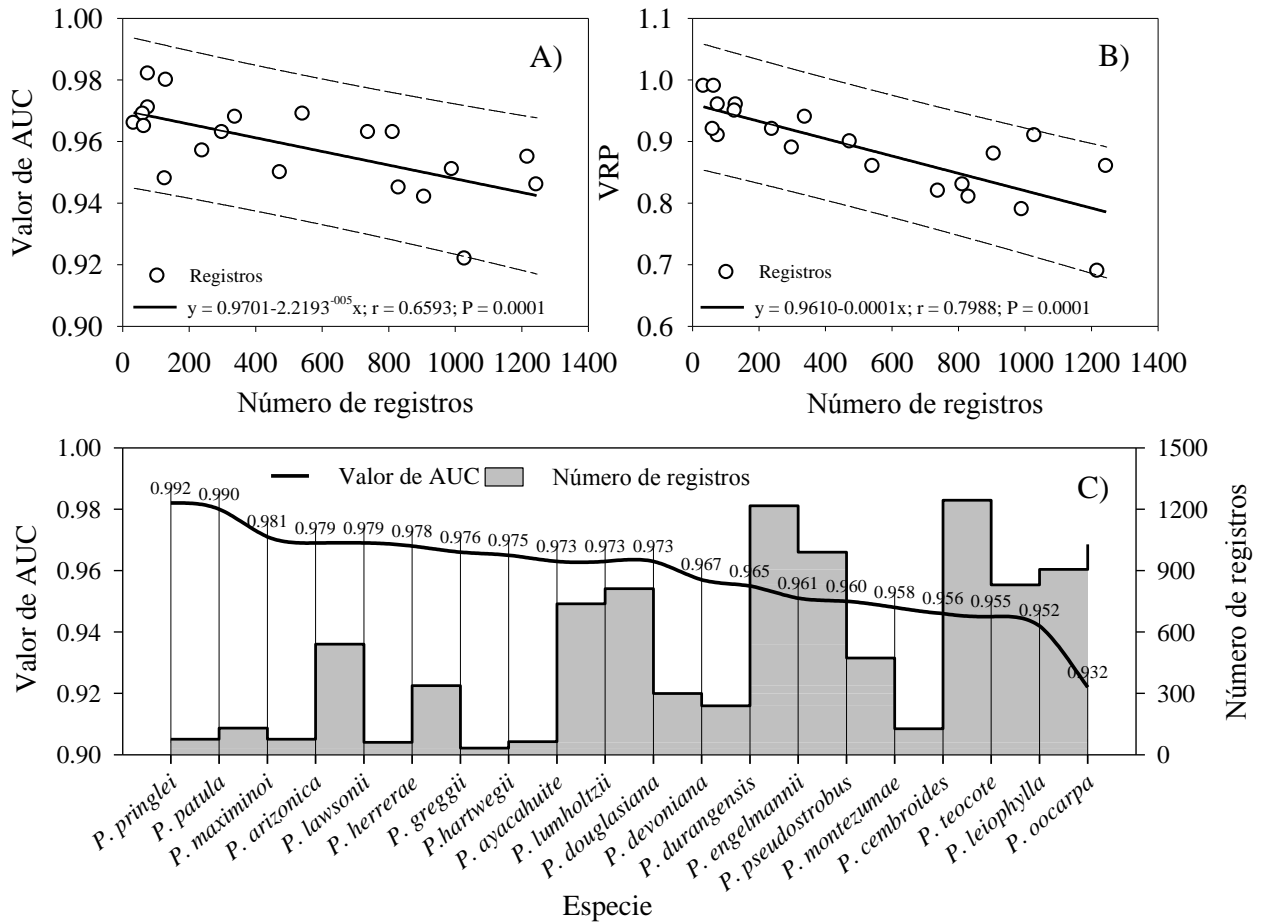


Figura 2. Relación entre valores del área bajo la curva, AUC (A) valor relativo de probabilidad, VRP (B) y número de registros; Relación de valores de AUC con el número de registros (C).

El análisis de resultados muestra que tanto el valor de AUC como de VRP disminuye significativamente ($P < 0.001$) conforme aumenta el número de registros de especies (Figura 2A y 2B); *e.g.* el modelo que menos se ajusta es para *P. oocarpa* con un AUC de 0.922 (Figura 2A), y la especie con menor VRP es *P. durangensis* con 0.69 (Figura 2B) los cuales tienen registros de 1,028 y 1,217 respectivamente. El promedio de los AUC de todas las especies es de 0.9589, teniendo a *P. pringlei* (0.982), *P. patula* (0.98) y *P. maximinoi* (0.971) como las especies con

mayor ajuste, mientras que las de menor ajuste fueron *P. teocote* (0.945), *P. leiophylla* (0.942) y *P. oocarpa* (0.922) (Figura 2C) muy aceptables ya que Phillips y Dudik (2008) establecen que cuando más próximo a 1 esté el valor de AUC el modelo es más mejor.

En general la modelación de la distribución potencial de coníferas es bueno, en 56 especies de pinos en México, 6,355 registros menos que este estudio (Aguirre y Duivenvoorden, 2010) registran que el promedio de AUC fue de 0.9238 (menor al promedio de este estudio, 0.9589) variando de 0.9994 a 0.7660. En 11 de 20 especies de este estudio modeladas por Ramos-Dorantes et al. (2017) se registra un AUC promedio de 0.966, superior a este estudio; en 54.5 % de ellas, este trabajo mejoró la modelación (*P. ayacahuite*, *P. greggii*, *P. hartwegii*, *P. patula*, *P. pseudostrobus* y *P. teocote*). Similarmente en seis especies (*P. pringlei*, *P. patula*, *P. maximinoi*, *P. teocote*, *P. leiophylla* y *P. oocarpa*) estudiadas por Aguirre y Duivenvoorden, (2010) la modelación de todas ellas se mejoró en este estudio con AUC desde 0.928 hasta 0.967. Usando 391 registros de *P. herrerae*, Ávila et al. (2014) reportan un valor de AUC de 0.973, similar a este estudio (Figura 1).

Stockwell y Peterson (2002) demostraron que la modelación de cualquier especie depende de la cantidad y calidad de los datos, incluso sugieren que para que la predicción sea robusta se utilice un mínimo de 50 registros, esto demuestra la variación en los ajustes de los modelos en las diferentes especies. Aunque se ha realizado modelación de especies con menos de 6 registros (Aguirre y Duivenvoorden, 2010) ésta se ha reportado como no significativa, en este estudio los registros variaron desde 33 en *P. greggii* hasta 1,244 en *P. cembroides* (Figura 1), derivado de este estudio queda demostrado que el ajuste del modelo aumenta con menor número de registros (Figura 2A).

VARIABLES AMBIENTALES QUE MODELAN LA DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES

Considerando todas las especies, las primeras tres variables más importantes en el modelo contribuyen en promedio con 34, 20 y 11 %, respectivamente (Cuadro 2); a nivel especie estas tres variables explican desde 89.5 % (*P. lawsonii*) hasta 46.4 % (*P. douglasiana*). No obstante una sola variable (Bio4) puede explicar hasta 57.4 % en la distribución potencial de *P. pringlei*, mientras que Bio18 modela solamente el 16.5 % la distribución de *P. herrerae* (Cuadro 2).

El análisis de componentes principales demuestra la existencia de dos grupos claramente definidos: un grupo compacto de especies coexistiendo en los bosques de coníferas con *Pinus cembroides*, *P. durangensis*, *P. arizonica*, *P. lumholtzii*, *P. leiophylla*, *P. herrerae*, *P. leiophylla* y *P. ayacahuite*, se distribuyen especialmente a Bio1 (Temperatura media anual oscilando entre 9 y 23.5 °C), le siguen Bio11, Bio18 y Bio19, las últimas dos corresponden a precipitación de ¼ mes y anual más cálido y frío respectivamente (Figura 3A). Un segundo grupo muy disperso y con diferente respuesta a las demás especies se forma entre otras por: *P. devoniana*, *P. douglasiana* y *P. oocarpa*, su distribución obedece a más de 3 variables bioclimáticas (Bio7, Bio 9, y Bio 13 y Bio 15) (Figura 3A). *Pinus greggii*, demostró una respuesta diferente a las variables bioclimáticas diferente al resto de las especies (Figura 3A), las variables que mejor explican su distribución son Bio2, pero también pendiente y exposición, y aquella variable dependiente de precipitación del mes más seco (Bio14).

Considerando una contribución mayor al 10 %, la altitud aparece en la estructura del modelo en más del 55 % de las especies estudiadas, no es la que presenta la mayor contribución pero es importante en explicar la distribución de *P. lawsonii* (28.9 %), *P. pringlei* (27.1 %) y *P. cembroides* (27.2 %), le siguen Bio10 (50 %) y Bio1 (35 %); las variables bioclimáticas que no

explican la distribución de estas especies son: Bio6, Bio9, Bio15, Bio17, Bio19 y exposición (Figura 3B).

Al igual que este estudio Téllez et al. (2012) reportan que las variables que explican la distribución de *P. arizonica*, *P. devoniana*, *P. durangensis* y *P. pseudostrobus* son temperatura media anual (Bio1) y precipitación anual (Bio12). En 12 especies de coníferas evaluadas por este mismo procedimiento Ramos-Dorantes et al. (2017) indican que Bio1 fue la variable más importante, 11 de estas especies se incluyen en este mismo estudio. En contraparte, en *Pinus herrerae* Martínez, la temperatura máxima, suelo Cambisol húmico y altitud (1985 - 2227 msnm) son las que determinan su distribución (Ávila et al., 2014), concluyendo que la exposición no es importante para esta especie, al igual que lo encontrado en este estudio. Una investigación realizada por Cruz-Cárdenas et al. (2016) a escala regional en ocho de especies incluidas en este trabajo contrasta con lo encontrado aquí, Bio6 (Temperatura mínima del mes más frío) es la variable más importante para *P. douglasiana* (92.3 %), *P. lawsonii* (76.7 %), *P. pseudostrobus* (92.4 %) y *P. teocote* (92.3 %); la concordancia existe solo con *P. montezumae* (48.9 %) al observar que la altitud determina su distribución.

Cuadro 2. Variables ambientales con mayor porcentaje de contribución en la predicción de la distribución potencial actual de pinos en México y su perfil bioclimático.

Especie	Var	%	Rango	Var	%	Rango	Var	%	Rango
<i>P. pringlei</i>	Bio4	57.4	1974-669	Altitud	27.1	2959 -885	Bio7	4.5	23.7-15.9
<i>P. patula</i>	Bio10	36.5	24.2-11.0	Bio7	13.3	23.8-15.7	Bio5	12.3	31.8-19.3
<i>P. maximinoi</i>	Bio4	33.1	2878-437	Bio12	28.2	2870-761	Altitud	20.9	3001-428
<i>P. arizonica</i>	Bio1	45.8	20.3-9.5	Altitud	14.4	3079-1051	Bio11	9.9	15.3-2.5
<i>P. lawsonii</i>	Bio4	46.4	2850-505	Altitud	28.9	3052-124	Pendiente	14.2	18.52-1.2827
<i>P. herrerae</i>	Bio18	16.5	828-95	Bio10	15.8	25.4-14.4	Altitud	15	2882-1025
<i>P. greggii</i>	Altitud	22.2	2870-181	Pendiente	19.4	16.05-.8524	Bio2	11.8	16.2-11.3
<i>P. hartwegii</i>	Bio10	40.3	25.7-8.1	Altitud	22.9	3902-790	Bio12	11.1	2363-692
<i>P. ayacahuite</i>	Bio1	33.1	23.6-9.1	Bio10	27.3	24.9-11.4	Bio17	5.2	151-10
<i>P. lumholtzii</i>	Bio5	52.6	33.4-22.1	Bio3	13	68-51	Bio19	8.2	274-32
<i>P. douglasiana</i>	Bio10	21.4	25.3-12.1	Bio13	15.2	431-128	Bio16	9.8	1218-311
<i>P. devoniana</i>	Bio7	22.4	26.8-15.0	Bio10	15.3	25.9-12.6	Bio8	12.5	24.8-11.7
<i>P. durangensis</i>	Bio1	42.4	21.6-9.8	Altitud	13.1	3079-921	Bio18	10.6	788-165
<i>P. engelmannii</i>	Bio1	24.9	23.2-10.1	Bio11	16.9	19.3-2.8	Bio18	15.4	788-125
<i>P. pseudostrabus</i>	Bio5	33	33.6-15.9	Bio10	20.7	25.5-8.4	Bio12	18	3546-487
<i>P. montezumae</i>	Bio4	20.6	5469-575	Pendiente	18.2	25.51-.6794	Altitud	16.8	3686-664
<i>P. cembroides</i>	Bio1	37	20.1-10.3	Altitud	27.2	3132-1068	Bio12	10.3	1253-191
<i>P. teocote</i>	Bio5	45.3	33.9-17.5	Bio10	11.1	26.7-9.7	Bio8	7.5	26.2-8.7
<i>P. leiophylla</i>	Bio1	35.1	23.4-9.9	Bio10	28.8	25.1-11.7	Bio18	11.7	793-125
<i>P. oocarpa</i>	Bio16	29.3	1670-207	Bio8	25.4	26.5-11.3	Bio13	15.9	635-72

Dónde: Var = variables bioclimáticas y topográficas; % = porcentaje de contribución según la prueba de Jackknife; Rango = intervalo ente el valor máximo y el mínimo.

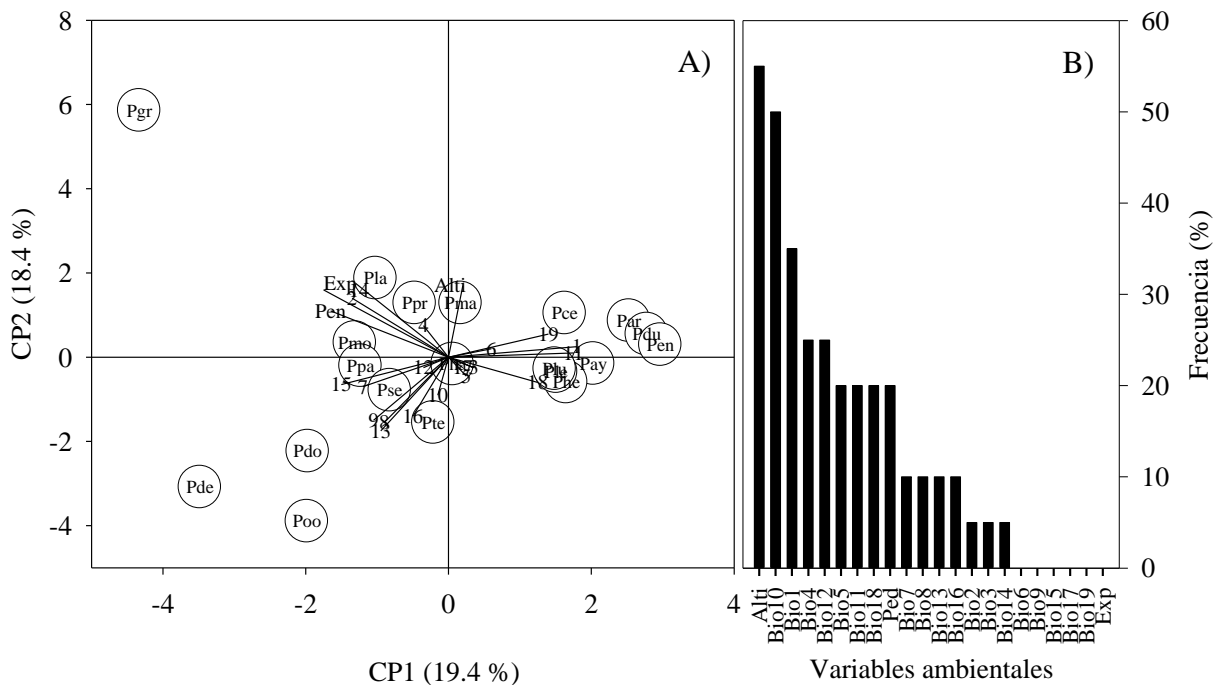


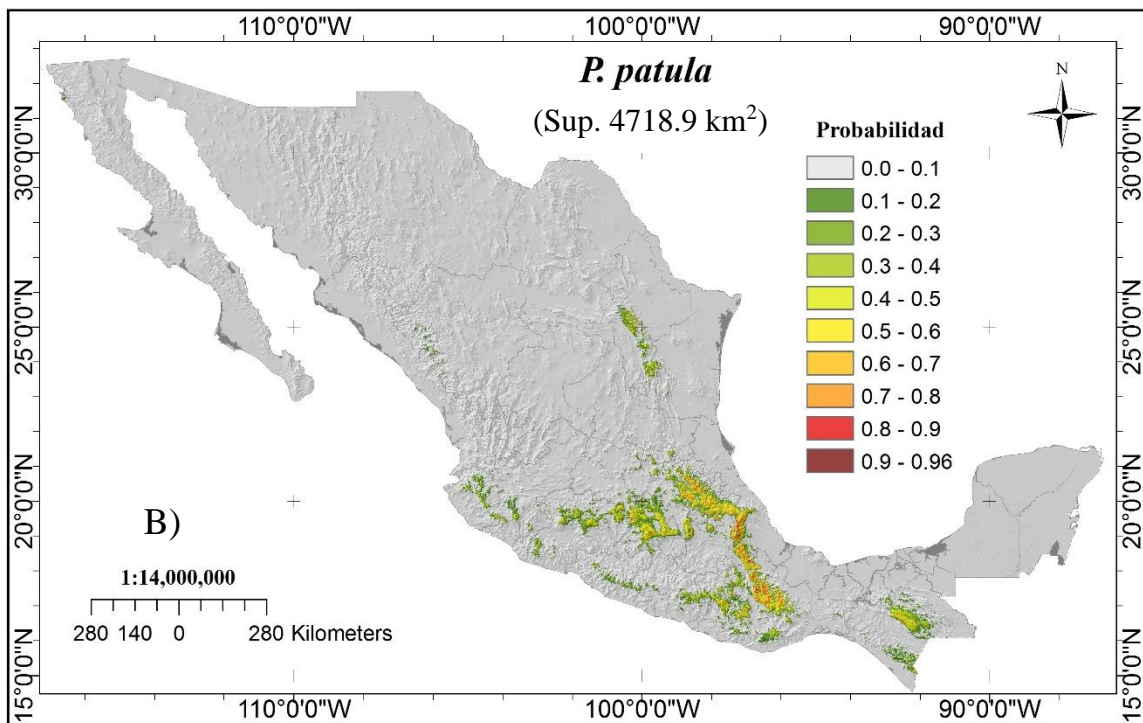
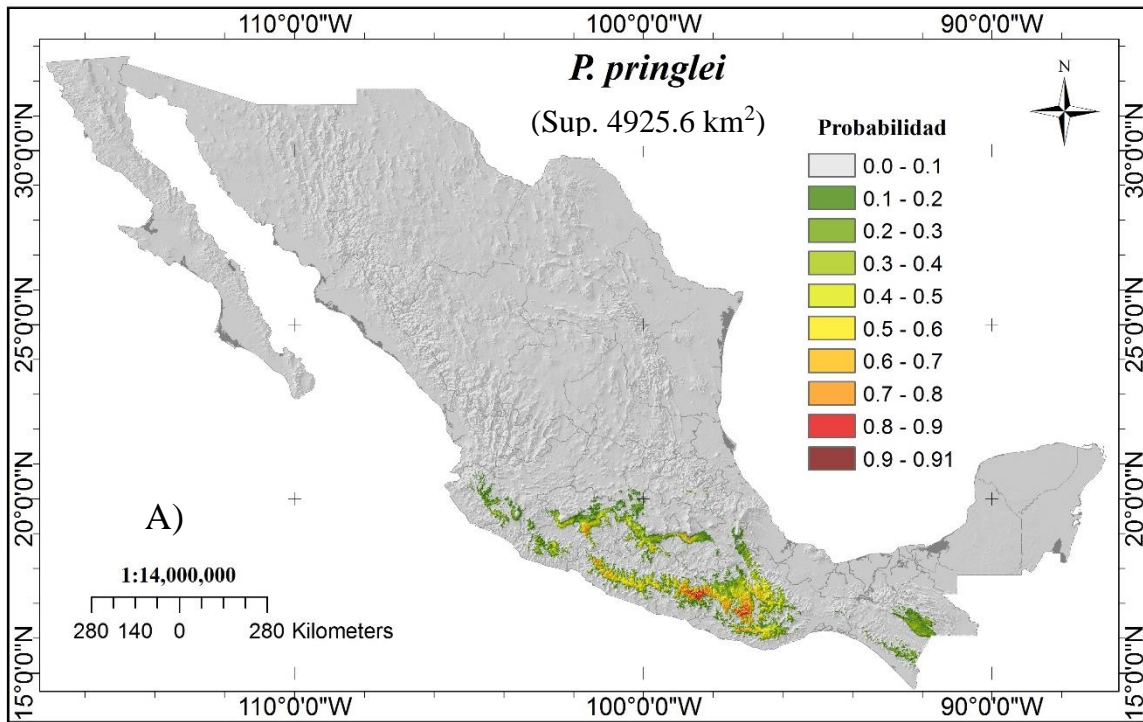
Figura 3. Análisis de componentes principales de la contribución de las variables bioclimáticas a la modelación de 20 especies de coníferas en México (A) y frecuencia de aparición en los modelos (B). Simbología se explica en la sección de materiales y métodos.

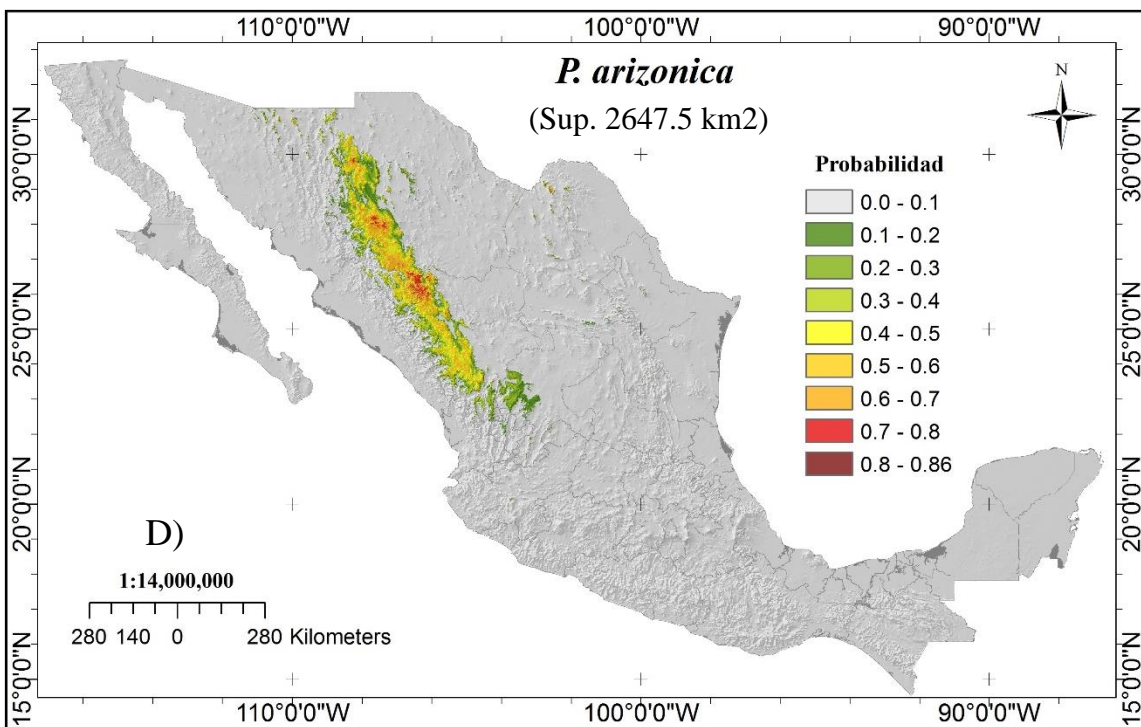
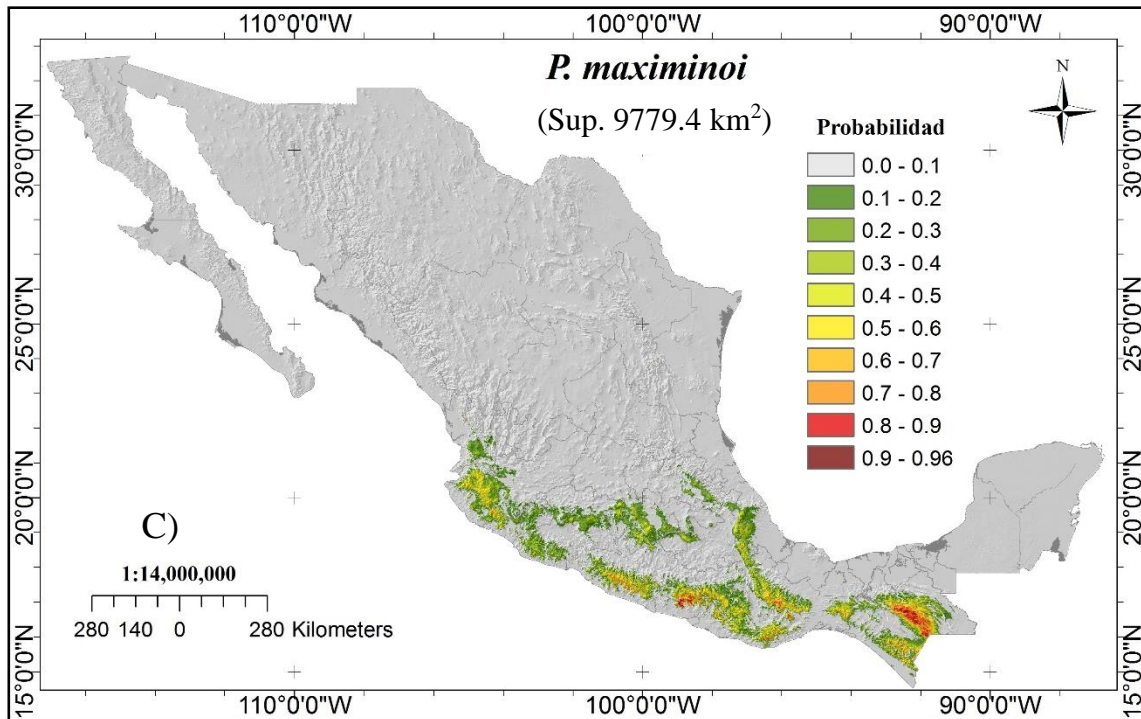
Mapas de distribución potencial actual

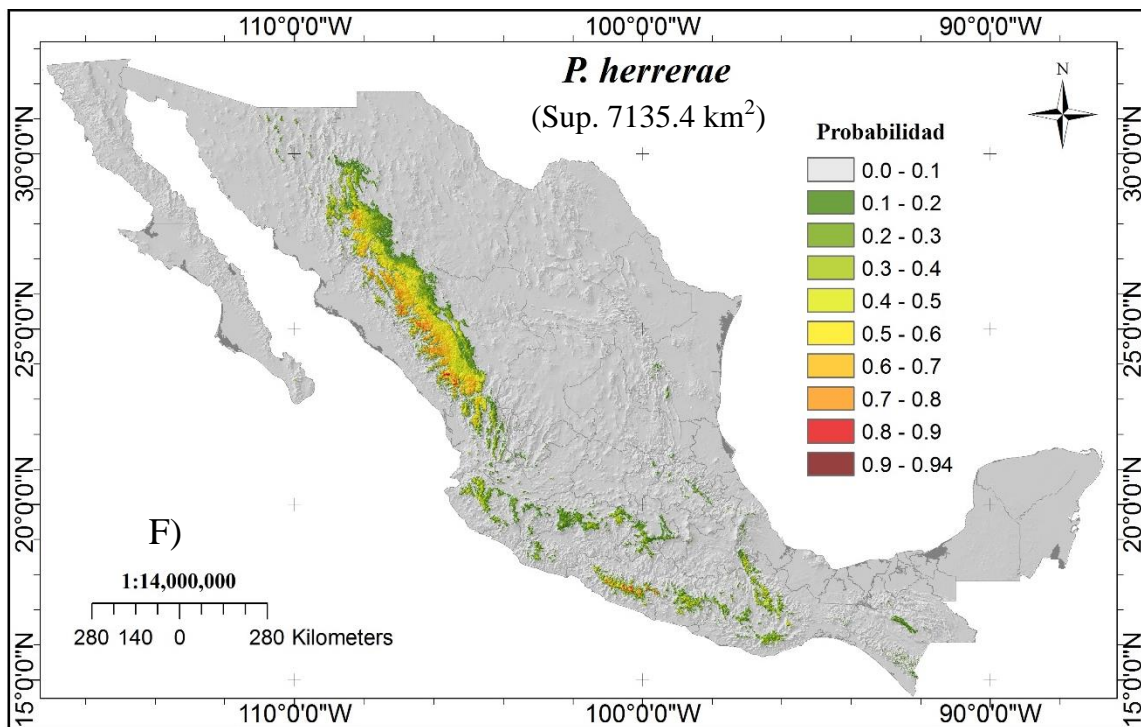
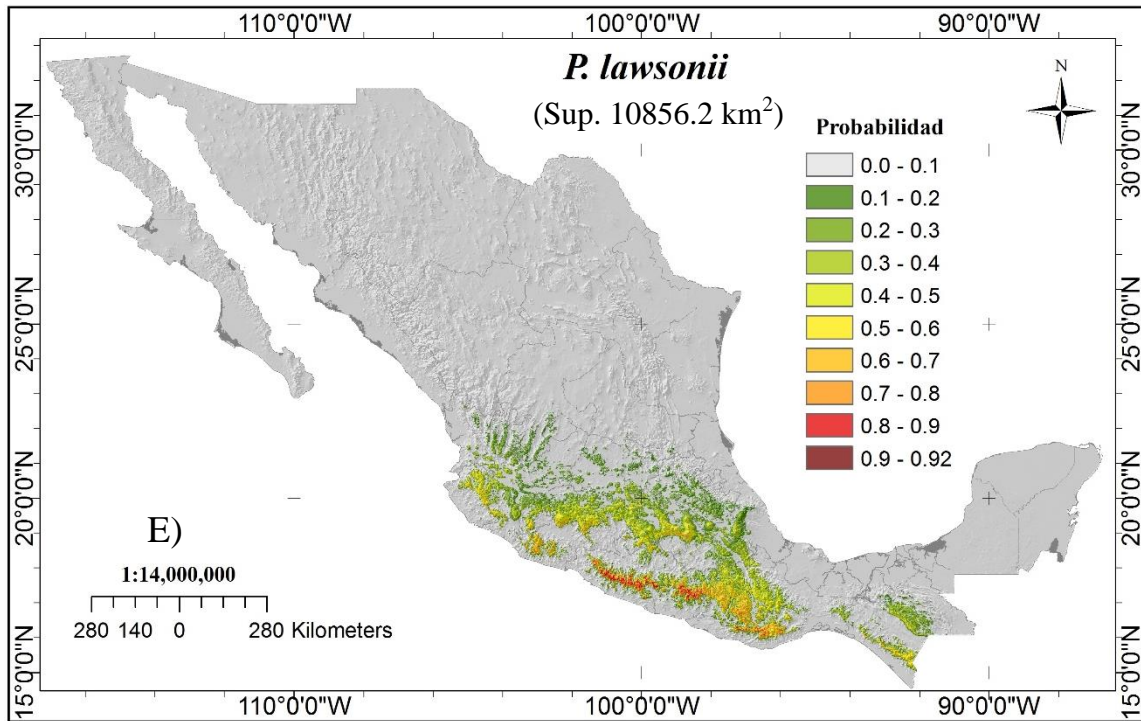
Las tres especies con mayor superficie potencial estimada por MaxEnt en un rango de probabilidad de 0.70 a 0.99 son: *P. montezumae*, *P. devoniana* y *P. pseudostrobus* con 14,744.8, 14,436.1 y 11,594.8 km² (Figuras 4O, L y Ñ), mientras que las de menor superficie fueron: *P. durangensis*, *P. lumholtzii* y *P. engelmannii* con 0.001, 275.9 y 819.1 km² (Figura 4N, J y M). De 20 especies modeladas solo 10 alcanzaron a proyectar un valor relativo de probabilidad mayor a 0.9 (Figura 4A, B, C, E, F, G, H, L, O y S), la única especie que no tiene una superficie definida dentro de este rango es *P. durangensis* (Figura 4M). *Pinus greggii* y *P. hartwegii* son las especies con la mayor superficie potencial dentro de un rango de probabilidad mayor a 0.90

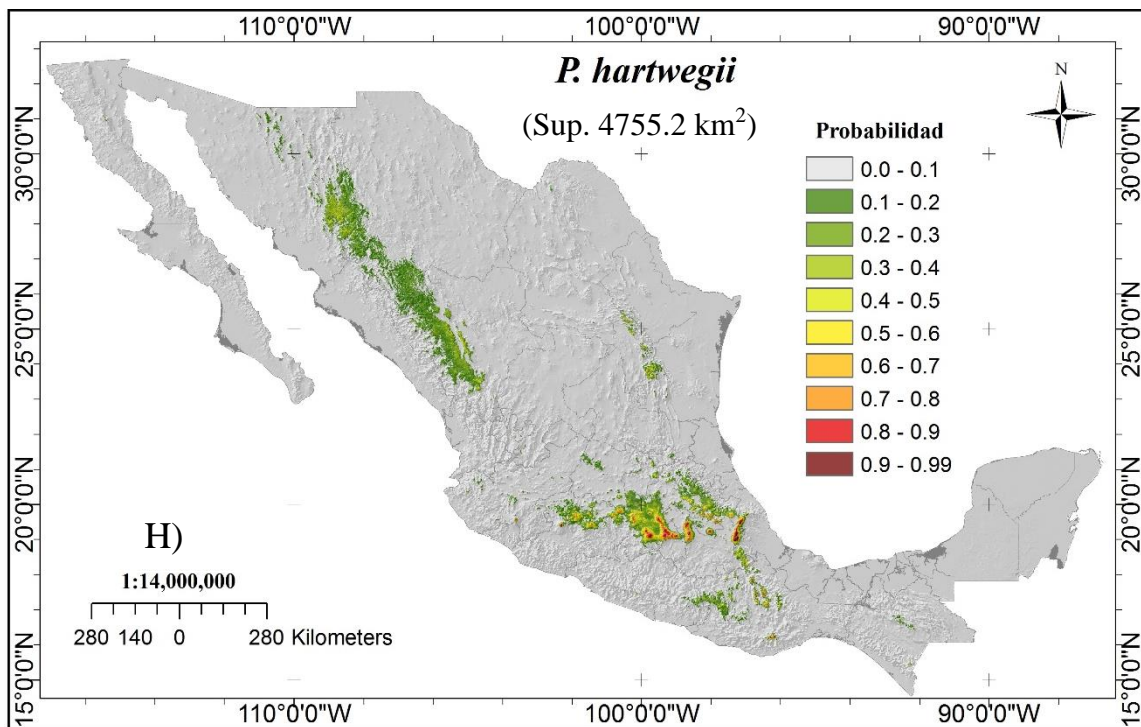
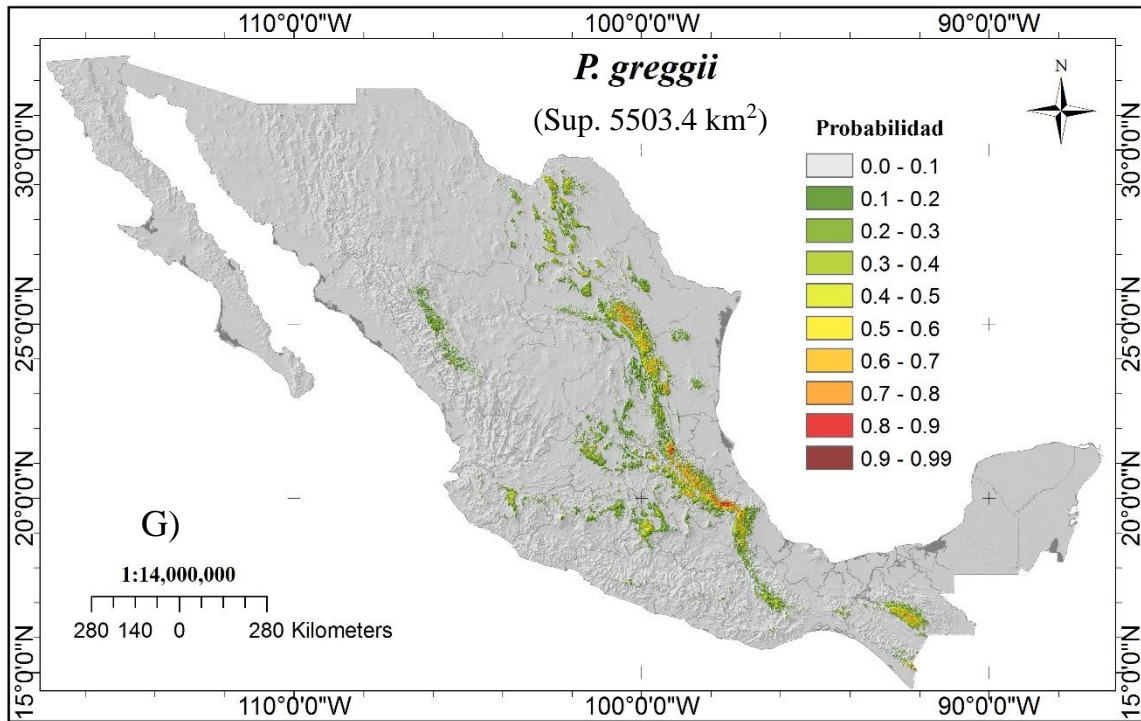
con 551.8 y 613.2 km². *Pinus arizonica*, *P. ayacahuite*, *P. lumholtzii*, *P. douglasiana*, *P. engelmannii*, *P. pseudostrobus*, *P. cembroides*, *P. cembroides* y *P. leiophylla* no cuentan con un VRP mayor a 0.90 (Figuras 4D, I, J, K, N, Ñ, P, Q y R).

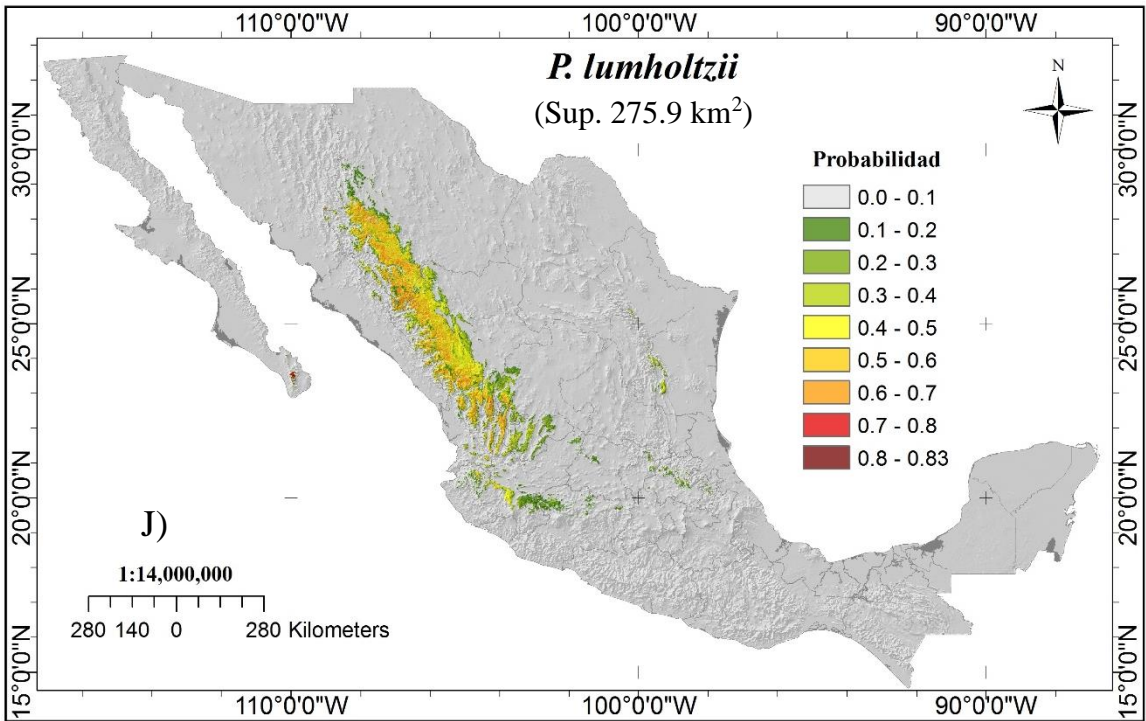
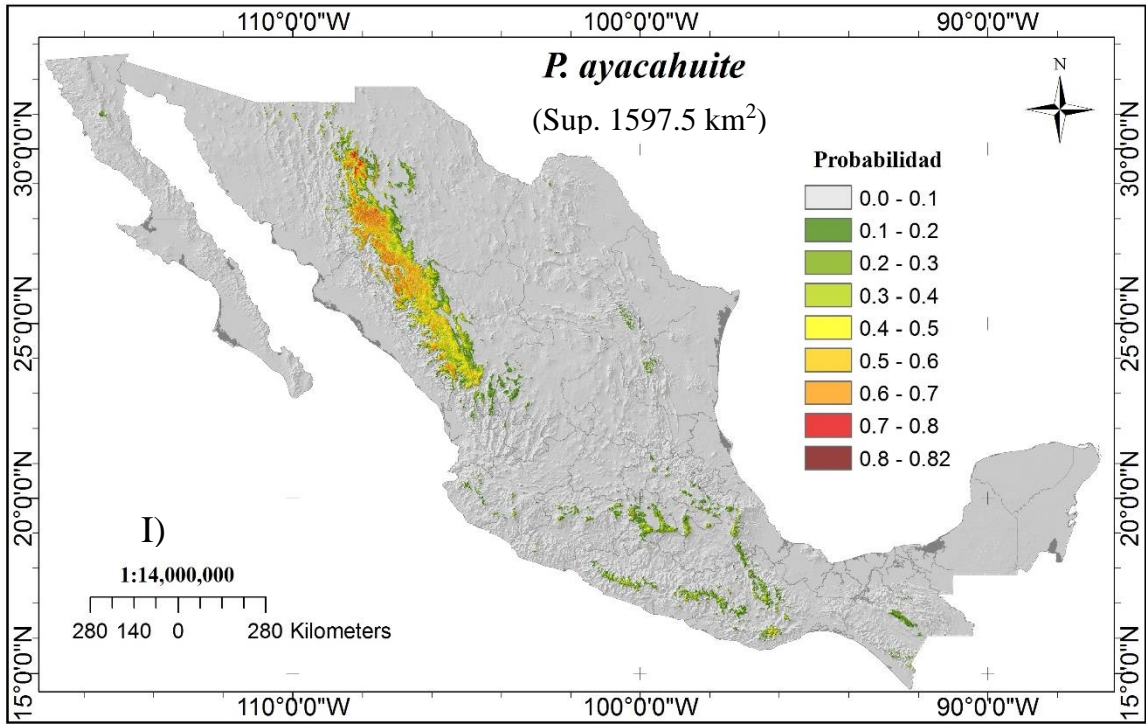
La comparación de superficies estimadas de especies de coníferas en México, afines de este, con otros estudios, resulta relativa puesto que varios de estos trabajos son regionales (Ávila *et al.*, 2014; Cruz-Cárdenas *et al.*, 2016; Ramos-Dorantes *et al.*, 2017), algunos arrojan superficies a nivel de especie y taxa pero no indican número de registros de cada una (Aguirre y Duivenvoorden, 2010; Téllez *et al.*, 2012) algunos más (Téllez *et al.*, 2012) presentan superficies en todos el rango probabilidad, de este último se asemeja la distribución geográfica de *P. arizonica*, *P. devoniana*, *P. durangensis* y *P. pseudostrobus* especialmente en el perfil bioclimático, en todos los casos se acuerda que el número de registros es importante en la calidad de la predicción (Stockwell y Peterson, 2002) y por ende en la estimación de superficies. Cruz-Cárdenas *et al.*, (2016) documentan que bajo diferentes escenarios de cambio climático algunas especies como *P. leiophylla* y *P. teocote* reducirán su superficie.

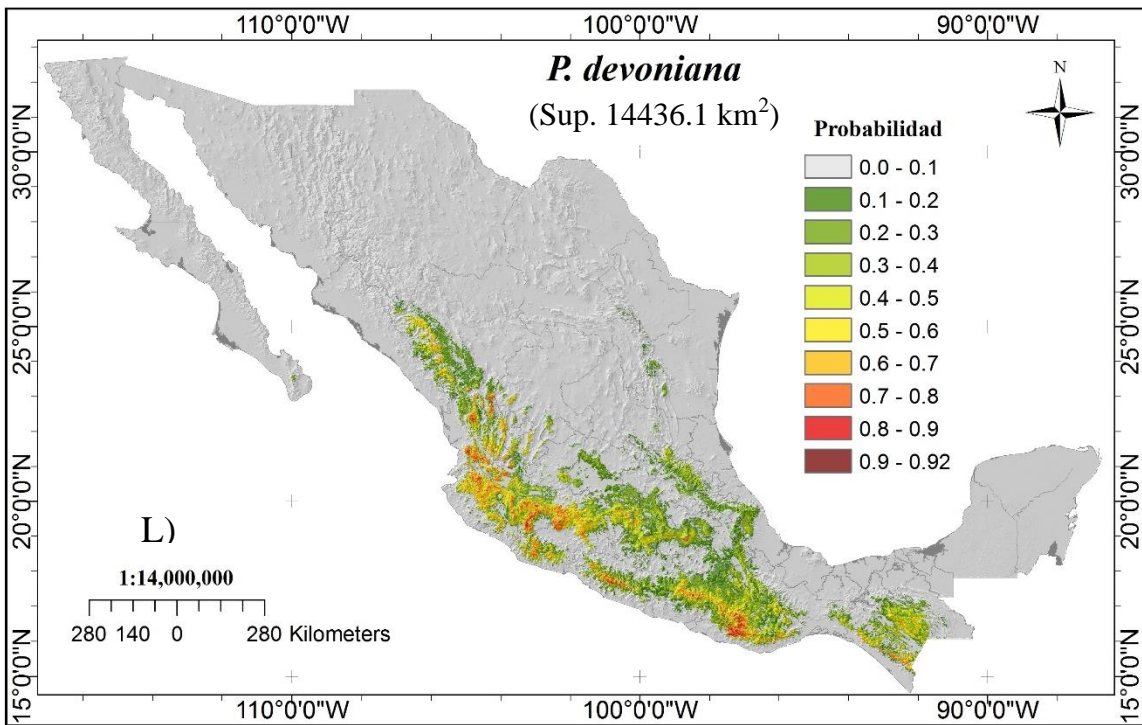
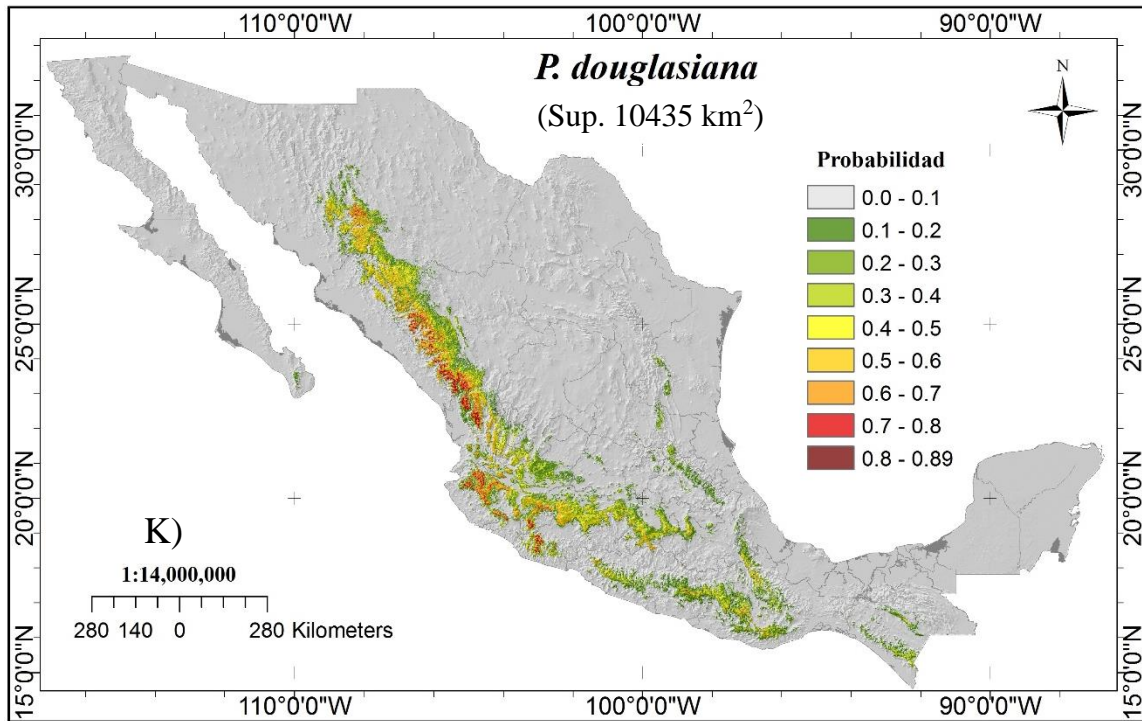


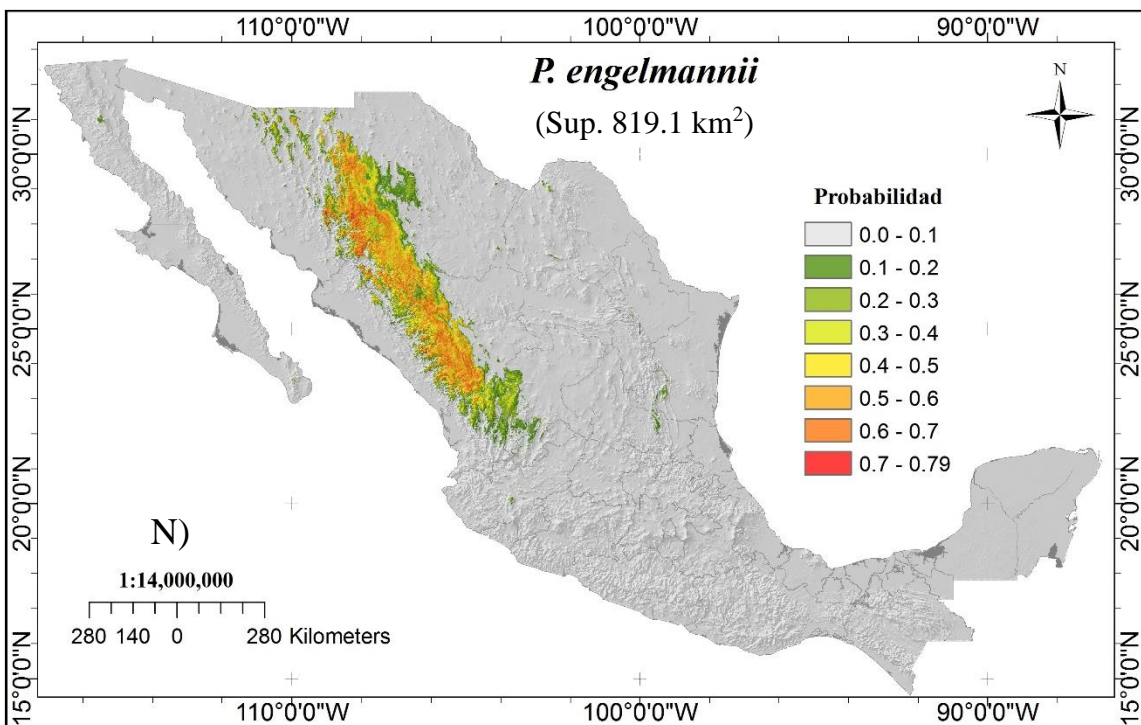
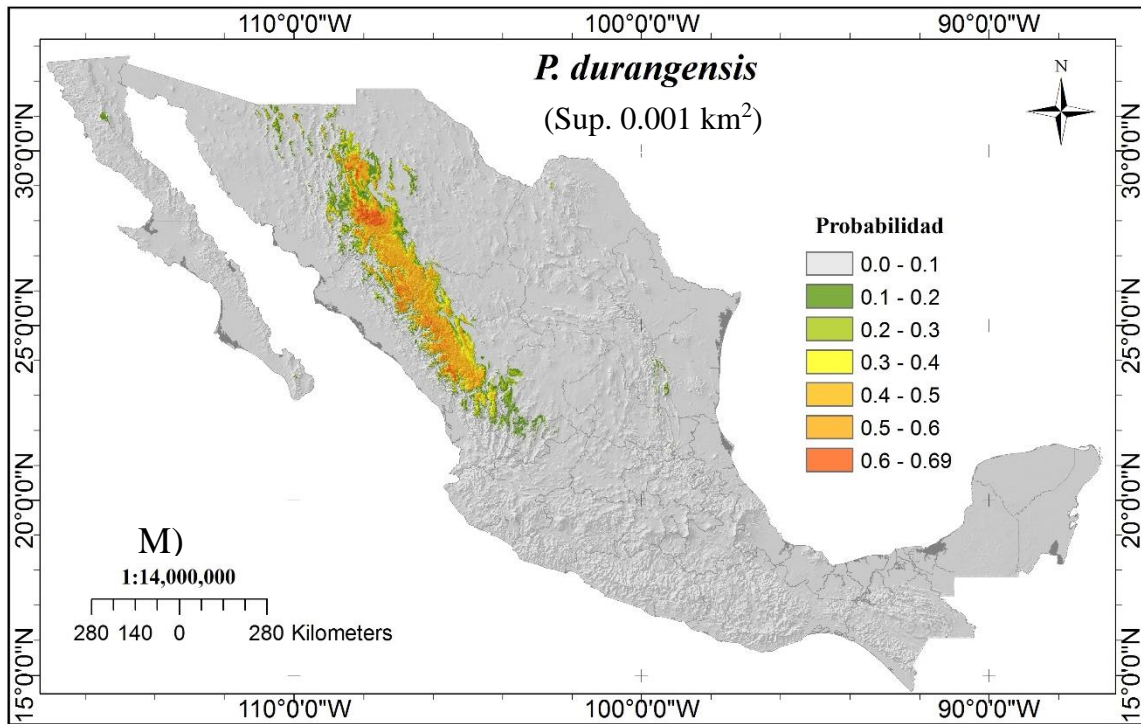


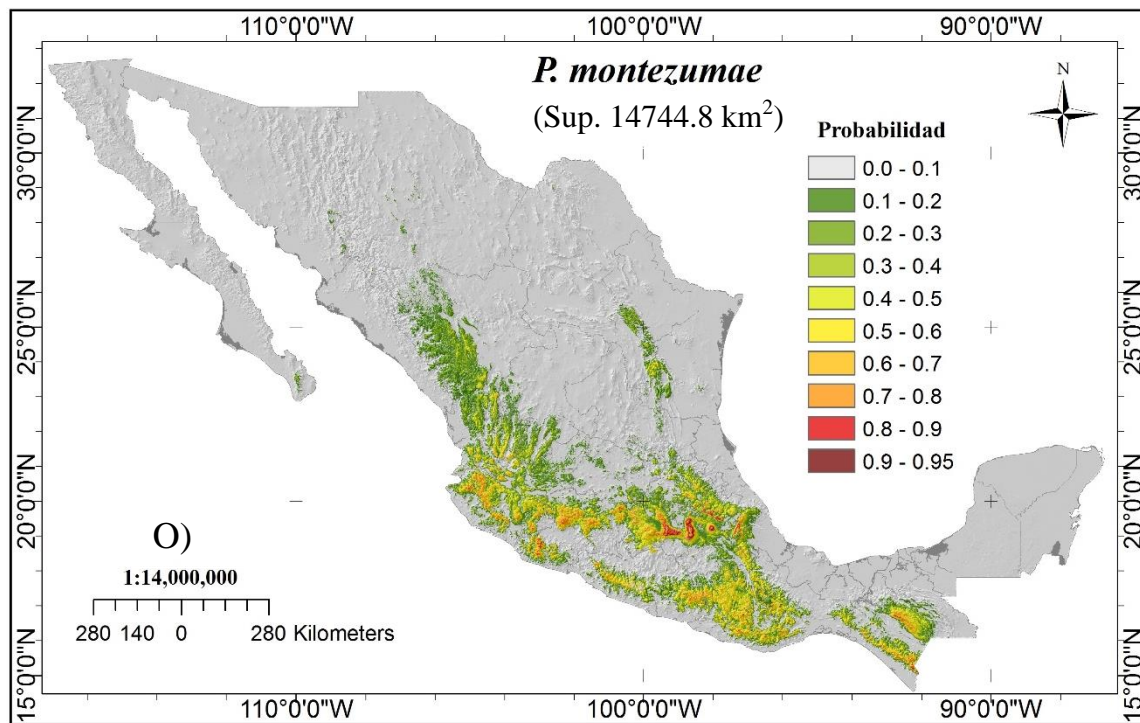
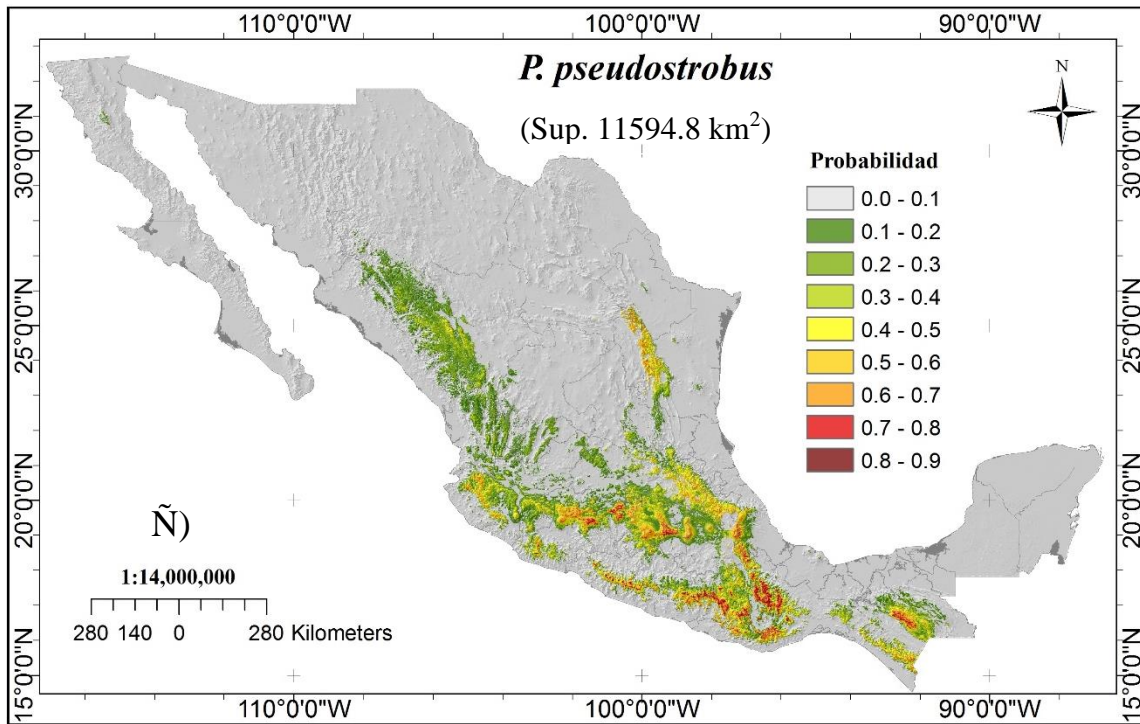


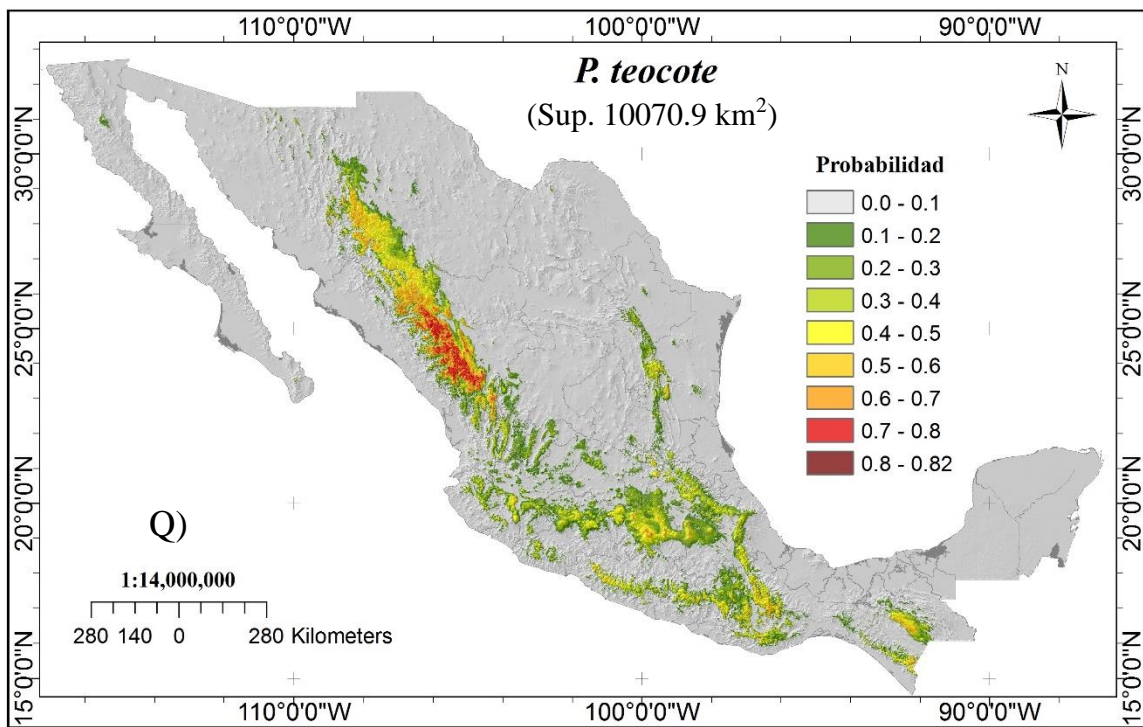
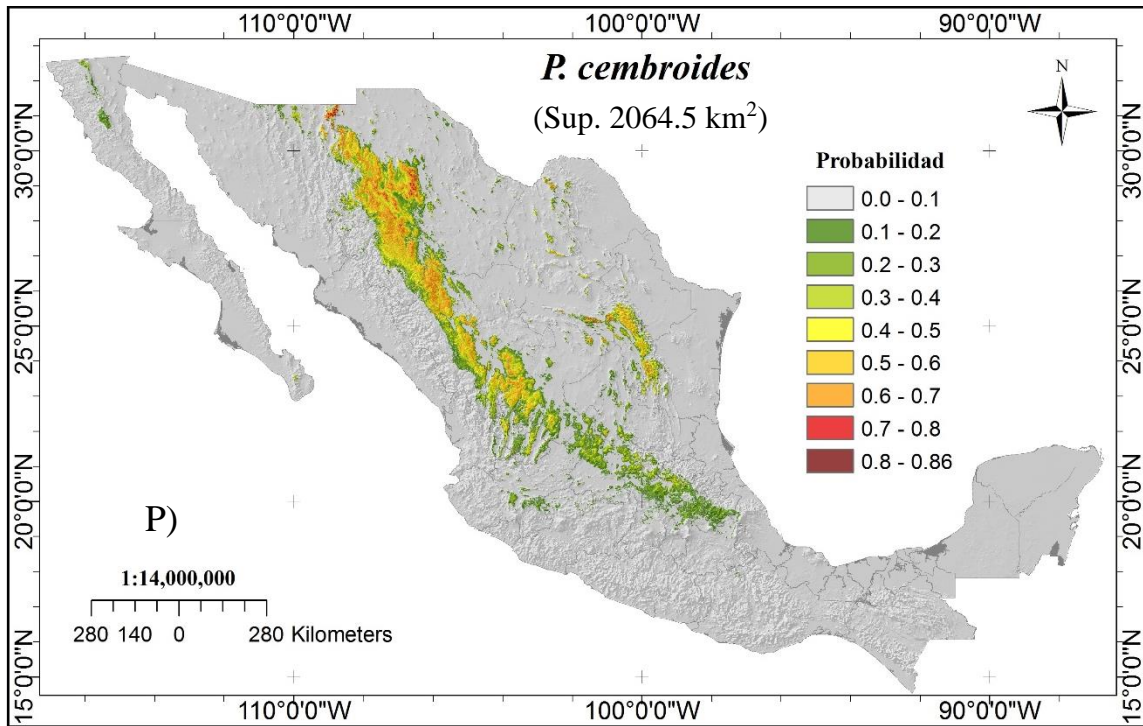












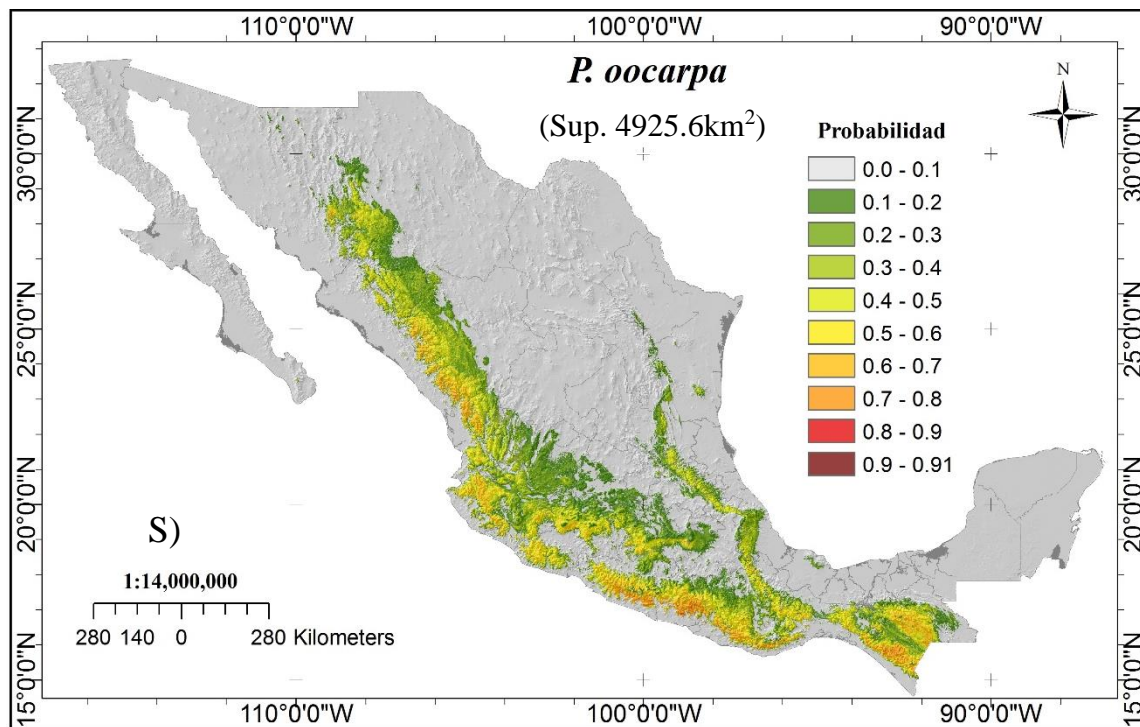
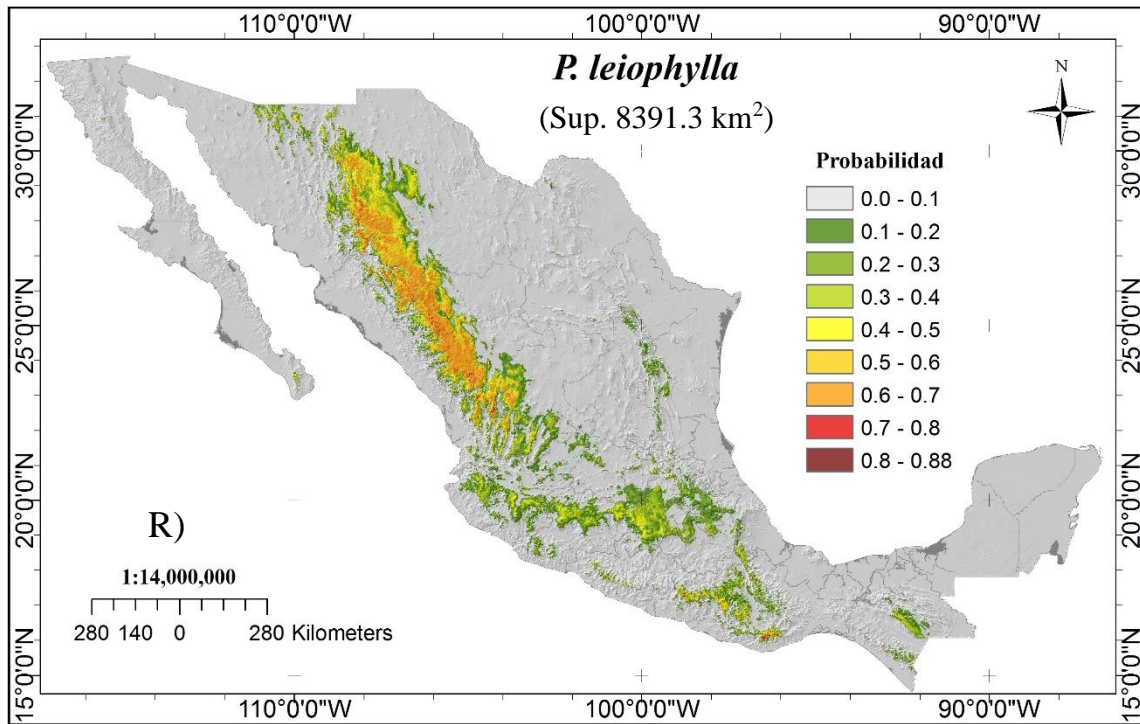


Figura 4. Mapas de distribución potencial actual para 20 especies de Pinos en México y superficie estimada en un rango de probabilidad mayor a 0.70.

CONCLUSIONES

Se han generado y delineado mapas actuales de distribución potencial actual de 20 especies de coníferas en México a diferentes niveles de probabilidad, las variables que conforman los modelos son especialmente las derivadas de temperatura máxima, altitud y precipitación, sin embargo cada especie posee requerimientos bioclimáticos específicos. La predicción de modelos generados es confiable al arrojar valores de AUC superiores a 0.90, no obstante el ajuste es dependiente del número de registros, a menores registros el valor de AUC es mayor y viceversa. Se determina el perfil bioclimático actual de las especies estudiadas, esto es de importancia para establecer planes de manejo de cada especie e incrementar su potencial productivo o para su conservación.

LITERATURA CITADA

- Aguirre G. J. y J. F. Duivenvoorden (2010)** Can we expect to protect threatened species in protected areas? A case study of the genus *Pinus* in México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 81(003):875-882.
- Ávila Coria R., R. Villavicencio García y J. A. Ruiz Corral (2014)** Distribución potencial de *Pinus herrerae* Martínez en el occidente del estado de Jalisco. *Revista mexicana de ciencias forestales*. 5(24):92-109.
- Benito de Pando B. y J. Peñas de Giles (2007)** Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la Península Ibérica. *GeoFocus. Revista Internacional de Ciencia y Tecnología de la Información Geográfica*. (7):100-119.
- Bradley B. y E. Fleishman (2008)** Can remote sensing of land cover improve species distribution modelling. *Journal of Biogeography*. 35:1158-1159.
- Chapman S. B. (1976)** *Methods in plant ecology*. Blackwell Scientific, Osney Mead, Oxford. 580 p.
- Contreras Medina R., I. Luna Vega y C. A. Ríos Muñoz (2010)** Distribución de *Taxus globosa* (Taxaceae) en México: Modelos ecológicos de nicho, efectos del cambio del uso de suelo y conservación. *Revista Chilena de Historia Natural*. 83:421-433.
- Cruz-Cárdenas, G. L. López-Mata, J. T. Silva, N. Bernal-Santana, F. Estrada-Godoy y J. A. López-Sandoval (2016)**. Potential distribution model of Pinaceae species under climate change scenarios in Michoacán. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 22(2):135-148.

- Dawson B. y M. Spannagle (2009)** The complete guide to climate change. *Routledge, New York*. 436 p.
- Eguiluz-Piedra T. (1982)** Clima y distribución del género *Pinus* en México. *Revista Ciencia Forestal*. 38(7):30-44.
- Eguiluz-Piedra T. (1985)** Origen y evolución del género *Pinus* (con referencia especial a los pinos mexicanos). *Dasonomía Mexicana*. 6:5-31.
- Elith J., C. Graham, R. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. Hijmans, F. Huettmann, J. Leathwick, A. Lehmann, et al. (2006)** Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*. 29:129-151.
- Farjon A., J. A. Pérez D. L. R. y B. T. Stails (1997)** Field guide pines of México and Central America. The Royal Botanic Gardens. Kew, UK. pp. 44-45.
- Felicísimo A. M., A. Gómez y J. Muñoz (2005)** Potencial distribution of forest species in dehesas of Extremadura (Spain). *Advances in GeoEcology*. 37:231-246.
- Felicísimo A. M., J. Muñoz, R. G. Mateo y C. Villalba (2012)** Vulnerabilidad de la flora y vegetación españolas ante el cambio climático. *Revista Ecosistemas*. 21:1 - 6.
- García A. y M. S. González (2003)** Pináceas de Durango. Instituto de Ecología, A.C. Comisión Nacional Forestal. México. 187 p.
- García Mateo M. R. (2008)** Modelos predictivos de riqueza de diversidad vegetal. Comparación y optimización de métodos de modelado ecológico. Memoria de Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, Facultad de Ciencias Biológicas. Departamento de Biología Vegetal I. Madrid, España. 188 p.

Goldburg R. y T. Triplett (1997) Murky waters: Environmental effects of aquaculture in the United States. The Environmental Defense Fund, Nueva York.

González C., O. Wang, S. E. Strutz, C. González-Salazar, V. Sánchez- Cordero y S. Sarkar (2010) Climate change and risk of leishmaniasis in North America: predictions from ecological niche models of vector and reservoir species. *Plos Neglected Tropical Diseases*. 4(1):585p.

Graham M. H. (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology and Evolution*. 84:2809-2815.

Guisan A. y N. E. Zimmermann (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modeling*. 135:147-186.

Hampe A. y R. J. Petit (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*. 8:461-467.

Herborg L. M., P. O'Hara y T. W. Therriault (2009) Forecasting the potential distribution of the invasive tunicate *Didemnum vexillum*. *Journal of Applied Ecology*. 46:64-72.

Hijmans R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25:1965-1978.

IPCC - Climate change (2013) The physical science basis: Working Group I contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press.UK.1535p.

- Kumar S. y T. J. Stohlgren (2009)** MaxEnt modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia. *Journal of Ecology and Natural Environment*. 1(4):094-098.
- Miller T. E., J. M. Kneitel y J. H. Burns (2002)** Effect on community structure on invasion success and rate. *Ecology*. 83:898-905.
- Morales N. (2012)** Modelos de distribución de especies: Software MaxEnt y sus aplicaciones en Conservación. *Revista de Conservación Ambiental*. 2:1-5.
- Muñoz J. y A. M. Felicísimo (2004)** A comparison between some statistical methods commonly used in predictive modeling. *Journal of Vegetation Science*. 15:285-292.
- Nemani R. R. y C. D. Keeling, H. Hashimoto, W. M. Jolly, S. C. Piper, C. J. Tucker, R. B. Myneni, y S. W. Running (2003)** Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science*. 300:1560-1563.
- Nix H. A. (1986)** BIOCLIM, a bioclimatic analysis and prediction system. CSIRO Division Water and Land Resources. Research Annual Report. CSIRO Publishing, Canberra, Australia.
- Ortega-Huerta M. A. y A. T. Peterson (2008)** Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: a test of six presence-only methods. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 79(1):205-216.
- Pahari K. y S. Murai (1999)** Modelling for prediction of global deforestation based on the growth of human population. *ISPRS Journal of Photogrammetry y Remote Sensing*. 54:317-324.

- Parmesan C. (2006)** Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 37:637-669.
- Parmesan C. y G. Yohe (2003)** A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*. 421:37-42.
- Parviainen M., M. Luoto, T. Rytteri y R. K. Heikkinen (2008)** Modelling the occurrence of threatened plant species in taiga landscapes: methodological and ecological perspectives. *Journal of Biogeography*. 35:1888-1905.
- Pearson R. G. (2007)** Species distribution modeling for conservation educators and practitioners. Synthesis. *American Museum of Natural History*. 50p.
- Peters R. L. (1990)** Effects of global warming of forest. *Forest Ecology and Management*. 35:13-33.
- Peterson A. T. y K. P. Cohoon (1999)** Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecological Modelling*. 117(1):159-164.
- Peterson A. T., V. Sanchez-Cordero, E. Martínez-Meyer y A. G. Navarro-Sigüenza (2006)** Tracking population extirpations via melding ecological niche modeling with land-cover information. *Ecological Modelling*. 195(3): 229-236.
- Phillips S. J. y M. Dudik (2008)** Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*. 31:161-175.
- Phillips S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire (2006)** Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190(3):231-259.

- Pulliam H. R. (2000)** On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*. 3:349-361.
- Ramírez-Herrera C., J. J. Vargas-Hernández y J. López-Upton (2005)** Distribución y conservación de las poblaciones naturales de *Pinus greggii*. *Acta Botánica Mexicana*. 72:1-16.
- Ramos-Dorantes D. B., J. L. Villaseñor, E. Ortiz y D. S. Gernandt (2017)** Biodiversity, distribution, and conservation status of Pinaceae in Puebla, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 88(1):215-223.
- Rzedowski J. (1978)** Vegetación de México. Editorial Limusa, México, D.F. 432 p.
- Sánchez-González A. (2008)** Una visión actual de la diversidad y distribución de los pinos de México. *Madera y Bosques*. 14(1):107-120.
- Sobek-Swant S., D. A. Kluza, K. Cuddington y D. B. Lyons (2012)** Potential distribution of emerald ash borer: What can we learn from ecological niche models using MaxEnt and GARP? *Forest Ecology and Management*. 281:23-31.
- Stockwell D. R. y A. T. Peterson (2002)** Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling*. 148(1):1-13.
- Téllez V. O., Y. M. Chávez Huerta, A. G. Tagle Chávez y M. V. Gutiérrez Garduño (2012)** Modelado bioclimático como herramienta para el manejo forestal: Estudio de cuatro especies de Pinus. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*. 29(95).
- Walther G. R. (2010)** Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 365:2019-2024.

Walther G., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. Beebee, J. Fromentin y F.

Bairlein (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*. 416:389-395.

Woodward F. I. (1987) Climate and Plant Distribution. Cambridge University Press, Cambridge.UK. 177p.

Yeaton R. I. (1982) The altitudinal distribution of the genus *Pinus* in the western United States and Mexico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 42:55-71.