

DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE 20 ESPECIES DE PINOS EN MÉXICO

POTENTIAL DISTRIBUTION OF 20 PINE SPECIES IN MEXICO

Luis D. Aceves-Rangel¹, Jorge Méndez-González^{1*}, Mario A. García-Aranda², Juan A. Nájera-Luna³

¹Departamento Forestal. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN). Calzada Antonio Narro No. 1923, Buenavista Saltillo, Coahuila, México. C.P. 25315. (jmendezg@hotmail.com.). ²Especies, Sociedad y Hábitat A. C., Dalí 413 Colonia Misión Real, Apodaca, Nuevo León, México. ³División de Estudios de Posgrado e Investigación, Instituto Tecnológico de El Salto Durango.

RESUMEN

Las especies de coníferas dependen en gran medida de las variables climáticas, pero su distribución se modifica por el cambio climático. Los objetivos de este estudio fueron modelar la distribución potencial de 20 especies del género *Pinus* en México, determinar qué variables climáticas influyen en su distribución y establecer su perfil bioclimático. La hipótesis fue que las variables bioclimáticas predicen la distribución potencial de especies de coníferas. Un total de 10 222 registros, 19 variables bioclimáticas y tres topográficas se analizaron con el algoritmo de MaxEnt para generar el modelo de distribución potencial de cada especie. La validación del modelo se determinó acorde a curvas 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. La prueba ROC mostró que las especies con pocos registros sobrestiman y subestiman la predicción. Las variables bioclimáticas y topográficas con mayor contribución en los modelos fueron altitud, Bio10 y Bio1 (Temperatura promedio del trimestre más cálido y Temperatura media anual, ambas en °C); pero las variables relacionadas con bajas temperatura, poca precipitación y exposición no explicaron la distribución de las especies. Las especies con superficie potencial mayor con probabilidad de 0.70 fueron *P. montezumae*, *P. devoniana* y *P. pseudostrobus* con 14 744.8, 14 436.1 y 11 594.8 km². Los modelos de predicción generados son confiables pues los valores de AUC fueron superiores a 0.90. El ajuste de un modelo es dependiente del número de registros de las variables bioclimáticas que lo constituyen.

Palabras clave: bioclimáticas, distribución potencial, MaxEnt, modelos, *Pinus*, México.

ABSTRACT

Conifer species largely depend on climatic variables, but their distribution is modified by climate change. The objectives in this study were to model the potential distribution of 20 *Pinus* species in Mexico, determine which climatic variables influence their distribution and establish their bioclimatic profile. Our hypothesis was that bioclimatic variables predict the potential distribution of coniferous species. A total of 10 222 presence records paired with 19 bioclimatic and three topographic variables were analyzed with the MaxEnt algorithm to generate potential distribution model of each species. Model validation was determined assessing their response curves (omission /commission analysis) and the sensitivity of their Receiver Operated Curve (ROC), area under the curve (AUC), and Jackknife tests to measure each variable effect. The ROC test showed that species with few records either overestimate or underestimate the prediction. The bioclimatic and topographic variables with the greatest contribution in the models were altitude, average temperature of the warmest quarter (Bio10) and annual average temperature (Bio1), both in °C; the variables related to low temperature, low precipitation and terrain aspect did not explain the species distribution. The species with the greatest potential surface area, with a 0.70 probability were: *P. montezumae*, *P. devoniana* and *P. pseudostrobus* with 14 744.8, 14 436.1 and 11 594.8 potential km². The generated prediction models are reliable, since their AUC values were higher than 0.90. The model's adjustment dependent on the number of records of the bioclimatic variables that constitute it.

Key words: bioclimatic, potential distribution, MaxEnt, models, *Pinus*, Mexico.

* Autor responsable ♦ Author for correspondence.

Recibido: junio, 2017. Aprobado: noviembre, 2017.

Publicado como ARTÍCULO en Agrociencia 52: 1043-1057. 2018.

INTRODUCCIÓN

En México, el género *Pinus* tiene gran importancia ecológica, económica y social, su valor económico es alto porque es fuente de madera, leña, pulpa, resina y semillas, sustenta la industria forestal y proporciona servicios ambientales, ya que influyen en el clima regional (Ramírez-Herrera *et al.*, 2005; Sánchez-González, 2008). La mayoría de sus especies se restringen a determinados rangos geográficos (Woodward, 1987), en los que el clima y el suelo son los factores principales que delimitan su distribución (Dawson y Spennagle, 2009). El cambio en el clima y la actividad antropogénica (Peterson *et al.*, 2006), inducen modificaciones en la fenología, el crecimiento, e incluso en la dinámica poblacional (Parmesan, 2006), así como en los intervalos de distribución de muchas especies (Walther, 2010).

En la literatura científica existen modelos para predecir la distribución de especies (Elith *et al.*, 2006), y son representaciones cartográficas de la capacidad de una especie para ocupar un espacio geográfico, determinado en función de variables continuas o categóricas (Guisan y Zimmermann, 2000) también llamadas bioclimáticas. Las más utilizadas son climáticas (Felicísimo *et al.*, 2012), edafológicas (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2016; Ramos-Dorantes *et al.*, 2017) y variables topográficas como altitud, pendiente y exposición (Bradley y Fleishman, 2008; Cruz-Cárdenas *et al.*, 2016). MaxEnt es un software basado en la aproximación estadística Máxima Entropía (MaxEnt) que predice la distribución potencial o hábitat de una especie utilizando datos de presencia (Phillips *et al.*, 2006), es considerado el mejor método (Guisan y Zimmermann, 2000; Benito de Pando y Peñas de Giles, 2007; Kumar y Stohlgren, 2009) al estimar la probabilidad (de 0 a 1) de ocurrencia de las especies (Phillips *et al.*, 2006), con un alto grado de precisión. Esta técnica se aplica para priorizar zonas de conservación biológica (Aguirre y Duivenvoorden, 2010; Ávila *et al.*, 2014), evaluar efectos del cambio climático (González *et al.*, 2010; Felicísimo *et al.*, 2012), analizar patrones de propagación de especies invasoras (Morales, 2012) y modelar la distribución potencial de especies de pinos (*e.g.* Cruz-Cárdenas *et al.*, 2016; Ramos-Dorantes *et al.*, 2017).

Los estudios de distribución potencial de coníferas en México están restringidos a zonas específicas por la dificultad de contar con registros confiables de

INTRODUCTION

In Mexico, the *Pinus* genus has great ecological, economic and social importance. Its economic value is high because it is a source of wood, firewood, pulp, resin and seeds, supports the forest industry and provides environmental services, as they influence the regional climate (Ramírez-Herrera *et al.*, 2005; Sánchez-González, 2008). Most of their species are restricted to certain geographical ranges (Woodward, 1987), in which climate and soil are the main factors that delimit their distribution (Dawson and Spennagle, 2009). The climate change and anthropogenic activity (Peterson *et al.*, 2006), induce changes in plants phenology, growth, and their population dynamics (Parmesan, 2006), as well as in the distribution intervals of many species (Walther, 2010).

In the scientific literature there are models to predict species distribution (Elith *et al.*, 2006), which are cartographic representations of the capacity of a species to occupy a geographical space, determined in terms of continuous or categorical variables (Guisan and Zimmermann, 2000) also called bioclimatic. The most commonly used are climatic (Felicísimo *et al.*, 2012), edaphological (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2016; Ramos-Dorantes *et al.*, 2017) and topographic variables such as altitude, slope and exposure (Bradley and Fleishman, 2008; Cruz-Cárdenas *et al.*, 2016). MaxEnt is a software based on the Maximum Entropy statistical approach (MaxEnt) that predicts the potential distribution or habitat of a species using presence data (Phillips *et al.*, 2006). It is considered the best method (Guisan and Zimmermann, 2000; Benito de Pando and Peñas de Giles, 2007; Kumar and Stohlgren, 2009) when estimating the probability (from 0 to 1) of occurrence a species (Phillips *et al.*, 2006), with a high precision degree. This technique is in use to prioritize areas of biological conservation (Aguirre and Duivenvoorden, 2010, Ávila *et al.*, 2014), evaluate climate change effects of (González *et al.*, 2010, Felicísimo *et al.*, 2012), analyze invasive species propagation patterns (Morales, 2012) and model the potential distribution of pine species (*e.g.* Cruz-Cárdenas *et al.*, 2016; Ramos-Dorantes *et al.*, 2017).

Studies of conifers potential distribution in Mexico are restricted to specific areas, due to the difficulty of having reliable species records; the quality

la especie; la calidad de los modelos generados depende del número de datos (Stockwell y Peterson, 2002), de su distribución geográfica y calidad (confiabilidad) de la información. Es probable que las áreas donde se realiza el manejo de especies de coníferas (*e.g.* plantaciones forestales, reforestación, migración asistida, colecta de germoplasma, etc.) no sean las que cumplan con el mejor perfil bioclimático.

En este estudio se usa una de las bases de datos más extensa y actual, e incluye toda la distribución posible de la especie en el territorio Mexicano; así, los modelos generados son una valiosa herramienta para delinear la distribución de la especie y con esto a la toma de decisiones para el manejo de las especies, así como para predecir escenarios futuros, con lo cual es más eficiente el uso de los recursos. Por lo anterior, los objetivos de este estudio fueron modelar la distribución potencial de veinte especies de pinos de importancia económica, ecológica y social en México, evaluar las variables climáticas que determinan su distribución y conocer el perfil bioclimático de cada especie. La hipótesis fue que las variables bioclimáticas y topográficas predicen adecuadamente la distribución potencial de las especies de coníferas en México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y especies estudiadas

México se ubica en el hemisferio norte, posee una superficie de 1 964 375 km² (INEGI, 2009), se distribuye a ambos lados del Trópico de Cáncer, con elevaciones oscilan entre 1500 y 5000 msnm; predomina el clima cálido subhúmedo ((Am(F)) con temperaturas desde 2 a 30 °C, y precipitación anual de 0 a 4 000 mm (García, 1998).

Las especies seleccionadas (símbolo - número de registros) fueron (Cuadro 1): *Pinus arizonica* Engelm. (Par - 541), *P. ayacahuite* Ehren. (Pay - 738), *P. cembroides* Zucc. (Pce - 1,244), *P. devoniana* Lindl. (Pde - 239), *P. douglasiana* Martínez (Pdo - 299), *P. durangensis* Martínez (Pdu - 1,217), *P. engelmannii* Carr. (Pen - 990), *P. greggii* Engelm. (Pgr - 33), *P. hartwegii* Lindl. (Pha - 64), *P. herrerae* Martínez (Phe - 338), *P. lawsonii* Roehl. (Pla - 61), *P. leiophylla* Schltdl. et Cham. (Ple - 906), *P. lumholtzii* Robins & Fern. (Plu - 812), *P. maximinoi* H. E. Moore (Pma - 76), *P. montezumae* Lamb. (Pmo - 127), *P. oocarpa* Schiede (Poo - 1,028), *P. patula* Schl. et Cham. (Ppa - 130), *P. pringlei* Shaw. (Ppr - 76), *P. pseudostrobus* Lindl. (Pps - 473) y *P. teocote* Schltdl. et Cham. (Pte - 830). La distribución altitudinal de muchas de estas especies

of the generated models depends on the number of data (Stockwell and Peterson, 2002), on their geographical distribution and the quality (reliability) of the information. It is possible that the areas where the management of coniferous species is carried out (*e.g.*, forest plantations, reforestation, assisted migration, germplasm collection, etc.) are not those that comply with the best bioclimatic profile.

This study uses one of the most extensive and current databases, and includes all the possible distribution of the species in the Mexican territory; thus, generated models are a valuable tool to delineate these species distribution and with this, contribute information for decision making regard the specie's management, as well as to predict future scenarios, with which the use of resources is more efficient. Therefore, the objectives in this study were to model the potential distribution of twenty pine species of economic, ecological and social importance in Mexico, evaluate the climatic variables that determine their distribution and assess each species bioclimatic profile. Our hypothesis was that the bioclimatic and topographic variables adequately predict the potential distribution of the evaluated coniferous species in Mexico.

MATERIALS AND METHODS

Study area and species studied

Mexico is located in the northern hemisphere, has an area of 1 964 375 km² (INEGI, 2009), is distributed on both sides of the Tropic of Cancer, with elevations ranging between 1500 and 5000 masl; sub-humid warm climate predominates ((Am (f)) with temperatures from 2 to 30 °C, and annual precipitation from 0 to 4,000 mm (García, 1998).

The selected species (symbol - number of records) were (Table 1): *Pinus arizonica* Engelm. (Par - 541), *P. ayacahuite* Ehren. (Pay - 738), *P. cembroides* Zucc. (Pce - 1,244), *P. devoniana* Lindl. (Pde - 239), *P. douglasiana* Martínez (Pdo - 299), *P. durangensis* Martínez (Pdu - 1,217), *P. engelmannii* Carr. (Pen - 990), *P. greggii* Engelm. (Pgr - 33), *P. hartwegii* Lindl. (Pha - 64), *P. herrerae* Martínez (Phe - 338), *P. lawsonii* Roehl. (Pla - 61), *P. leiophylla* Schltdl. et Cham. (Ple - 906), *P. lumholtzii* Robins & Fern. (Plu - 812), *P. maximinoi* H. E. Moore (Pma - 76), *P. montezumae* Lamb. (Pmo - 127), *P. oocarpa* Schiede (Poo - 1,028), *P. patula* Schl. et Cham. (Ppa - 130), *P. pringlei* Shaw. (Ppr - 76), *P. pseudostrobus* Lindl. (Pps - 473) and *P. teocote* Schltdl. et Cham. (Pte - 830). The altitudinal distribution of many of these

Cuadro 1. Distribución de registros de especies en los estados de México.
Table 1. Distribution of species records from different Mexican states.

Estado	Par	Pay	Pce	Pde	Pdo	Pdu	Pen	Pgr	Pha	Phe	Pla	Ple	Plu	Pma	Pmo	Poo	Ppa	Ppr	Pps	Pte	Total
Aguascalientes													2								2
Baja California			5																		5
Baja California Sur			3																		3
México									2		2				1		1		2	1	9
Chiapas	3	526	657	14						1	3			22	10	186	5		19	12	275
Chihuahua	343	8	2	52	50	711	538	7	99		390	317			1	57		2	119	3817	
Coahuila						1	3	8	1		2				1	2			1	81	
Colima					2									1							3
Durango	173	143	270	16	97	482	368			167		326	352			106		15	451	2966	
Estado de México	2			2	9			1	9		1	10			13	12	5	8	22	13	107
Guanajuato	1	30		3															4	5	43
Guerrero	14			10	3					18	12	3		17	7	162	3	18	37	27	331
Hidalgo			6	1				6	2	1	2				3	5	15		4	4	49
Jalisco	3	7		50	58	3	2		1	10	4	28	70	9	21	147	2		13	12	440
Michoacán	1		1	33	21			5	9	10	25	1		3	13	70	2	6	77	25	302
Morelos				1				2			3				5	1	1		3	1	17
Nayarit	1			25	30	1	7			2	2	12	29	1	3	52		7	2	174	
Nuevo León	5	3	53				2	2	2						3	1	1		30	13	115
Oaxaca	15			71	19			1	5	9	28	31		23	26	153	30	39	158	87	695
Puebla	12		3	1				1	9		3	10			13	4	31	5	34	13	139
Queretaro			9	1				7		1							2		1	21	
San Luis Potosí	1		14	3				5			3							3	7	36	
Sinaloa	2				8		19			10			9			51		10	1	110	
Sonora	5	6	18			17	45		8	6	18	1				10			3	137	
Tamaulipas			17												2	1	2		12	17	51
Tlaxcala		1	1						5		2				2		1		3	1	16
Veracruz	3		1					2	6		1	1	1		1	2	29	16	3	66	
Zacatecas	5	1	97	8	2	2	6			5		35	30		2	6		1	12	212	
Total	541	738	1242	239	299	1217	990	33	64	338	61	906	812	76	127	1028	130	76	473	830	10222

varía entre 50 a 3000 msnm (Eguiluz, 1982), incluso algunas pueden alcanzar el límite superior de la vegetación arbórea de hasta 4000 msnm (Yeaton, 1982). En los pinares la temperatura media anual fluctúa entre 6 y 28 °C y la precipitación desde 350 a más de 1000 mm año⁻¹ (García, 1988).

Base de datos: climáticas, topográficas y biológicas

Del sitio web WorldClim se obtuvieron 19 cubiertas geográficas de variables climáticas en formato raster de 1 km² de resolución (Cuadro 2), información derivada de temperatura y precipitación (Hijmans *et al.*, 2005) del periodo 1950 al 2000. La altitud, exposición y pendiente se calcularon 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 se obtuvieron de la base de datos del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS 2009 - 2014) proporcionados por la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR) y antes de su análisis se verificaron para que no existieran registros repetidos y que su distribución coincidiera sobre las áreas boscosas.

species ranges between 50 to 3000 masl (Eguiluz, 1982), and some can even reach the upper tree vegetation limit of at 4,000 masl (Yeaton, 1982). In the pine forests, the average annual temperature fluctuates between 6 and 28 °C and the precipitation ranges from 350 to more than 1000 mm year⁻¹ (García, 1988).

Databases: biological, topographical and climatic

From the WorldClim website, 19 geographic covers of climatic variables were obtained in 1 km² resolution raster format (Table 2), information derived from temperature and precipitation from 1950 to 2000 (Hijmans *et al.*, 2005). Altitude, exposure and slope were calculated in ArcMap 10.2 from the Mexican Elevations Continuum 3.0 (CEM 3.0) from INEGI. A total of 10 222 biological presence records (geographic coordinates) of the species were obtained from the National Forest and Soil Inventory database (INFyS 2009 - 2014) provided by the National Forestry Commission (CONAFOR). The data were verified so that there were no repeated records and that their distribution coincided with forested areas.

Cuadro 2. Variables ambientales Bioclim y topográficas usadas para generar modelos de distribución potencial de coníferas de México.
Table 2. Bioclim and topographic environmental variables used to generate models of potential distribution of conifers in Mexico.

Variable	Descripción
Bio1	Temperatura media anual (°C)
Bio2	Rango de temperatura media diurna (°C)
Bio3	Isotermalidad (Bio2/Bio7) (* 100)
Bio4	Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar * 100)
Bio5	Temperatura máxima del mes más cálido (°C)
Bio6	Temperatura mínima del mes más frío (°C)
Bio7	Rango de temperatura anual (Bio5-Bio6, °C)
Bio8	Temperatura promedio del trimestre más lluvioso (°C)
Bio9	Temperatura promedio del trimestre más seco (°C)
Bio10	Temperatura promedio del trimestre más cálido (°C)
Bio11	Temperatura promedio del trimestre más frío (°C)
Bio12	Precipitación anual (mm)
Bio13	Precipitación del mes más lluvioso (mm)
Bio14	Precipitación del mes más seco (mm)
Bio15	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación, %)
Bio16	Precipitación del trimestre más lluvioso (mm)
Bio17	Precipitación del trimestre más seco (mm)
Bio18	Precipitación del trimestre más cálido (mm)
Bio19	Precipitación del trimestre más frío (mm)
Expos	Exposición (grados)
Pend	Pendiente (grados)
Altitud	Altitud (msnm)

Modelación y validación de la distribución de especies

Para generar los modelos de distribución potencial se utilizó MaxEnt versión 3.3.3k (Maximum Entropy Species Distribution Modeling) (Phillips *et al.*, 2006), el cual solo requiere datos de la presencia de la especie. Para generar el modelo de cada especie se utilizaron todas las capas Bioclim y las topográficas, solicitando al software 500 iteraciones y salida de tipo logística, este formato permite interpretarse como la estimación de probabilidad (de 0 a 1) de especies condicionada a variables ambientales (Phillips y Dudík, 2008), el 50 % del total de registros se usó para entrenamiento y el resto para prueba. Los modelos fueron evaluados acorde con pruebas curva de respuesta (análisis de omisión/comisión) y sensibilidad Curva Operada por el Receptor (ROC) - Área bajo la curva (AUC) (Elith *et al.*, 2006; Aguirre y Duivenvoorden, 2010) y pruebas Jackknife para medir el efecto de cada variable en el modelo (Hijmans *et al.*, 2005; Ramos-Dorantes *et al.*, 2017). Los modelos obtenidos en MaxEnt se reclasificaron en ArcMap 10.2, para obtener superficies en los diferentes niveles de probabilidad y con ello obtener el perfil bioclimático de cada especie. Un análisis de componentes principales se realizó usando la matriz estandarizada de contribución de cada variable bioclimática y topográfica para conocer su comportamiento en función a variables Bioclim.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Evaluación de los modelos de predicción

La prueba estadística área bajo la curva ROC muestra que los modelos de predicción son sensibles para aquellas especies con menos de 340 registros (Figuras 1A, B, C, E, F, G, H, K, L y O), al observar que las curvas de entrenamiento y de prueba se encuentran muy dispersas del umbral de predicción, es decir, sobrestimando o subestimando las proyecciones. Para especies con más de 470 registros el ajuste fue muy bueno, puesto que en el análisis de omisión/comisión (Figuras 1D, I, J, M, N, Ñ, P, Q, R y S) la tasa de omisión es cercana a la omisión estimada (línea diagonal), tanto de la muestra de entrenamiento como la de prueba. La evaluación de la predicción de los modelos mediante la técnica ROC ha sido aceptada como un método estándar y proporciona una medida simple del desempeño del modelo (Benito de Pando y Peñas de Giles, 2007; Aguirre y Duivenvoorden, 2010).

El análisis de resultados muestra que tanto el valor de AUC como el valor relativo de probabilidad (VRP)

Modeling and species distribution validation

To generate the potential distribution models, MaxEnt version 3.3.3k (Maximum Entropy Species Distribution Modeling) was used (Phillips *et al.*, 2006), which requires only presence data of the species. In order to generate the each species model, all Bioclim and topographic layers were used, 500 iteration were set on the software on the logistics type output, this format can be interpreted as the probability estimate (from 0 to 1) of species conditioned to environmental variables (Phillips and Dudík, 2008), 50 % of the total records were used for training and the rest for testing. The models were evaluated according to their response curve tests (omission / commission analysis) and sensitivity Recipient Operation Curve (ROC) by the - Area under the curve (AUC) (Elith *et al.*, 2006, Aguirre and Duivenvoorden, 2010) and the Jackknife tests provided by the program to assess the effect of each variable in the model (Hijmans *et al.*, 2005; Ramos-Dorantes *et al.*, 2017). The models obtained *via* MaxEnt were reclassified on ArcMap 10.2, to obtain surfaces at different levels of probability and thereby obtaining the bioclimatic profile of each species. A principal component analysis was performed using the standardized contribution matrix of each bioclimatic and topographic variable to know its behavior according to Bioclim variables.

RESULTS AND DISCUSSION

Evaluation of prediction models

The statistical test of the area under the ROC curve shows that the prediction models are sensitive for species with less than 340 records (Figures 1A, B, C, E, F, G, H, K, L and O), observing that the training and test curves have a high dispersion of the prediction threshold, that is, overestimate or underestimate the projections. For species with more than 470 only-presence records, the adjustment was good, since in the omission / commission analysis (Figures 1D, I, J, M, N, Ñ, P, Q, R and S) the omission rate is close to the estimated omission (diagonal line) of both, the training sample and the test sample. The evaluation of the predictions from the models using the ROC technique is accepted as a standard method and provides a simple measure of the model's performance (Benito de Pando and Peñas de Giles, 2007, Aguirre and Duivenvoorden, 2010).

The analysis of the results shows that both, the AUC value and the relative probability value (RPV), significantly decrease ($p \leq 0.001$) as the

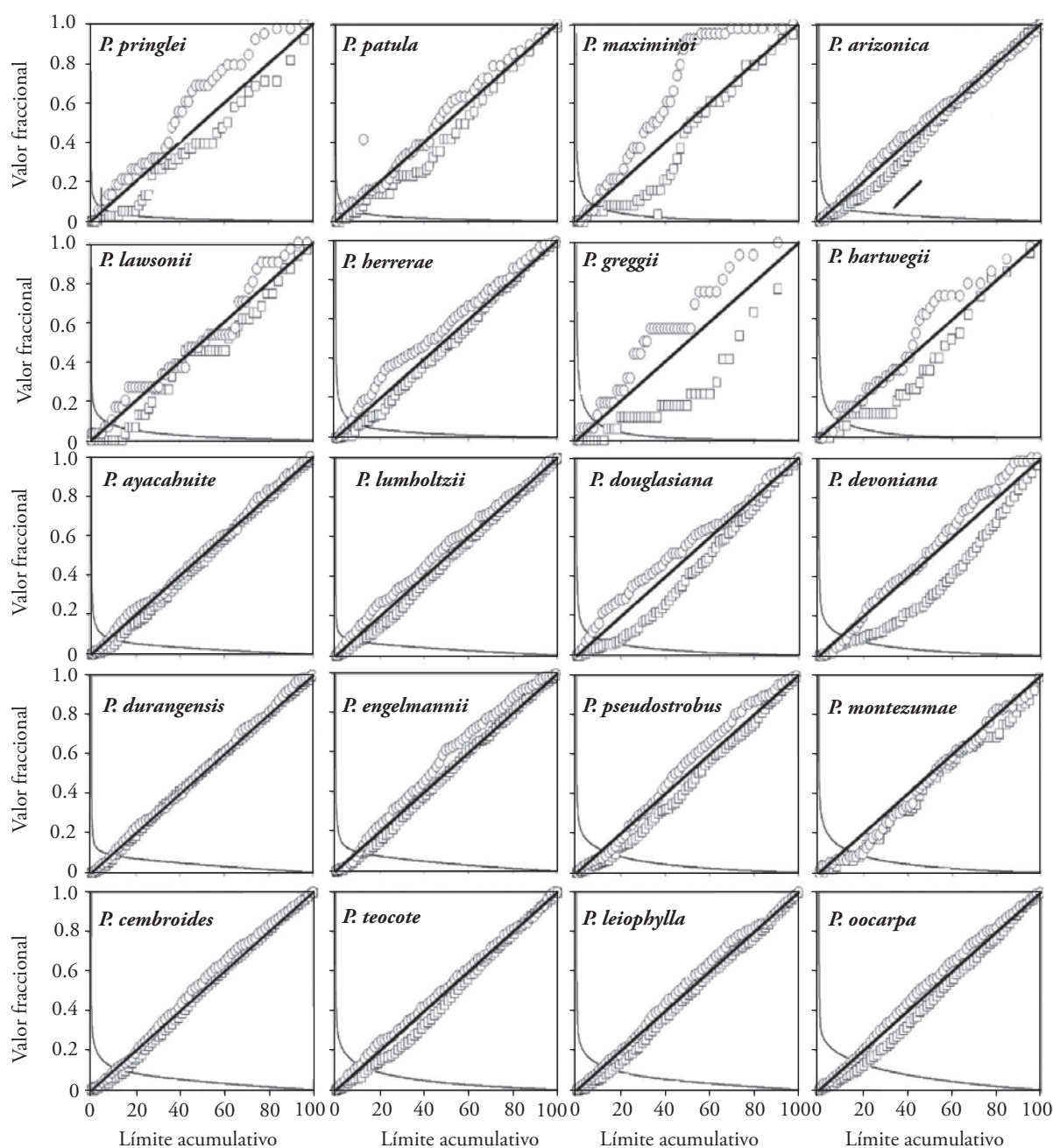


Figura 1. Análisis del ajuste de modelos de distribución potencial para 20 especies de pino en México, mediante la técnica ROC.
Figure 1. Analysis of the adjustment of the potential distribution models for 20 pine species in Mexico, using the ROC technique.

disminuyen significativamente ($p \leq 0.001$) conforme aumenta el número de registros de especies (Figura 2A y 2B). Stockwell y Peterson (2002) demostraron que la modelación de cualquier especie depende de la cantidad y calidad de los datos; de esta última, la precisión geográfica de su ubicación, incluso sugieren que para que la predicción sea robusta, se utilice un

number of species records increases (Figure 2A and 2B). Stockwell and Peterson (2002) showed that the modeling of any species depends on the quantity and quality of the data; of the latter, the geographic precision of its location suggest that, for the prediction to be robust, a minimum of 50 records should be used. Although species modeling

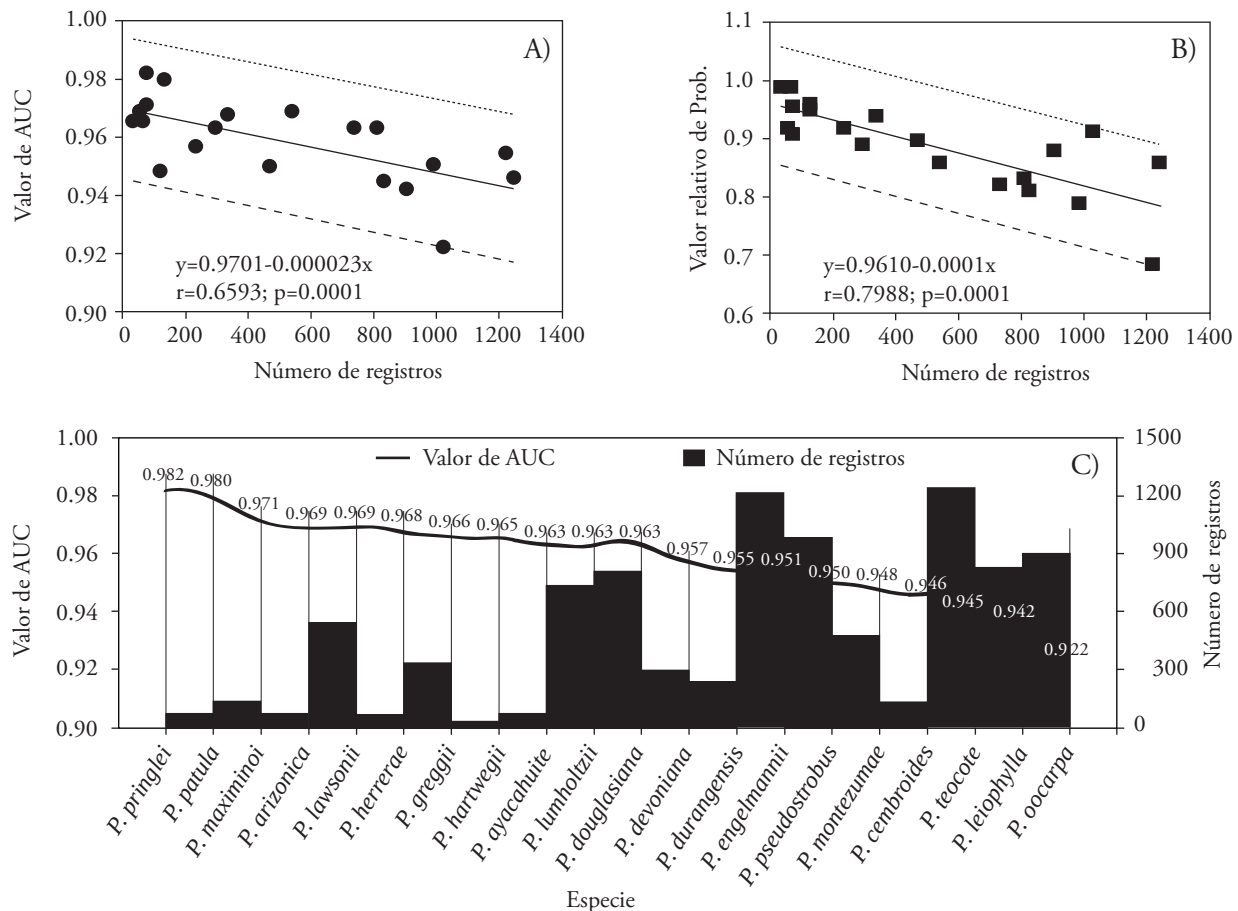


Figura 2. Relación entre valores del área bajo la curva, AUC (A), valor relativo de probabilidad (B) y número de registros. Tendencia de valores de AUC con respecto al número de registros de cada especie (C).

Figure 2. Relationship between values of the area under the curve, AUC (A), relative value of probability (B) and number of records. Trend of AUC values with respect to the number of records of each species (C).

mínimo de 50 registros. Aunque se ha realizado modelación de especies con menos de 6 registros (Aguirre y Duivenvoorden, 2010), ésta se ha reportado como no significativa. En nuestro estudio los registros variaron desde 33 en *P. greggii* hasta 1,244 en *P. cembroides* (Figura 1), y es claro que la modelación de la primera especie pudo no ser robusta por tener pocos registros, y el resto de las especies presenta más de 60 datos. De aquí se deriva que el ajuste del modelo aumenta con menor número de registros, pero subestimado y sobreestimado las predicciones (Figura 2A). Elith *et al.* (2006) demostraron que la estimación de parámetros en MaxEnt es crítica cuando el tamaño de muestra es pequeño, y viceversa.

El promedio de los AUC de todas las especies fue 0.9589, con *P. pringlei* (0.982), *P. patula* (0.980) y *P.*

with less than six records was published (Aguirre and Duivenvoorden, 2010), these are reported as non-significant. In our study, the records varied from 33 in *P. greggii* to 1,244 in *P. cembroides* (Figure 1), and it is clear that the modeling of the first species might not be robust due to having few records, and the rest of the species presents more than 60 data. It follows that the fit of the model increases with fewer registers, but underestimates and overestimates the predictions (Figure 2A). Elith *et al.* (2006) showed that parameter estimation in MaxEnt is critical when the sample size is small, and vice versa.

The average value of the AUC of all the species was 0.959, with *P. pringlei* 0.982, *P. patula* 0.980 and *P. maximinoi* 0.971 as the species with the highest adjustment, contrary to that observed with *P.*

maximinoi (0.971) como las especies con mayor ajuste, contrario a lo observado con *P. oocarpa* (0.922), *P. leiophylla* (0.942) y *P. teocote* (0.945) (Figura 2C), incluso estos últimos muy aceptables ya que Phillips y Dudík (2008) establecen que cuanto más próximo a 1 esté el valor de AUC mejor es el modelo. Además, este promedio supera el valor (0.75) que sugieren Elith *et al.* (2006) y Aguirre y Duivenvoorden (2010), quienes aseguran que valores de AUC mayores a 0.75 indican que las predicciones basadas en solo datos de presencia son lo suficientemente precisas para establecer planes de manejo.

La modelación de la distribución potencial de coníferas de nuestro estudio mediante MaxEnt se puede considerar confiable. Aguirre y Duivenvoorden, (2010) registraron un promedio de AUC de 0.9238, menor al promedio de nuestro estudio (0.9589) pero variando de 0.9994 a 0.7660. En *P. pringlei*, *P. patula*, *P. maximinoi*, *P. teocote*, *P. leiophylla* y *P. oocarpa* estudiadas por estos autores, la modelación de todas ellas se mejoró en nuestro estudio con AUC desde 0.928 hasta 0.967. Con 391 registros de *P. herrerae*, Ávila *et al.* (2014) reportaron un valor de AUC de 0.9730, similar a nuestro estudio (Figura 1). Estas variaciones en ajuste del modelo y de zonas de predicción se deben básicamente al número de registros usados y su ubicación geográfica. En 11 especies modeladas por Ramos-Dorantes *et al.* (2017) y consideradas en nuestro estudio, el AUC promedio fue 0.9660, levemente superior al de nuestro estudio (0.9589). En el 54.5 % de ellas, nuestra investigación mejoró la modelación (*P. ayacahuite*, *P. greggii*, *P. hartwegii*, *P. patula*, *P. pseudostrobus* y *P. teocote*). El ajuste de los modelos no siempre es bueno, y en *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl. el valor de AUC fue solo 0.548 y 0.445 en *Abies guatemalensis* Rehd. (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2016), pero usando otras variables bioclimáticas; un valor cercano a 0.5 es realmente un valor al azar (Felicísimo *et al.*, 2012).

Variables ambientales que modelan la distribución de las especies

Al considerar las primeras tres variables en el modelo de cada especie, las que más contribuyeron a predecir su distribución son altitud, Bio10 y Bio1, en 10, 9 y 6 especies, respectivamente (Cuadro 3). Sin embargo, una sola variable (Bio4) puede explicar el 57.4 % de la distribución potencial de *P. lawsonii*. El

oocarpa 0.922, *P. leiophylla* 0.942 and *P. teocote* 0.945 (Figure 2C). Even the latter value is very acceptable, since Phillips and Dudík (2008) established that the closer to 1 the value of the AUC is the better model. In addition, this average exceeds the value 0.75 suggested by Elith *et al.* (2006) and Aguirre and Duivenvoorden (2010), who assure that AUC values greater than 0.75 indicate that predictions based on only presence data are sufficiently precise to establish management plans.

The modeling of conifers potential distribution for this study using MaxEnt can be considered reliable. Aguirre and Duivenvoorden, (2010) reported an average AUC of 0.924, lower than the average of our study (0.959) but varying from 0.999 to 0.766. In *P. pringlei*, *P. patula*, *P. maximinoi*, *P. teocote*, *P. leiophylla* and *P. oocarpa* studied by these authors, the modeling of all of them improved in our study with AUC ranging from 0.928 to 0.967. With 391 records *P. herrerae*, Ávila *et al.* (2014) reported an AUC value of 0.973, similar to our study (Figure 1). These variations in model fit and prediction zones are due to the number of records used and their geographic location. In 11 modeled species by Ramos-Dorantes *et al.* (2017), and considered in our study, the average AUC was 0.966, slightly higher than that in our study (0.959). In 54.5 % of them, our research improved modeling: *P. ayacahuite*, *P. greggii*, *P. hartwegii*, *P. patula*, *P. pseudostrobus* and *P. teocote*. The model adjustment is not always good, in *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl. the AUC value was only 0.548, and 0.445 in *Abies guatemalensis* Rehd. (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2016), but using other bioclimatic variables, a value close to 0.5 is really a random value (Felicísimo *et al.*, 2012).

Environmental variables that model the distribution of the species

When considering the first three variables in each species model, the ones that contributed the most to predicting their distribution are altitude, Bio10 and Bio1, in 10, 9 and 6 species, respectively (Table 3). However, a single variable (Bio4) can explain 57.4 % of the potential distribution of *P. lawsonii*. The bioclimatic profile is different between species (Table 3) and depends on its geographical distribution in the country. In this regard, Eguiluz (1982) associated the distribution of 77 taxa of the *Pinus* genus throughout

Cuadro 3. Variables ambientales con mayor porcentaje de contribución en la predicción de la distribución potencial de pinos en México y su perfil bioclimático.**Table 3. Environmental variables with the highest contribution percentage in the prediction of pine potential distribution in Mexico and their bioclimatic profile.**

Especie	Var	%	Intervalo	Var	%	Intervalo	Var	%	Intervalo
<i>Ppr</i>	Bio4	57.4	1974 - 669	Altitud	27.1	2959 - 885	Bio7	4.5	23.7 - 15.9
<i>Ppa</i>	Bio10	36.5	24.2 - 11.0	Bio7	13.3	23.8 - 15.7	Bio5	12.3	31.8 - 19.3
<i>Pma</i>	Bio4	33.1	2878 - 437	Bio12	28.2	2870 - 761	Altitud	20.9	3001 - 428
<i>Par</i>	Bio1	45.8	20.3 - 9.5	Altitud	14.4	3079 - 1051	Bio11	9.9	15.3 - 2.5
<i>Pla</i>	Bio4	46.4	2850 - 505	Altitud	28.9	3052 - 124	Pendiente	14.2	18.52 - 1.282
<i>Phe</i>	Bio18	16.5	828 - 95	Bio10	15.8	25.4 - 14.4	Altitud	15.0	2882 - 1025
<i>Pgr</i>	Altitud	22.2	2870 - 181	Pendiente	19.4	16.05 - 0.852	Bio2	11.8	16.2 - 11.3
<i>Pha</i>	Bio10	40.3	25.7 - 8.1	Altitud	22.9	3902 - 790	Bio12	11.1	2363 - 692
<i>Pay</i>	Bio1	33.1	23.6 - 9.1	Bio10	27.3	24.9 - 11.4	Bio17	5.2	151 - 10
<i>Plu</i>	Bio5	52.6	33.4 - 22.1	Bio3	13.0	68 - 51	Bio19	8.2	274 - 32
<i>Pdo</i>	Bio10	21.4	25.3 - 12.1	Bio13	15.2	431 - 128	Bio16	9.8	1218 - 311
<i>Pde</i>	Bio7	22.4	26.8 - 15.0	Bio10	15.3	25.9 - 12.6	Bio8	12.5	24.8 - 11.7
<i>Pdu</i>	Bio1	42.4	21.6 - 9.8	Altitud	13.1	3079 - 921	Bio18	10.6	788 - 165
<i>Pen</i>	Bio1	24.9	23.2 - 10.1	Bio11	16.9	19.3 - 2.8	Bio18	15.4	788 - 125
<i>Pps</i>	Bio5	33.0	33.6 - 15.9	Bio10	20.7	25.5 - 8.4	Bio12	18.0	3546 - 487
<i>Pmo</i>	Bio4	20.6	5469 - 575	Pendiente	18.2	25.5 - 0.7	Altitud	16.8	3686 - 664
<i>Pce</i>	Bio1	37.0	20.1 - 10.3	Altitud	27.2	3132 - 1068	Bio12	10.3	1253 - 191
<i>Pte</i>	Bio5	45.3	33.9 - 17.5	Bio10	11.1	26.7 - 9.7	Bio8	7.5	26.2 - 8.7
<i>Ple</i>	Bio1	35.1	23.4 - 9.9	Bio10	28.8	25.1 - 11.7	Bio18	11.7	793 - 125
<i>Poo</i>	Bio16	29.3	1670 - 207	Bio8	25.4	26.5 - 11.3	Bio13	15.9	635 - 72

Var: variables bioclimáticas y topográficas; %: porcentaje de contribución según la prueba de Jackknife. *Ppr* = *P. pringlei*; *Ppa* = *P. patula*; *Pma* = *P. maximinoi*; *Par* = *Pinus arizonica*; *Pla* = *P. lawsonii*; *Phe* = *P. herrerae*; *Pgr* = *P. greggii*; *Pha* = *P. hartwegii*; *Pay* = *P. ayacahuite*; *Plu* = *P. lumholtzii*; *Pdo* = *P. douglasiana*; *Pde* = *P. devoniana*; *Pdu* = *P. durangensis*; *Pen* = *P. engelmannii*; *Pps* = *P. pseudostrobus*; *Pmo* = *P. montezumae*; *Pce* = *P. cembroides*; *Pte* = *P. teocote*; *Ple* = *P. leiophylla*; *Poo* = *P. oocarpa*. Bio1, ..., Bio19 están definidas en el Cuadro 2 ♦
 Var: bioclimatic and topographic variables; %: contribution percentage according to the Jackknife test. *Ppr* = *P. pringlei*; *Ppa* = *P. patula*; *Pma* = *P. maximinoi*; *Par* = *Pinus arizonica*; *Pla* = *P. lawsonii*; *Phe* = *P. herrerae*; *Pgr* = *P. greggii*; *Pha* = *P. hartwegii*; *Pay* = *P. ayacahuite*; *Plu* = *P. lumholtzii*; *Pdo* = *P. douglasiana*; *Pde* = *P. devoniana*; *Pdu* = *P. durangensis*; *Pen* = *P. engelmannii*; *Pps* = *P. pseudostrobus*; *Pmo* = *P. montezumae*; *Pce* = *P. cembroides*; *Pte* = *P. teocote*; *Ple* = *P. leiophylla*; *Poo* = *P. oocarpa*. Bio1, ..., Bio19 defined in Table 2.

perfil bioclimático es diferente entre especies (Cuadro 3) y depende de su distribución geográfica en el país. Al respecto, Eguiluz (1982) asoció la distribución de 77 taxas del género *Pinus* en México, y mostró que varias de ellas dependen de temperatura máxima (11 especies donde se registran hasta 45 °C, entre ellas *P. pinceana*, *P. pseudostrobus* var. *estevezii* Mart., *P. greggii* y *P. oocarpa*), mínima (hasta -23 °C, donde crecen *P. ayacahuite*, var. *brachyptera*, *P. lumholtzii*, *P. engelmannii* y *Pinus arizonica*), precipitación (*P. radiata* var. *binata* Lem y *P. greggii* en 100 y 2900 mm de precipitación anual), pero también de altitud (*P. muricata* D. Don y *P. hartwegii* Lind. crecen entre 120 hasta 4000 msnm, respectivamente).

El análisis de componentes principales muestra la existencia de dos grupos claramente definidos: un

Mexico, and showed that several of them depend on: 1) maximum temperature, 11 species where recorded up to 45 °C, including *P. pinceana*, *P. pseudostrobus* var. *estevezii* Mart., *P. greggii* and *P. oocarpa*; 2) minimum temperature, up to -23 °C, where *P. ayacahuite*, *P. brachyptera*, *P. lumholtzii*, *P. engelmannii* and *Pinus arizonica* grow; 3) precipitation, *P. radiata* var. *binata* Lem and *P. greggii* in 100 and 2900 mm of annual precipitation; 4) altitude, *P. muricata* D. Don and *P. hartwegii* Lind. grow between 120 to 4000 masl.

The principal component analysis shows two clearly defined groups: a compact group of species (*Pinus cembroides*, *P. durangensis*, *P. arizonica*, *P. lumholtzii*, *P. leiophylla*, *P. herrerae*, *P. leiophylla* and *P. ayacahuite*) were especially distributed to Bio1, Bio11, Bio18 and Bio19; and a second group

grupo compacto de especies (*Pinus cembroides*, *P. durangensis*, *P. arizonica*, *P. lumbholtzii*, *P. leiophylla*, *P. herrerae*, *P. leiophylla* y *P. ayacahuite*) distribuidas especialmente a Bio1, Bio11, Bio18 y Bio19; y un segundo grupo destacando *P. devoniana*, *P. douglasiana* y *P. oocarpa*, dependiendo de variables Bioclim derivadas de precipitación, Bio13, Bio15 y Bio16 (Figura 3A). *Pinus greggii* demostró una respuesta diferente las otras especies, y su distribución depende de precipitación del mes más seco (Bio14) y exposición. Al considerar una contribución mayor al 10 %, la altitud aparece en la estructura del modelo en más de 55 % de las especies, le siguen Bio10 (50 %) y Bio1 (35 %); las variables que no explican más de ese valor son Bio6, Bio9, Bio15, Bio17, Bio19 y exposición (Figura 3B).

Similar a nuestro estudio y derivado de la prueba de Jackknife, Téllez *et al.* (2005) reportan que las variables que explican la distribución de *P. arizonica*, *P. devoniana*, *P. durangensis* y *P. pseudostrobus* son Bio1 y Bio12. En 12 especies de coníferas evaluadas por Ramos-Dorantes *et al.* (2017), Bio1 fue la variable más importante, y 11 de estas especies se incluyeron en este mismo estudio respondiendo de esta misma variable bioclimática. En *Pinus herrerae* Martínez, la temperatura máxima y altitud (1985 - 2227 msnm)

highlighting *P. devoniana*, *P. douglasiana* and *P. oocarpa*, depending on Bioclim variables derived from precipitation, Bio13, Bio15 and Bio16 (Figure 3A). *Pinus greggii* showed a different response to other species, and its distribution depends on the driest month's precipitation (Bio14) and exposure. When considering a greater than 10 % contribution, altitude appears in the model structures in more than 55 % of the species, followed by Bio10 (50 %) and Bio1 (35 %); the variables that do not explain more than that value are Bio6, Bio9, Bio15, Bio17, Bio19 and exposure (Figure 3B).

Similar to our study and derived from the Jackknife test, Téllez *et al.* (2005) reported that the variables that explain *P. arizonica*, *P. devoniana*, *P. durangensis* and *P. pseudostrobus* distribution are Bio1 and Bio12. In 12 conifers species evaluated by Ramos-Dorantes *et al.* (2017), Bio1 was the most important variable, 11 of these species included in this same study responding to this same bioclimatic variable. For *Pinus herrerae* Martínez, the maximum temperature and altitude (1985 - 2227 masl) determine its distribution (Ávila *et al.*, 2014), as well as in our results, which does not explain conifer species distribution. Research by Cruz-Cárdenas *et al.* (2016) at a regional scale, on eight species included in our study, contrasts with

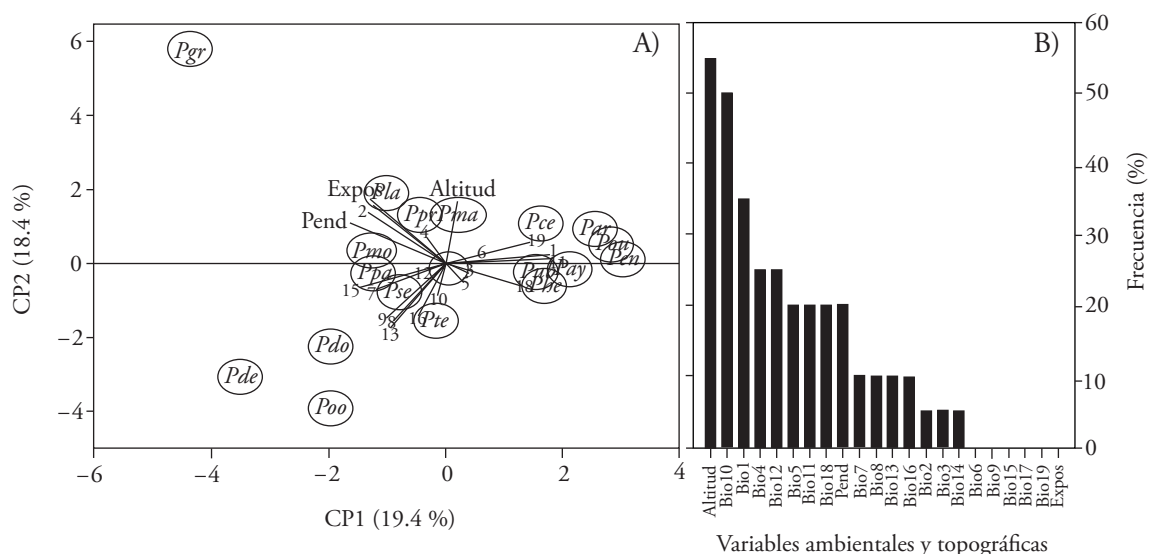


Figura 3. Análisis de componentes principales de la contribución de variables bioclimáticas y topográficas a la modelación de 20 especies de coníferas en México (A) y frecuencia en los modelos (B). La simbología se explica en Materiales y Métodos.

Figure 3. Principal component analysis of the modeling contribution of bioclimatic and topographic variables in 20 Mexican conifers species (A) and frequency in the models (B). The symbols are explained in Materials and Methods.

determinan su distribución (Ávila *et al.*, 2014), y concuerda con nuestro estudio de que la exposición no explica la distribución de especies de coníferas. Una investigación realizada por Cruz-Cárdenas *et al.* (2016) a escala regional en ocho especies incluidas en nuestro estudio, contrasta con lo reportado aquí: Bio6 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.

Superficie y mapas de distribución potencial

Las tres especies con mayor superficie potencial estimada por MaxEnt acorde a una probabilidad mayor o igual que 0.70 son: *P. montezumae*, *P. devoniana* y *P. pseudostrobus* con 14 744.8, 14 436.1 y 11 594.8 km² (Figuras 4 y 5O, L y Ñ), mientras que las de menor superficie fueron *P. durangensis*, *P. lumbholtzii* y *P. engelmannii* con 0.1, 275.9 y 819.1 km² (Figuras 4 y 5N, J y M). Oaxaca (+) y Durango (*) son los estados que registran superficie idónea para nueve especies (Figura 4), Chihuahua para siete, Guerrero seis, Michoacán y Puebla cinco (Figura 4), siete estados solo registran condiciones ideales para una especie, pero diferente. El 50 % de las especies registraron un valor de probabilidad mayor a 0.9 (Figuras 5A, B, C, E, F, G, H, L, O y S), y solo *P. durangensis* no posee superficie dentro de este rango (Figura 5M).

our data: Bio6 explains 92.3 % of the distribution of *P. douglasiana*, 76.7 % of *P. lawsonii*, 92.4 of *P. pseudostrobus* and 92.3 % of *P. teocote*; and agree with *P. montezumae* (48.9 %), when observing that altitude determines its distribution.

Surface and potential distribution maps

The three species with the largest potential distribution area estimated by MaxEnt according to a probability greater than or equal to 0.70 are: *P. montezumae*, *P. devoniana* and *P. pseudostrobus* with 14,744.8, 14,436.1 and 11,594.8 km² (Figures 4 and 5O, L and Ñ), while those with the smaller potential area were *P. durangensis*, *P. lumbholtzii* and *P. engelmannii* with 0.1, 275.9 and 819.1 km² (Figures 4 and 5N, J and M). Oaxaca (+) and Durango (*) are the states that register ideal area for nine species (Figure 4), Chihuahua for seven, Guerrero six, Michoacán and Puebla five (Figure 4), whereas seven states record conditions only for one species, each different. Of the registered species 50 % has a probability value greater than 0.9 (Figures 5A, B, C, E, F, G, H, L, O and S), and only *P. durangensis* does not have a surface within this range (Figure 5M).

The comparison of the potential distribution areas of coniferous species in Mexico, between studies, would be ambiguous because they may represent different scales of information and spatial analysis (Ávila *et al.*, 2014; Cruz-Cárdenas *et al.*,

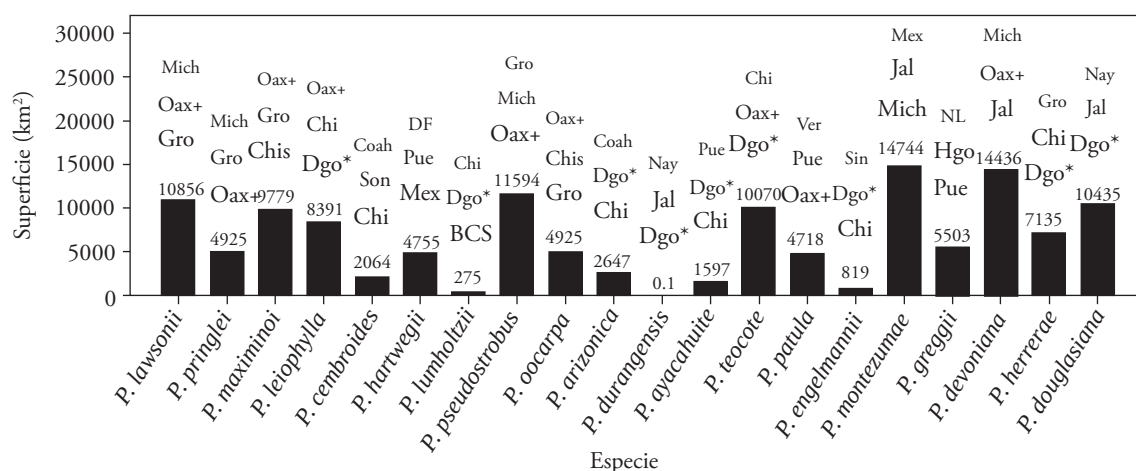


Figura 4. Superficie estimada por especie en un umbral de probabilidad mayor a 0.70 y los tres estados del país con mejores condiciones de idoneidad de ocurrencia de cada especie.

Figure 4. Estimated area by species in a probability threshold greater than 0.70 and the three states of the country with highest conditions for the suitability of each species.

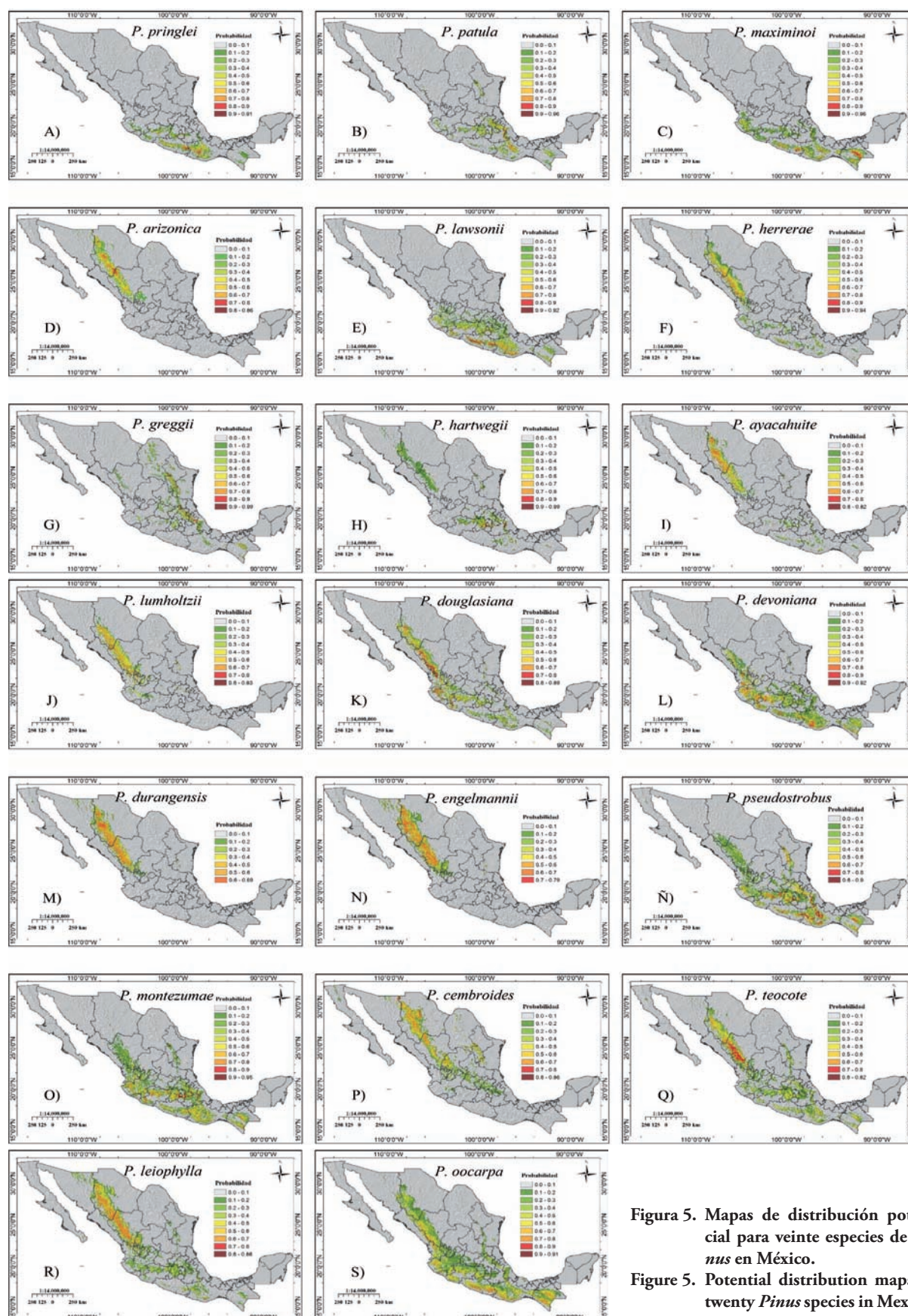


Figura 5. Mapas de distribución potencial para veinte especies de *Pinus* en México.

Figure 5. Potential distribution maps of twenty *Pinus* species in Mexico.

La comparación de las superficies potenciales de especies de coníferas en México, entre estudios, resultaría ambigua porque los estudios pueden estar representados con diferente escala de información y análisis espacial (Ávila *et al.*, 2014; Cruz-Cárdenas *et al.*, 2016; Ramos-Dorantes *et al.*, 2017); además, Téllez *et al.* (2005) y Aguirre y Duivenvoorden (2010) proporcionan superficies a nivel de especie y taxa sin indicar número de registros, y presentan superficies en diferentes rangos de probabilidad. De estos últimos autores, el perfil bioclimático y distribución geográfica es similar al encontrado aquí en *P. arizonica*, *P. devoniana*, *P. durangensis* y *P. pseudostrobus*. Stockwell y Peterson (2002) coinciden que el número de registros es relevante en la calidad del modelo de predicción y por ende en la estimación de superficies la cual es importante, ya que Cruz-Cárdenas *et al.* (2016) indican que especies como *P. leiophylla* y *P. teocote* bajo diferentes escenarios de cambio climático reducirán su superficie. La delineación de la distribución geográfica de las especies estudiadas aquí, incluye perfectamente las cinco zonas geográficas reportadas por Sánchez-González (2008), y son útiles en la evaluación de la distribución de las especies por efectos del cambio climático (Phillips y Dudík, 2008).

CONCLUSIONES

Los modelos generados se pueden considerar confiables, ya que los valores de AUC fueron superiores a 0.90. La delineación de la distribución potencial de veinte especies de coníferas en México se ha actualizado, en niveles diferentes de probabilidad. Las variables que conforman los modelos son especialmente las derivadas de temperatura máxima, altitud y precipitación; sin embargo, cada especie tiene requerimientos bioclimáticos específicos. Oaxaca y Durango poseen las características idóneas para soportar el crecimiento para nueve especies de coníferas. El perfil bioclimático determinado para cada especie es relevante para establecer planes de manejo e incrementar su potencial productivo. La hipótesis planteada se acepta porque las variables bioclimáticas predicen adecuadamente la distribución potencial de las especies estudiadas.

2016; Ramos-Dorantes *et al.*, 2017). Besides, Téllez *et al.* (2005) and Aguirre and Duivenvoorden (2010) report distribution areas at the species and taxa level without indicating records number, and present areas in different probability ranges. Of these latter authors, the bioclimatic profile and geographic distribution is similar to that found here for *P. arizonica*, *P. devoniana*, *P. durangensis* and *P. pseudostrobus*. Stockwell and Peterson (2002) agree that the number of records is relevant in the quality of the prediction models and, therefore, the estimation of distribution areas is important, since Cruz-Cárdenas *et al.* (2016) indicate that species such as *P. leiophylla* and *P. teocote* under different climate change scenarios will reduce their distribution area. The delineation of the geographical distribution of the species studied here perfectly includes the five geographic zones reported by Sánchez-González (2008), and are useful in the assessment of the species distribution due to the effects of climate change (Phillips and Dudík, 2008).

CONCLUSIONS

The generated models can be considered reliable, since their AUC values were higher than 0.90. The delineation of the potential distribution of twenty species of conifers in Mexico has been updated, at different probability levels. The variables that make up the models are especially those derived from maximum temperature, altitude and precipitation; however, each species has specific bioclimatic requirements. Oaxaca and Durango have the ideal environmental characteristics to support the growth for nine conifers species. The bioclimatic profile determined for each species is relevant to establish management plans and increase their productive potential. Our proposed hypothesis is accepted because the bioclimatic variables adequately predict the potential distribution of the species studied.

—End of the English version—

-----*

AGRADECIMIENTOS

A la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR) por proporcionar bases de datos del Inventario Nacional Forestal y de Suelos.

LITERATURA CITADA

- Aguirre, G. J., and J. F. Duivenvoorden. 2010. Can we expect to protect threatened species in protected areas? A case study of the genus *Pinus* in México. *Rev. Mex. Biodiv.* 81: 875-882.
- Ávila C., R., R. Villavicencio G., y J. A. Ruiz C. 2014. Distribución potencial de *Pinus herrerae* Martínez en el occidente del estado de Jalisco. *Rev. Mex. Ciencias For.* 5: 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. Rev. Int. Ciencia y Tecnol. Infor. Geogr.* 7: 100-119.
- Bradley, B., and E. Fleishman. 2008. Can remote sensing of land cover improve species distribution modelling. *J. Biogeogr.* 35: 1158-1159.
- Cruz-Cárdenas, G., L. López-Mata L., J. T. Silva, N. Bernal-Santana, F. Estrada-Godoy, and J. A. López-Sandoval. 2016. Potential distribution model of Pinaceae species under climate change scenarios in Michoacán. *Rev. Chapingo Serie Ciencias For. Ambiente* 22: 135-148.
- Dawson, B., and M. Spannagle. 2009. *The Complete Guide to Climate Change*. Routledge, New York. 436 p.
- Eguiluz, P., T. 1982. Clima y distribución del género *Pinus* en México. *Rev. Ciencia For.* 38: 30-44.
- Elith, J., C. Graham, R. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. Hijmans, F. Huettmann, J. Leathwick, A. Lehmann, Li Jin, L. Lohmann G., B. Loiselle A., G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, McC. Overton J., A. Peterson T., S. Phillips J., K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. Schapire E., J. Soberón, S. Williams, M. Wisz S., and N. Zimmermann E. 2006. Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- Felcísimo, A. M., J. Muñoz, R., Mateo R., y C. Villalba. 2012. Vulnerabilidad de la flora y vegetación españolas ante el cambio climático. *Rev. Ecosist.* 21: 1-6.
- García, E. 1998. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). *Climas, Clasificación de Köppen, modificado por García. Carta de Climas, escala 1:1 000 000*. México.
- González, C., O. Wang, S. Strutz E., C. González S., V. Sánchez C., and S. Sarkar. 2010. Climate change and risk of leishmaniasis in North America: predictions from ecological niche models of vector and reservoir species. *Plos Neglected Trop. Dis.* 4: 585 p.
- Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135: 147-186.
- Hijmans, J. R., S. Cameron E., J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25: 1965-1978.
- INEGI. 2009. Aspectos generales del territorio mexicano. <http://www.inegi.org.mx/inegi>.
- Kumar, S., and T. J. Stohlgren. 2009. MaxEnt modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia. *J. Ecol. Nat. Environ.* 1: 094-098.
- Morales, N. S. 2012. Modelos de distribución de especies: Software MaxEnt y sus aplicaciones en Conservación. *Rev. Conserv. Amb.* 2: 1-5.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37: 637-669.
- Peterson, A. T., V. Sánchez-Cordero, E. Martínez-Meyer, and A. Navarro-Sigüenza. 2006. Tracking population extirpations via melding ecological niche modeling with land-cover information. *Ecol. Model.* 195: 229-236.
- Phillips, S. J., and 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, and R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Model.* 190: 231-259.
- Ramírez-Herrera C., J. J. Vargas-Hernández, y J. López-Upton. 2005. Distribución y conservación de las poblaciones naturales de *Pinus greggii*. *Acta Bot. Mex.* 72: 1-16.
- Ramos-Dorantes, D. B., J. L. Villaseñor, E. Ortiz, and D. S. Gernandt. 2017. Biodiversity, distribution, and conservation status of Pinaceae in Puebla, Mexico. *Rev. Mex. Biodiv.* 88: 215-223.
- Sánchez-González, A. 2008. Una visión actual de la diversidad y distribución de los pinos de México. *Madera y Bosques* 14: 107-120.
- Stockwell, R. B. D., and A. Peterson T. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecol. Model.* 148: 1-13.
- Téllez, V. O., Y. M. Chávez H. A. Gómez Tagle Ch., y M. V. Gutiérrez G. 2005. Modelado bioclimático como herramienta para el manejo forestal: Estudio de cuatro especies de *Pinus*. *Rev. Ciencia For. Méx.* 29: 61-82.
- Walther, G. R. 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 365: 2019-2024.
- Woodward, F. I. 1987. *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press, Cambridge. UK. 177 p.
- Yeaton, R. I. 1982. The altitudinal distribution of the genus *Pinus* in the western United States and Mexico. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 42: 55-71.