



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES

AMPLITUD DE NICHOS Y DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE *Pinus hartwegii*
Lindl. BAJO DIFERENTES ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES

PRESENTA:

M en C. FARID URIEL ALFARO-RAMÍREZ

TUTORA ACADÉMICA:

DRA. MARLÍN PÉREZ SUÁREZ

TUTORES ADJUNTOS:

DR. J. JESÚS VARGAS HERNÁNDEZ

DR. SERGIO FRANCO MAASS

El Cerrillo Piedras Blancas, Toluca, Estado de México.

Contenido

Contenido.....	iv
Índice de Figuras	vii
Índice de Tablas.....	¡Error! Marcador no definido.
Índice de Anexos	viii
Resumen.....	1
Abstract.....	3
Introducción	4
Marco teórico	7
La teoría de nicho ecológico.....	7
Evolución y conservación del nicho.....	9
Distribución potencial y modelos de nicho ecológico	10
Hipótesis	12
Objetivos	13
Objetivo general	13
Objetivos particulares.....	13
Materiales y Métodos.....	14
Área de estudio	14
Diseño de muestreo	15
Especie de estudio	15
<i>Pinus hartwegii</i> y su relación con el cambio climático	15
Distribución potencial de <i>Pinus hartwegii</i> y amplitud de nicho climático.....	16
Resultados	21

Parte I.....	22
Estado del conocimiento sobre <i>Pinus hartwegii</i> Lindl. en México y Centroamérica...	23
Resumen.....	24
Introducción.....	25
Descripción y nombres comunes	27
Descripción botánica	27
Distribución y estructura forestal	28
Estructura genética	30
Manejo y Salud.....	30
Ecología y cambio ambiental.....	31
Consideraciones finales	36
Parte II.....	37
Potential reduction of Hartweg's Pine (<i>Pinus hartwegii</i> Lindl.) geographic distribution	38
Abstract	38
Introduction.....	38
Materials and methods	40
Results	43
Discussion	50
Conclusions.....	51
Supporting information	52
Acknowledgments	52
Author Contributions.....	52
References	53
Discusión y Conclusiones	73

Literatura citada	75
-------------------------	----

Índice de Figuras

Figura 1 Distribución geográfica reportada para *Pinus hartwegii* (Elaboración propia). 14

Fig 1. *Pinus hartwegii* current geographic distribution (shaded areas) and occurrence point used in the construction of its climate niche model (dots show). 41

Fig 2. Potential current distribution models of *P. hartwegii* were constructed with the five main components that accumulate 95.77% of the data variation, generated by four algorithms: GBM, RF, SVM, and MaxEnt. 44

Fig 3. Principal components analysis of the environmental variables and altitude used in the modeling process of *P. hartwegii*. The symbol “★” indicates the nine variables that further limit the niche breadth. 45

Fig 4. Cumulative frequencies of the bioclimatic variables associated with the niche breadth of *P. hartwegii*. Records within the intervals of each bioclimatic variables: a) mean annual temperature (Bio1); b) isothermality (Bio3); c) mean annual temperature range (Bio7); d) mean driest quarter temperature (Bio9); e) mean warmest quarter temperature (Bio10); f) mean coldest quarter temperature (Bio11); and g) coldest quarter precipitation (Bio19). 46

Fig 5. Niche breadth of *P. hartwegii* represented with two bioclimatic variables that provides the most information according to Jackknife analysis: The temperature of the warmest quarter (Bio10) and the precipitation of the coldest quarter (Bio19). 47

Fig 6. Climate niche model of *P. hartwegii* for 2050. Models comparing three general circulation models used MIROC-ES-CHEM, CCSM4, and HadGEM2-ES in combination with the two Relative Concentration Pathways used RCP's 2.6 and 8.5 for the horizon 2050. 48

Fig 7. Climate niche model of *P. hartwegii* for 2070. Models comparing three general circulation models used MIROC-ES-CHEM, CCSM4, and HadGEM2-ES in combination with the two Relative Concentration Pathways used RCP's 2.6 and 8.5 for the horizon 2070. 49

Índice de Tablas

Table 1. Bioclimatic variables and their percent contributions associated with the niche breadth of <i>P. hartwegii</i>	46
Table 2. Validation by calculating the partial ROC of models generated by four algorithms used. Area under the curve (AUC) and Standard deviation (SD) values are showed for each algorithm.....	47
Table 3. Comparison between the suitability areas estimated by the current and future different general circulation models (GCM) for two Relative Concentration Pathways (RCP's) used for 2050.	50
Table 4. Comparison between the suitability areas estimated by the current and future different general circulation models (GCM) for two Relative Concentration Pathways (RCP's) used for 2070.	50

Índice de Anexos

S 1 Figures Mobility-oriented parity (MOP) analysis of <i>Pinus hartwegii</i> in future scenarios 2050 (A) and 2070 (B).....	56
S. 1 Table Principal Components Analysis performed to extract non-collinear axes from the 20 variables used in the ecological niche modeling. Principal component axis (PC) were selected until their accumulated explanation proportion reached 95%. Loadings of PCs for each variable are being shown, as well as PC's eigenvalues, proportion of explained variance of each PC, and accumulated proportion of explained variance.....	58
S 2 Table Occurrence data used for construction of the models of suitability area of <i>P. hartwegii</i> , in current and future scenarios, showing bioclimatic values for each point. Data occurrence records obtained by GBIF (available in https://doi.org/10.15468/dl.g745wv).....	59

Resumen

El cambio climático se manifiesta de forma transversal en todas las alteraciones que se producen actualmente a nivel global como consecuencia de la actividad humana, la cual afecta notablemente y de manera heterogénea a la biodiversidad. Por ello, se ha vuelto un reto el poder proyectar los impactos del cambio climático en la distribución de la biodiversidad, particularmente en las zonas de montaña donde la tasa de incremento de la temperatura ha mostrado ser mayor y que, por lo tanto, constituyen un modelo ideal para examinar los efectos del cambio climático sobre la distribución de especies forestales. La distribución geográfica de dichas especies está estrechamente regulada por las variables climáticas, en particular la temperatura y la precipitación; por lo tanto, es de esperarse que las modificaciones climáticas previstas por los modelos de circulación general alteren la distribución de las especies, produciendo migraciones a gran escala o extinciones locales. El objetivo de este trabajo fue analizar la influencia de las variables climáticas en la distribución potencial y la amplitud del nicho climático de *Pinus hartwegii* Lindl., bajo diferentes escenarios de cambio climático. Para ello, se utilizaron modelos de nicho ecológico (MNE) basados en variables bioclimáticas en combinación con la altitud. También se delimitó la amplitud del nicho climático mediante la dispersión de los registros dentro de los intervalos de las variables bioclimáticas utilizadas. Se generaron modelos de distribución potencial considerando cuatro escenarios de cambio climático mediante la aplicación MaxEnt, basados en dos escenarios de emisión (2.6 y 8.5) de HadGEM2-ES, combinados con dos horizontes temporales (2050 y 2070). El análisis de amplitud de nicho mostró rangos estrechos de idoneidad, confirmando una fuerte relación entre la presencia de *P. hartwegii* con la temperatura del trimestre más cálido y la precipitación del trimestre más frío. El área de idoneidad se redujo en casi 70% entre el modelo de distribución actual y el modelo 8.5-2070; las poblaciones de los extremos norte y sur se reducen en mayor proporción que las del centro (Faja Volcánica Transmexicana), evidenciando condiciones marginales en los extremos latitudinales de su distribución. Dado que el área de adecuación ambiental de *P. hartwegii* se verá reducida por efecto del incremento de temperatura ambiental, es

necesario monitorear a largo plazo las poblaciones extremas (poblaciones marginales) de esta especie a fin de establecer estrategias de conservación específicas.

Palabras clave: Modelos de Nicho Ecológico; escenarios climáticos, adecuación ambiental, bosques de Alta montaña, MaxEnt.

Abstract

Climate change is manifested transversally in all the alterations that are currently occurring globally as a consequence of human activity, affecting biodiversity in a notable and heterogeneous manner. Therefore, it has become a challenge to project the impacts of climate change on the distribution of biodiversity, particularly in mountain areas, where the rate of temperature increases has been higher, are ideal model for examining the effects of climate change on the distribution of forest species. The geographic distribution of forest species is closely regulated by climatic variables, particularly temperature and precipitation; therefore, climatic modifications predicted by general circulation models are expected to alter species distributions, producing large-scale migrations or local extinctions. Therefore, the objective of this work was to analyze the influence of climatic variables on the potential distribution and climatic niche breadth of *Pinus hartwegii* Lindl. under different climate change scenarios. For this purpose, ecological niche models (ENM) based on bioclimatic variables in combination with altitude were used. Climate niche breadth was also delimited by the dispersion of records within the intervals of the bioclimatic variables used. potential distribution models were generated under four climate change scenarios by applying MaxEnt, based on two emission scenarios (2.6 and 8.5) of HadGEM2-ES, combined with two time horizons (2050 and 2070). Niche breadth analysis showed narrow ranges of suitability, confirming a strong relationship between the presence of *P. hartwegii* with the temperature of the warmest quarter and the precipitation of the coldest quarter. The area of suitability was reduced by almost 70% between the current distribution model and the 8.5-2070 model; populations in the extreme north and south are reduced in greater proportion than those in the center (Transmexican Volcanic Belt), evidencing marginal conditions at the latitudinal extremes of its distribution. Given that the area of environmental suitability of *P. hartwegii* will be reduced by the effect of the increase in environmental temperature, it is necessary to monitor in the long term the extreme populations (marginal populations) of this species in order to establish specific conservation strategies.

Key words: Ecological niche models; Climate change; High mountain; MaxEnt.

Introducción

El cambio climático es una de las principales amenazas para la biodiversidad del planeta, ya que el incremento de la temperatura tiene impacto en todos los procesos biológicos, desde las tasas metabólicas de cada organismo hasta su crecimiento e interacciones bióticas; además de su influencia en los flujos de materia y energía de los ecosistemas (Aitken *et al.*, 2008; Rangwala *et al.*, 2013). Este impacto, sin embargo, varía espacialmente ya que el efecto del cambio climático podría depender de la localización en la que se encuentren las poblaciones, siendo más sensibles a los cambios ambientales las poblaciones que se encuentran en los extremos de su distribución tanto en latitud como en altitud (Mills-Novoa *et al.*, 2016). A escala global, el calentamiento ha sido más intenso en la latitud norte y en las elevadas altitudes donde se han registrado mayores tasas de calentamiento (Rangwala *et al.*, 2013; Mountain Research Initiative EDW Working Group, 2015). Las especies (vegetales y animales) que se ubican en las áreas de montaña, por lo tanto, son consideradas altamente sensibles a los impactos del cambio climático, manifestándose de manera más notable en la modificación de su distribución geográfica. Se espera que las especies de las montañas migren hacia mayores altitudes siguiendo su nicho ambiental actual (Saéñz-Romero *et al.*, 2016; Freeman *et al.*, 2018; Ahmad *et al.*, 2021), lo cual resultaría en la reducción de la superficie ocupada por la especie en cuestión dada la conformación geométrica de dichas montañas. En el caso de que los cambios ambientales sean más rápidos que la capacidad de la especie para dispersarse hacia mayores elevaciones, o adaptarse a las nuevas condiciones, dicha especie estaría condenada a la extinción (Saéñz-Romero *et al.*, 2016; Freeman *et al.*, 2018; Ahmad *et al.*, 2021).

El poder predecir los impactos del cambio climático en la distribución de la biodiversidad, se ha vuelto uno de los principales desafíos para la comunidad científica, y particularmente para aquellas especies de gran valor económico. Sin embargo, es

ahora cuando las especies con gran valor ecológico, además del económico, como el pino de Hartweg (*Pinus hartwegii* Lindl.), ha recibido mayor atención a nivel internacional, debido a que constituyen una gran oportunidad para ser utilizadas como modelos de estudio que permitan saber con mayor certeza el impacto que tendrá el incremento de temperatura global en la distribución de las especies forestales. La distribución del *Pinus hartwegii* se restringe a las cimas de las montañas más altas ubicadas desde el noreste de México hasta El Salvador (Calderón & Rzedowski, 2005). Esta es la única especie de pino que se distribuye a una elevación mayor a los 4,000 m.s.n.m., por lo que tiene una estrecha relación con las bajas temperaturas, especialmente la temperatura promedio mínima de la estación más fría que es de aproximadamente 3 °C, además de ser una especie que posee temporadas de crecimiento más cortas (Beaman 1962; Lauer 1973, 1978; Perry 1991). La cobertura forestal en la alta montaña proporciona grandes beneficios y servicios ambientales, tanto a las comunidades locales como a nivel regional y extraregional (Vera-Vilchis & Rodríguez-Trejo, 2007), sin embargo, *P. hartwegii* se ha considerado como una de las especies más vulnerables al cambio climático debido a su distribución altitudinal y a su adaptación a las bajas temperaturas (Gómez-Mendoza & Arriaga, 2007; Franco-Ramos & Vázquez-Selem, 2017). Se ha llegado a proyectar que, a futuro las poblaciones de la especie podrían reducirse o incluso desaparecer (Gómez-Mendoza & Arriaga, 2007). Por otra parte, dada la baja conexión natural entre poblaciones la distribución limitada de la especie, podrían reducir el éxito de establecimiento de nuevos sitios (Gómez-Mendoza & Arriaga, 2007), a lo que se añaden factores abióticos que limitan su desarrollo como son la menor presión parcial de CO₂ a mayores altitudes, el incremento de la radiación, la mayor intensidad de los vientos y la existencia de suelos poco profundos (Körner & Paulsen, 2004). Todo esto implica un menor número de micrositios aptos para el establecimiento de nuevos individuos, lo que podría limitar el desplazamiento de las poblaciones. Inclusive, aspectos fisiológicos de la especie podrían verse alterados por efecto de cambio climático (Hartsough & Biondi, 2004), tales como la tasa de crecimiento o la producción de semillas, entre otros (Kramer & Kozlowski, 1960; Tranquillini, 1964). Existen además factores genéticos que juegan en contra de la propagación de la especie, como la pérdida de la variabilidad poblacional

(Arzate-Fernández *et al.*, 2016) que causa la pérdida de alelos que podrían brindar resistencia a plagas o tolerancia a temperaturas más cálidas. Lo anterior podría, eventualmente, desencadenar un declive más rápido de las poblaciones (Hernández, 1990; Molina *et al.*, 2001) produciendo una reducción más rápida del área ocupada o ejerciendo mayor presión para la migración de especies.

Existen diversos estudios sobre la distribución geográfica de *P. hartwegii* y los cambios que ésta podría presentar a futuro, relacionados con el incremento de la temperatura ambiental y el cambio climático (Gómez-Mendoza & Arriaga, 2007; Gutiérrez, & Trejo, 2014). Dichos estudios, sin embargo, no brindan información elemental que podría explicar las variables climáticas que influyen en mayor proporción sobre la distribución de *P. hartwegii*. Tampoco se han identificado los intervalos de las diferentes variables climáticas en las que la especie presenta un desarrollo óptimo. Aunado a lo anterior, es importante evaluar las posibles implicaciones que la variación climática actual tendrá sobre la distribución potencial a futuro, y si la propia plasticidad de la especie podría permitirle adaptarse a dichas variaciones climáticas, es decir, si *P. hartwegii* presenta un nicho conservado o si existe la posibilidad de que, al poseer un nicho diferenciado de las otras especies emparentadas, se pudiera inferir una mayor tolerancia a las variaciones climáticas. Por lo anterior, la presente investigación busca contribuir al conocimiento sobre cómo podrían responder las poblaciones de bosques de alta montaña a futuro, tomando como caso de estudio a *P. hartwegii*, para lo cual se realizó un análisis retrospectivo sobre el conocimiento actual de esta especie y como podría ser afectada por el cambio climático a través de una revisión exhaustiva de la información disponible, con el fin de obtener las bases para realizar una evaluación de la distribución potencial, en el presente y bajo diferentes escenarios de cambio climático. Con el fin de identificar las variaciones en la distribución geográfica de la especie y la capacidad de conservar su nicho climático a futuro, lo que aportará información relevante sobre las poblaciones más vulnerables, así como una línea de base para la planificación de estrategias de conservación a largo plazo de esta especie, y las especies asociadas a los bosques conformados por ella.

Marco teórico

Existen lugares, zonas geográficas donde se dan las condiciones apropiadas para el desarrollo, crecimiento y supervivencia de una especie. Esta región, donde la vida de la especie es viable, se denomina como la distribución geográfica de una especie. La distribución se puede clasificar en dos tipos, las regiones donde la especie existe actualmente, distribución realizada, y aquellas donde se dan las condiciones para la vida de la especie, pero ésta no necesariamente se encuentra en ese lugar, denominada como distribución potencial. El hecho de que en una región existan las condiciones para la vida de una especie y esta no se encuentre en ese lugar, puede deberse a distintas razones, tales como: evolución, competencia entre especies, accesibilidad, etc.

La teoría de nicho ecológico

La teoría fundamental del nicho ecológico surgió a principios del siglo XX, originalmente como una búsqueda de la respuesta al por qué las especies se encuentran en un sitio determinado. Los primeros autores consideraban al nicho como un conjunto de condiciones ambientales que regulan la presencia de las especies (Grinnell, 1917); sin embargo, esta hipótesis dejaba de lado las interacciones biológicas. Estas interacciones fueron retomadas posteriormente por Charles Elton en 1927 para darle forma a un concepto diferente de nicho en el que se consideraba como el lugar de una especie dentro de su comunidad, en relación con el alimento, sus enemigos y en cierta dimensión con otros factores. Sin embargo, este concepto les daba una mayor importancia a las interacciones biológicas. Fue hasta mediados del siglo XX cuando

Evelyn Hutchinson (1957), definió el nicho como un espacio n dimensional donde cada dimensión representa la respuesta de una especie a la variación de una determinada variable. Es decir, un conjunto de condiciones bióticas y abióticas en las que una especie puede persistir y mantener tamaños de población estables. Este modelo está basado en la teoría general de conjuntos, que permite analizar variables no lineales, como la respuesta de los organismos vivos a la variación en la intensidad de un factor ambiental, por ejemplo, temperatura o precipitación. Hutchinson también estableció una distinción entre el nicho fundamental y el realizado. El primero describe las condiciones abióticas en las que una especie es capaz de sobrevivir, mientras que el segundo describe las condiciones en las que una especie prevalece en relación con las interacciones biológicas como competencia, depredación, entre otras (Kozak & Wiens, 2006).

Dos especies no pueden ocupar exactamente el mismo nicho; ya que sus requerimientos ambientales y tolerancias fisiológicas no son exactamente los mismos. Los diferentes tipos de bosques brindan hábitats marcadamente distintos y la comunidad que sostiene es diferente. Aunque diferentes especies puedan ocupar el mismo hábitat, la competencia puede ser ligera o inexistente para la mayor parte de las poblaciones que conviven. Aun así, el nicho considera, además de los factores que definen un hábitat, factores que cada especie posee como qué come, donde anida, etc. En otras palabras, cuando se incluyen factores bióticos en la definición de nicho, éstos distinguen entre posibles especies con hábitats similares. Por otro lado, el nicho ecológico es restringido por las condiciones ambientales que existen en el planeta. Además, se pueden diferenciar en el espacio ecológico regiones ambientales con presencia de aquellos ambientes que sólo son potenciales para la vida de la especie. De esta manera es como surgen las siguientes definiciones: el nicho fundamental es definido como las condiciones ambientales bióticas y abióticas bajo las cuales una especie tiene la capacidad de subsistir; mientras que el nicho potencial se define como la parte del nicho fundamental cuyos factores ambientales ocurren en el planeta. En otras palabras, el nicho potencial es la intersección del nicho fundamental con el espacio ecológico disponible sobre el planeta. Por último, el nicho realizado es definido

como la parte del espacio ecológico donde existe la especie (Soberón *et al.*, 2017). Equivalentemente, el nicho realizado es el subconjunto del nicho potencial donde se encuentra presente la especie.

Evolución y conservación del nicho

El nicho ecológico de una especie tiende a ser evolutivamente estable y conservado (Peterson, 1999); es decir, mantendrá sus afinidades climáticas relativamente constantes a lo largo del tiempo evolutivo, así como lo hará con especies filogenéticamente cercanas. Especies cercanas tienden a compartir una proporción sustancial de las características biológicas y fisiológicas que determinan su nicho ecológico fundamental (Wiens & Graham, 2005). El conservadurismo de nicho se basa en la hipótesis de que en el modelo de especiación alopátrica hay una tendencia general de las especies a permanecer en áreas ecológicamente similares a las que ocupa la especie ancestral y el aislamiento ocurre donde existan hábitats favorables alternados con hábitats desfavorables (Wiens & Graham, 2005). El conservadurismo de nicho entre especies se puede deber a factores como selección natural direccional, flujo de genes y baja variabilidad genética. De esta manera, el conservadurismo puede ser importante al inicio del proceso de especiación (Wiens, 2004) y también puede ayudar a mantener la conectividad genética entre linajes cercanos filogenéticamente (Arteaga *et al.*, 2011).

En el estudio del conservadurismo del nicho se produce la interacción entre la sistemática, ecología y biogeografía. Como se ha mencionado anteriormente, el área de distribución geográfica de las especies refleja tanto sus tolerancias ambientales, como sus oportunidades geográficas actuales y en el pasado (Olalla-Tárraga *et al.*, 2011). Sin embargo, los intervalos de tolerancias ambientales a gran escala se rigen en gran medida y lentamente, por la evolución (Wiens & Donoghue, 2004). Por lo tanto, considerando el conservadurismo de nicho, se espera que la distribución climática así como sus límites, tienda a ser más similar entre especies relacionadas entre sí en un mismo linaje (Roy *et al.*, 2009). Además, se espera poder predecir el efecto del cambio climático sobre la distribución geográfica de las especies, asumiendo que estas

mantienen sus afinidades climáticas a lo largo del tiempo, utilizando para ello los modelos de nicho climático. Asumiendo el conservadurismo de nicho, el cambio climático puede modificar la distribución de las condiciones ambientales apropiadas para las especies, resultando en cambios en sus distribuciones geográficas, lo cual podría ocasionar cambios en el tamaño de las poblaciones y convertirse en una amenaza a la biodiversidad.

Distribución potencial y modelos de nicho ecológico

El desarrollo de los modelos de nicho ecológico (MNE) ha permitido estudiar la distribución geográfica de las especies e identificar los factores ambientales que la limitan (Peterson *et al.*, 2011). De manera general, los MNE relacionan datos de presencia (o ausencia) de las especies con conjuntos de variables ambientales para generar una imagen de las condiciones que favorecen la presencia de las poblaciones de la especie (i.e., el nicho ecológico). Estos modelos se calculan en un espacio ambiental multidimensional que, de acuerdo con la dualidad de Hutchinson (Cuervo-Robayo *et al.*, 2017), puede ser proyectado después al espacio geográfico para generar un mapa que representa su distribución potencial (Peterson *et al.*, 2011). Junto con otra serie de análisis espaciales, los MNE han permitido ampliar las preguntas que se abordan desde el campo de la biogeografía (Peterson *et al.*, 2008). El modelado de nicho ecológico es un campo en constante evolución y adaptación a nuevas preguntas y métodos, por lo que es necesario mantener una constante actualización respecto a las tendencias y técnicas aplicables en este campo.

Los MNE han sido ampliamente utilizados para el estudio de especies vegetales, particularmente en especies forestales existen diversos estudios que aplican esta metodología para evaluar la distribución potencial (Soberón *et al.*, 2017), así como áreas de riesgo y oportunidades para la conservación de los bosques a nivel global (Cuervo-Robayo *et al.*, 2017). En este sentido, la mayoría de los MNE han sido ampliamente interpretados en términos de clima, puesto que es considerado como el principal regulador de las respuestas fisiológicas y la ecología de las especies. En

consecuencia, los modelos de distribución de especies o MNE (Franklin, 2010; Peterson *et al.*, 2011) utilizan principalmente variables climáticas, ya que son generalmente accesibles; no obstante, existen otras variables que también se relacionan con el desempeño fisiológico, como los factores edáficos, o la concentración parcial de CO₂ (Körner & Paulsen, 2004). Por ello, incluso en el caso de que la distribución actual de especies estuviera en equilibrio climático, el no considerar las relaciones biogeoquímicas que alteran el uso de variables climáticas y su respuesta en plantas (p. ej., producción, esfuerzo reproductivo) puede influir en las proyecciones realizadas a partir de los modelos correlativos (Keenan *et al.*, 2011).

Hipótesis

Pinus hartwegii es una especie de lento crecimiento y que tiene una estrecha relación con las bajas temperaturas. Debido a esto se espera que la distribución potencial de su nicho climático se vea comprometida por el incremento en la temperatura ambiental. Mediante la aplicación de modelos de nicho ecológico en los que se incluyan diferentes escenarios de cambio climático, es posible modelar la distribución futura del nicho climático de la especie.

Objetivos

Objetivo general

Modelar la amplitud del nicho climático y los posibles cambios en la distribución potencial de *Pinus hartwegii* Lindl. con base en diferentes escenarios de cambio climático.

Objetivos particulares

- ✓ Identificar cuáles son los principales vacíos de información respecto a *Pinus hartwegii* a nivel mundial.
- ✓ Determinar la distribución de *Pinus hartwegii* bajo escenarios climáticos actuales y futuros.
- ✓ Analizar los cambios potenciales en la distribución geográfica y los intervalos de las variables climáticas que limitan la amplitud del nicho de *Pinus hartwegii* bajo diferentes escenarios de cambio climático.
- ✓ Determinar el grado de conservación del nicho climático de *Pinus hartwegii* bajo diferentes escenarios de cambio climático.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El presente estudio se realizó tomando en cuenta el área de distribución conocida para *P. hartwegii* (Perry, 1991), la cual comprende desde el cerro El Potosí, ubicado en el estado de Nuevo León, en el noreste de México, hasta el norte de El Salvador (Calderón & Rzedowski, 2005). Su distribución natural se ubica entre los 14° y los 25° de latitud Norte y de los 97° a los 103° grados de longitud Oeste (Figura 1). Dentro de esta área se realizó un muestreo de puntos de presencia georreferenciados.

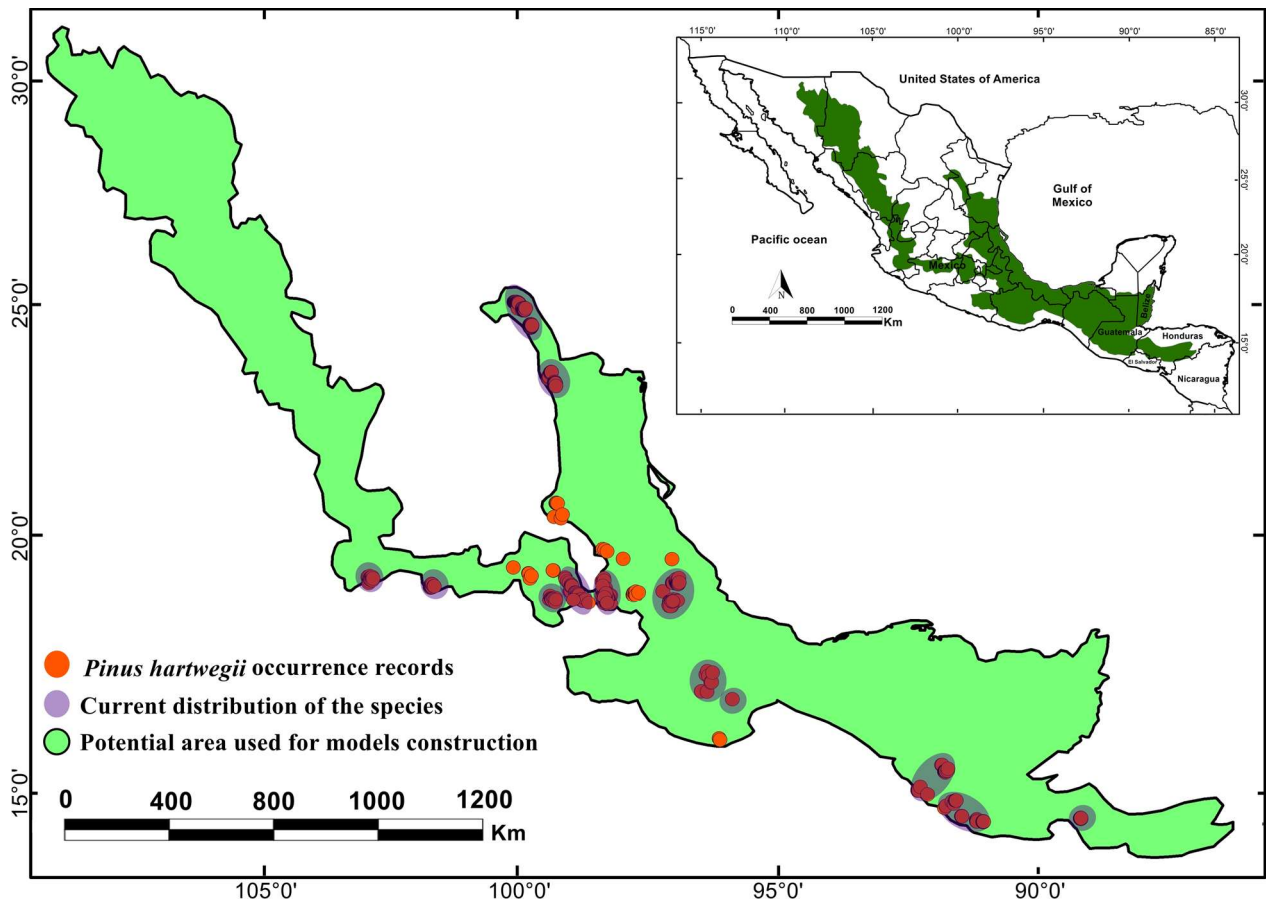


Figura 1 Distribución geográfica reportada para *Pinus hartwegii* (Elaboración propia).

Diseño de muestreo

Los puntos de presencia de *P. hartwegii* fueron registrados mediante un muestreo de tipo sistemático, dentro de su distribución natural conocida (Figura 1). Con ello se buscó incluir el intervalo geográfico más amplio posible de las condiciones en las que se distribuye la especie. Los datos se dividieron en dos grupos, el grupo de calibración de los modelos que utilizó 70% de los puntos y el grupo de validación que incluyó el 30% restante, los cuales se dividen de manera aleatoria en cada iteración generada por el algoritmo utilizado.

Especie de estudio

Pinus hartwegii es un pino adaptado a temperaturas bajas extremas, que se distribuye en las cimas de las montañas más altas de México y Centroamérica (Rzedowski, 1978; Perry, 1991), en altitudes de 3,000 a 4,200 m (Calderón & Rzedowski, 2005; Alfaro-Ramírez *et al.*, 2017). Su distribución natural es discontinua y está restringida a sitios de gran altitud como el Nevado de Colima, el Pico de Tancítaro, Nevado de Toluca, Ajusco, Popocatepetl, Iztaccíhuatl, La Malinche y Pico de Orizaba, en la Faja Volcánica Transmexicana, donde constituye el límite altitudinal de la vegetación arbórea (Calderón & Rzedowski, 2005; Vera-Vilchis & Rodríguez-Trejo, 2007). La especie es de gran importancia ecológica debido a su distribución geográfica limitada y su tolerancia a bajas temperaturas, las cuales pueden alcanzar hasta los -30 °C (Beaman, 1962; Perry, 1991).

***Pinus hartwegii* y su relación con el cambio climático**

La evaluación del estado del conocimiento se llevó a cabo mediante una revisión exhaustiva de la literatura disponible sobre *P. hartwegii*, así como su distribución, estructura forestal, salud, manejo, ecología y respuesta al cambio climático, con el fin de concentrar y analizar esta información y sus aportaciones al conocimiento sobre la

respuesta potencial de esta especie al cambio ambiental global, y específicamente al incremento de la temperatura ambiental. Con la finalidad de reunir un mayor número de referencias bibliográficas, sin importar el idioma de publicación, se realizaron búsquedas de referencias científicas (artículos científicos y reviews) en diferentes bases de datos académicas, como Web of Science, Current Contents Connect, Biological Abstracts, Google Académico, Redalyc y SciELO. La búsqueda de referencias se realizó utilizando palabras clave como "*Pinus hartwegii*", "*Pinus*", "Pinaceae", "*Pinus rudis*", "Pinos", "México", "pino de México", "Hartwegs Pine", "pino mexicano" y "pino de las alturas", tanto en idioma español como en inglés. Después de esta revisión, la base de datos fue depurada, incluyendo únicamente literatura relacionada con *P. hartwegii*, y excluyendo las referencias bibliográficas que solo hacían la mención de la presencia de la especie de estudio sin ir más allá del tema, referencias en proceso de revisión o referencias incompletas o "fantasma" (es decir, que no existen). Los resultados finales de la base de datos fueron agrupados por año de publicación y en orden alfabético. Posteriormente, se concentró y analizó la relevancia de la información con el fin de estructurar una revisión ordenada y que facilitara la identificación de las áreas de oportunidad en la investigación sobre *P. hartwegii*, su relación con las variables climáticas y su posible respuesta ante el cambio climático actual.

Distribución potencial de *Pinus hartwegii* y amplitud de nicho climático

Para la modelación del nicho climático se obtuvo primero la distribución actual de *P. hartwegii*, para lo cual se utilizaron dos fuentes de información. Por un lado, se obtuvieron datos georreferenciados que indican la presencia de la especie; por otro, se utilizaron datos climáticos correspondientes a esos puntos para caracterizar los sitios y las condiciones ambientales en que se establece la especie.

Datos de presencia. Los datos de presencia de *P. hartwegii* se recopilaron a través de GBIF (disponible en: <https://www.gbif.org/>), así como de ejemplares de herbarios nacionales como Instituto de Biología de la UNAM (MEXU), Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN (ENCB), Instituto de Ecología A.C. (XAL), Universidad

Veracruzana Campus Xalapa (XALU), Universidad Veracruzana Campus Córdoba (CORU) y El Colegio de Postgraduados Campus Montecillo (CHAPA). Además, se consultaron las bases de datos en línea de herbarios internacionales como New York Botanical Garden (NYBG; <http://sweetgum.nybg.org/science/vh/>), Missouri Botanical Garden (MBG; <http://www.tropicos.org/Home.aspx>), Academy of Natural Sciences of Philadelphia (ANSP; <http://ph.ansp.org/>), y el Field Museum of Natural History (FMNH; <http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc/index.php?>).

La base de datos se complementó con registros obtenidos en campo en el Nevado de Toluca y el Pico de Orizaba en el centro de México, así como en el cerro El Potosí en el noreste de México, los cuales se obtuvieron con la ayuda de un GPS Garmin (Modelo V, USA.). Un total de 1788 registros de presencia fueron obtenidos para *P. hartwegii*, de los cuales 1401 fueron obtenidos de GBIF, 85 de herbarios nacionales, 32 de herbarios internacionales, y 220 de datos de campo. Esta base de datos fue depurada eliminando los registros anteriores a 1980, duplicados, aquellos en los que las coordenadas estaban fuera de la distribución natural conocida de la especie, y aquellos que no contaban con coordenadas específicas de localización del espécimen. Una vez depurada la base de datos se obtuvo un total de 477 registros únicos de presencia; es decir, los registros representan una ubicación única dentro de un pixel en una cuadrícula de 30" de arco (1 km² aprox.), dentro del área geográfica seleccionada.

Variables bioclimáticas. Las variables bioclimáticas correspondientes a la distribución de *P. hartwegii* fueron obtenidas de WorldClim versión 2.0 (disponible en <http://www.worldclim.org>; Fick & Hijmans, 2017). Se utilizaron las 19 variables bioclimáticas ya que muchas de estas son de gran importancia para limitar la distribución de las especies (De Marco & Corrêa, 2018). Para México y Centroamérica estas variables están disponibles a una resolución de 30" de arco (Fick & Hijmans, 2017), y han demostrado un desempeño adecuado para el desarrollo de modelos de nicho ecológico en diferentes especies (De Marco & Corrêa, 2018; Fernández-Eguiarte *et al.*, 2015). Se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA, por sus siglas en inglés) para evaluar la colinearidad entre variables bioclimáticas (De Marco & Corrêa, 2018), y se seleccionaron los ejes que retuvieron al menos el 95 % de la

variación de los datos, de acuerdo con el criterio de autovaloración fija acumulativa. Las capas fueron re-proyectadas usando los valores de los vectores propios de cada celda, y se crearon archivos ASCII de los componentes con los que se ejecutaron los modelos.

Para la obtención de las variables bioclimáticas a futuro se utilizaron los escenarios de cambio climático derivados del *Hadley Global Environment Model 2 - Earth System* (HadGEM2-ES; disponible en <http://www.worldclim.org>; Fick & Hijmans, 2017). Se seleccionó este modelo debido a que ofrece una configuración del Sistema Terrestre que incluye la dinámica de la vegetación, la biología oceánica y la química atmosférica (Collins *et al.*, 2013), además de proporcionar una de las mejores representaciones de las tendencias climáticas históricas de México (Fernández-Eguiarte *et al.*, 2015). Del mismo modo se realizó un PCA y se retuvo el mismo número de ejes siguiendo el criterio de autovaloración fija acumulativa. Todas las capas bioclimáticas fueron procesadas con la ayuda del software ArcMap 10.2 (ESRI, 2013).

Distribución potencial de Pinus hartwegii. La determinación de la distribución potencial se llevó a cabo mediante el uso de modelos de nicho ecológico, para la cual se utilizaron tres algoritmos: *Envelope Score* (ES), *Support Vector Machines* (SVM) y *Maximum Entropy* (MaxEnt). El primero es una versión cuantitativa de BioClim basada en la descripción de los intervalos de envolventes bioclimáticas para cada punto de ocurrencia en el espacio ambiental (De Marco & Corrêa, 2018). Los otros dos métodos utilizan datos de presencia, y pseudo-ausencias por medio de la extracción de datos de fondo que se obtienen de manera aleatoria en los algoritmos (Phillips *et al.*, 2006). Support Vector Machines es un conjunto de métodos de aprendizaje supervisado que separan los registros de presencia y pseudo-ausencia en un hiperplano creado a partir de los vectores de entrada (De Marco & Corrêa, 2018). Mientras que MaxEnt se basa en la estimación de la distribución probable de las especies según un conjunto de variables ambientales, con el objetivo de determinar la distribución máxima de entropía (Phillips *et al.*, 2006). Este último logra una alta precisión de predicción, en un formato logístico, al mejorar la calibración del modelo, lo que proporciona una mayor representatividad de la idoneidad (Phillips & Dudík, 2008). ES y SVM se realizaron en la

versión 1.1.0 de OpenModeller Desktop (De Souza-Muñoz *et al.*, 2011), y MaxEnt se realizó con la versión de software 3.4 (Phillips *et al.*, 2006). Los algoritmos fueron alimentados con las cinco capas derivadas del PCA para mejorar la predicción del modelo. Todos los modelos muestran una representación geográfica del área de idoneidad ambiental en una escala de 0 a 1, donde 1 indica sitios altamente adecuados para la especie y 0 indica sitios inadecuados, lo que a su vez se puede interpretar como una representación de la distribución potencial.

La validación de los modelos de distribución potencial se realizó mediante el cálculo de la curva ROC parcial (Peterson *et al.*, 2008), que es una modificación de la curva ROC original que busca superar el problema de la inclusión en el cálculo de las AUC de todo el espectro de variables proporcionales en el área de estudio, así como una igual ponderación de los errores de omisión y de comisión (Lobo *et al.*, 2007). Se utilizaron diferentes subconjuntos aleatorios de datos para realizar 100 réplicas en las que los datos de ocurrencia se dividieron en diferentes grupos de calibración y validación (70% y 30% respectivamente) para cada iteración. El modelo que presentó el mejor desempeño fue seleccionado para la proyección de escenarios futuros de cambio climático (De Marco & Corrêa, 2018). Los cálculos correspondientes a las ROC parciales se realizaron en R-Studio (R-Studio, 2016), con la ayuda de la librería NicheToolBox (Osorio-Olvera *et al.*, 2020).

Amplitud de nicho climático. La amplitud del nicho climático de *P. hartwegii* fue evaluada mediante las variables más limitantes para la presencia de la especie. Estas variables fueron seleccionadas mediante un análisis de Jackknife con el que se identificaron aquellas variables que determinan en mayor proporción los puntos de presencia de *P. hartwegii* dentro del área ocupada. Las siete variables resultantes fueron analizadas a través del algoritmo BioClim incluido en el módulo *modeling* del software DIVA-GIS versión 7.5 (Hijmans *et al.*, 2012), con el cual se obtuvo la media, desviación estándar y los intervalos en los que la especie presenta un comportamiento óptimo. Finalmente, se resumieron de manera gráfica las variables, que de acuerdo con el análisis Jackknife, fueron las más limitantes para la distribución de *P. hartwegii*.

Distribución potencial bajo diferentes escenarios de cambio climático. Para la realización de las proyecciones a futuro se utilizaron los dos horizontes temporales disponibles para el modelo HadGEM2-ES (disponible en: <https://www.metoffice.gov.uk/research/approach/modelling-systems/unified-model/climate-models/hadgem2>), 2050 y 2070, combinados con dos modelos generales de circulación (RCP por sus siglas en inglés) para cada horizonte temporal. Se utilizó un modelo conservador, el RCP 2.6, que supone que las emisiones máximas de gases de efecto invernadero (GEI) se producirán entre 2010 y 2020, con una subsecuente disminución sustancial de las emisiones, y un modelo catastrófico, el RCP 8.5, que supone que las emisiones continuarán aumentando a lo largo del siglo XXI (IPCC, 2013). La combinación de dos horizontes temporales con dos RCP's proporcionó cuatro escenarios futuros dentro de los cuales se proyectó la distribución potencial de *P. hartwegii*. Para estimar la variación en el área de ocupada por la especie se calculó la diferencia entre el área del modelo de distribución potencial actual y los diferentes modelos de proyección bajo escenarios de cambio climático con la ayuda del software ArcMap versión 10.2 (ESRI, 2013). Para validar los modelos futuros se utilizó el mismo método que para el modelo de distribución actual calculando la curva ROC parcial y el AUC ratio en R-Studio (R-Studio, 2016).

Resultados

Parte I

**Artículo en preparación para:
Revista Mexicana de Biodiversidad**

IF: 0.716

Estado del conocimiento sobre *Pinus hartwegii* Lindl. en México y Centroamérica

Farid Uriel Alfaro-Ramírez¹, Jorge Enrique Ramírez-Albores^{1,2}, J. Jesús Vargas-Hernández³, Sergio Franco-Maass¹, Marlín Pérez-Suárez^{1*}

1 Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales (ICAR), Universidad Autónoma del Estado de México. Carretera Toluca-Ixtlahuaca km 15.5, El Cerrillo Piedras Blancas, Toluca de Lerdo, Estado de México, México. C.P. 50295 Tel. (722) 296-5552.

2 Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-399. Ciudad de México, México. C.P. 04510

3 Forestal, Campus Montecillo. Colegio de Postgraduados. Km 36.5 Carretera México- Texcoco. Montecillo, Estado de México, México. C.P. 56230

*Corresponding author:

mperezs@uaemex.mx; marpersua@gmail.com

Resumen

México posee 42 % de las especies de pino descritas a nivel global, siendo endémicas 55% de estas. *Pinus hartwegii* Lindl. es la única de estas especies que se distribuye en sitios tan altos como el Pico de Orizaba, Nevado de Toluca, Nevado de Colima, Iztaccíhuatl, Popocatepetl, en México, o el Volcán de Fuego y el Volcán de Agua en Guatemala. Esta especie ha sido ampliamente estudiada desde diversas perspectivas, tanto ecológicas como económicas, con el fin de aportar la mayor cantidad de información posible sobre la biología, ecología, interacciones biológicas, e incluso la respuesta potencial al cambio climático. Sin embargo, aún existen aspectos poco estudiados de esta especie como el flujo genético entre las diferentes poblaciones de la especie, o la amplitud de nicho ecológico y su capacidad para conservarlo o modificarlo en respuesta a los cambios ambientales. Por tal motivo se plantea una recopilación de los aspectos conocidos más relevantes de *P. hartwegii* y su ecología.

Palabras clave: Alta montaña; Coníferas de México; *Pinus*; Pino de las alturas; Bosque de pino.

Introducción

En México se reconoce la presencia de 46 especies de pinos, que representan 42% del total de especies descritas para el género (Farjon & Styles, 1997). De estas, 55% de las especies son consideradas endémicas (Sánchez-González, 2008); convirtiendo a México en el país con mayor diversidad de pinos en el mundo (Perry, 1991; Farjon, 2010); además de un centro importante de diversificación para este género (Farjon & Styles, 1997). De acuerdo con diversos autores (Perry, 1991; Farjon, 1996; Sánchez-González, 2008) los pinos llegaron a México entre el cretácico tardío y el terciario temprano (130 a 70 millones de años) a través de la Sierra Madre Oriental y Sierra Madre Occidental (Eguiluz-Piedra, 1985; Gernandt *et al.*, 2005; Sánchez-González, 2008). En donde el avance y retroceso de los grandes glaciares favoreció la migración (Farjon & Styles, 1997) hasta la Faja Volcánica Transmexicana, la cual sirvió como enlace entre los grupos migrantes y posteriormente como centro de diversificación (Eguiluz-Piedra, 1985; Perry, 1991; Rzedowski, 1998). Diversos taxa migraron de regreso al norte hasta los estados de Coahuila, Durango y Nuevo León; y hacia el sur hasta Guatemala, Honduras, El Salvador y Nicaragua (Farjon & Styles, 1997; Gernandt *et al.*, 2005). Uno de estos taxones es la subsección *Ponderosae* que incluye especies como *Pinus ponderosa*, *P. devoniana*, *P. montezumae*, *P. hartwegii*, *P. pseudostrobus* (Perry, 1991; Sánchez-González, 2008), especies que predominan en regiones extensas del país y que han sido objeto de diversos estudios.

Pinus hartwegii es una de las especies forestales de mayor importancia ecológica y económica, debido a su distribución discontinua y el nicho específico que ocupa (Farjon & Styles, 1997; Rzedowski, 1998). Aspectos como la tolerancia a temperaturas bajas extremas, vientos intensos, baja presión parcial de CO₂, entre otras (Kramer & Kozlowski, 1960; Körner & Paulsen, 2004; Maestre *et al.*, 2009), han convertido a esta especie es una de las más estudiadas en México (Franco-Ramos & Vázquez-Selem, 2017). Aunado a lo anterior, el gran valor económico de esta especie radica en su uso para la producción de madera y fibra de celulosa (Sánchez-González, 2008); así como por la producción y extracción de productos forestales no maderables (resina, hongos

comestibles, entre otros) en los bosques dominados por esta especie (Arteaga-Martínez & Moreno-Zárate, 2006; Almeida-Leñero *et al.* 2007; Arzate-Fernández *et al.*, 2016).

En relación a la importancia ecológica de esta especie, *P. hartwegii* provee múltiples servicios ecosistémicos que los bosques formados por esta especie ofrecen (Styles, 1998; Almeida-Leñero *et al.*, 2007), entre ellos: la captación de agua, la captura de carbono, regulación climática, belleza escénica entre otros (Rojas-Merced *et al.*, 2007; Sánchez-González, 2008), los cuales toman mayor relevancia debido a la proximidad entre estos bosques y núcleos de población importantes como el Valle de México (Rzedowski, 1998; Almeida-Leñero *et al.*, 2004; Giménez *et al.*, 2009). Dada la importancia de *P. hartwegii*, este ha sido estudiado desde diferentes perspectivas (Franco-Ramos & Vázquez-Selem, 2017) tales como la estructura de sus bosques (Obieta & Sarukhán, 1981; Iglesias & Tivo, 2006), el impacto que el cambio de uso de suelo tiene sobre la pérdida de la cobertura forestal (Franco-Maass *et al.*, 2006;), plagas asociadas a esta especie (Billings *et al.*, 2004; Mathiasen *et al.*, 2008), diversidad genética de las poblaciones (Iglesias & Luna 2008; Viveros-Viveros *et al.*, 2009; 2010), o el efecto del cambio climático sobre la distribución de algunas poblaciones (Gómez-Mendoza & Arriaga, 2007; Gutiérrez & Trejo, 2014). Sin embargo, aún hay áreas de oportunidad que permitan profundizar en el conocimiento sobre la especie, en particular los procesos que regulan el establecimiento y desarrollo de esta especie; el nicho climático exclusivo de *P. hartwegii*, o cómo afectará el cambio climático en un futuro a sus poblaciones; así como una gran necesidad de conocer el flujo genético entre poblaciones con el fin de evaluar la capacidad de resiliencia de *P. hartwegii* ante el cambio ambiental global. Por lo anterior el objetivo de esta revisión fue recopilar y sintetizar la información disponible sobre *P. hartwegii* en relación con su distribución, estructura forestal, salud, manejo, ecología y resistencia, para facilitar el acceso, análisis y aplicación de la información sobre esta especie en investigaciones futuras, así como en el diseño de estrategias viables para el manejo adaptativo que permita la conservación de *P. hartwegii* a largo plazo, aun en escenarios climáticos distintos.

Descripción y nombres comunes

Pinus hartwegii, fue descrito por primera vez por Lindley en 1839, quien lo nombró en honor al botánico alemán Karl Theodor Hartweg, quien realizó numerosas colectas en México y Centroamérica entre 1838 y 1848 (Farjon *et al.*, 1997). Esta especie ha recibido otros nombres, los cuales se consideran sinónimos: *Pinus lindleyana* Gordon & Glend. (1858), *P. montezumae* var. *lindleyana* (Gordon & Glend.) Parl. (1868), *P. montezumae* subsp. *hartwegii* (Lindl.) Engelm. (1880), *P. donnell-smithii* Mast. (1891), *P. montezumae* var. *hartwegii* (Lindl.) Shaw (1909), *P. montezumae* var. *rudis* (Endl.) Shaw (1909), *P. hartwegii* var. *rudis* (Endl.) Silba (1990) (Farjon *et al.*, 1997; Farjon & Styles, 1997). Otros sinónimos conocidos son: *Pinus aculeensis*, *P. amecaensis*, *P. decaisneana* var. *wilsonii*, *P. endlicheriana*, *P. iztacihuatlii*, *P. lowii*, *P. northumberlandiana*, *P. papeleuii*, *P. resinosa*, *P. robusta*, *P. scoparia*, *P. standishii*, *P. wilsonii*, todas estas descritas por Roetzl en un catálogo de 1857 y de las que no se tuvo ningún registro posterior (Perry, 1991; Farjon & Styles, 1997; Farjon, 2010).

Actualmente se considera a *Pinus rudis* Endl. (1847) también como un sinónimo de *P. hartwegii*; sin embargo, existe una discusión al respecto, debido a que no se tienen registros suficientes sobre *P. rudis* que puedan establecer si en realidad se trata de la misma especie o de especies diferentes (Price *et al.*, 1998). Por otra parte, existe la hipótesis de que debido a que es un taxón que divergió en un tiempo relativamente reciente, es posible que las especies estén en proceso de diferenciación, por lo que aún es confuso establecer una línea que divida a ambas especies (Obregón-Molina, 2012).

Descripción botánica

Pinus hartwegii es un árbol de 5 a 25 m de altura, aunque algunos individuos llegan a 30 m, con diámetros de hasta 75 cm (Farjon *et al.*, 1997; Calderón & Rzedowski, 2005). Su corteza es gruesa y áspera, de color café oscuro a grisácea, dividida en placas irregulares o cuadrangulares (Shaw, 1909). Posee ramas extendidas en copas que pueden alcanzar hasta 30 m de diámetro (Rzedowski, 1978; Calderón & Rzedowski, 2005). Las hojas de forma acicular son rígidas de color verde claro, casi glaucas, de 6 a

18 cm de largo, presentan una vaina persistente (Farjon *et al.*, 1997; Price *et al.*, 1998), las acículas se encuentran en grupos de cuatro o cinco por fascículo pudiendo presentarse entre tres o seis (Farjon & Styles, 1997; Calderón & Rzedowski, 2005). Los amentos masculinos son de color amarillento o violáceo o en ocasiones café, de 1 a 2.5 cm de largo (Perry, 1991; Farjon *et al.*, 1997), los conillos femeninos son oblongos, de color azul-violáceo y se encuentran con frecuencia dispuestos en grupos de dos a cuatro o hasta seis, y son cortamente pedunculados (Price *et al.*, 1998). Los conos son ovoideo-oblongos, levemente encorvados y de color café oscuro a casi negro, a veces con tinte rojizo (Rzedowski, 1978; Price *et al.*, 1998). Comúnmente de 7 a 14 cm de largo por 5 a 8 cm de diámetro, casi sésiles, persistentes, dispuestos por pares o en grupos de tres o cuatro (Perry, 1991; Farjon & Styles, 1997). Las semillas son de color café, de 5 a 8 mm de largo, con el ala de 12 a 20 mm de largo por 5 a 12 mm de ancho, de color café con líneas oscuras (Calderón & Rzedowski, 2005; Farjon, 2010).

Distribución y estructura forestal

Esta especie forestal habita desde los 2,500 y hasta 4,200 msnm (Rzedowski, 1978; Calderón & Rzedowski, 2005); aunque se han reportado registros de individuos aislados (enclaves) establecidos por arriba de este límite (Beaman, 1962; Lauer, 1978). Por lo anterior, las poblaciones de *P. hartwegii* han sido objeto de numerosos estudios, la mayoría enfocados a dilucidar los factores abióticos que regulan estos ecosistemas (Lauer, 1978; Körner & Paulsen, 2004), las interacciones biológicas y estructura poblacional (Almeida-Leñero *et al.*, 2004; Iglesias & Tivo, 2006), o la migración altitudinal de árboles a mayores altitudes (Franco-Ramos & Vázquez-Selem, 2017), entre otros aspectos.

Con frecuencia esta especie forma bosques monoespecíficos relativamente extensos, que representan el límite altitudinal de la vegetación arbórea en la mayoría de las montañas desde el noreste de México hasta el norte de El Salvador (Calderón & Rzedowski, 2005; Farjon, 2010); y es considerada la especie de pino que habita a mayor altitud en el mundo (Yeaton, 1982; Perry, 1991; Farjon & Styles, 1997). Los bosques

dominados por esta especie se encuentran particularmente adaptados a temperatura bajas extremas (Farjon, 2010), y conforman conspicuas zonas de transición (ecotonos) entre diferentes tipos de vegetación (Calderón & Rzedowski, 2005).

Esta especie convive el límite inferior con otras especies forestales como *Pinus montezumae*, *P. pseudostrobus*, *P. ayacahuite*, *Abies religiosa* y *Cupressus lusitanica* (Obieta & Sarukhán, 1981; Velázquez *et al.*, 1986), con los que llega a formar bosques mixtos hasta los 2,500 m (Rzedowski, 1978; Calderón & Rzedowski, 2005). Mientras que en casos particulares como en el Nevado de Colima o el Pico de Orizaba, pueden presentarse mezclas de *P. hartwegii* y *Juniperus monticola* (Velázquez *et al.*, 1986; Calderón & Rzedowski, 2005), o en el caso de Guatemala en donde se ha reportado la presencia de bosques mixtos de *P. hartwegii* con *Abies guatemalensis*, *Cupressus lusitanica* y *Pinus douglasiana* (Billings *et al.*, 2004; Farjon, 2010).

En el núcleo del bosque es común encontrar solamente a *P. hartwegii* en el estrato arbóreo (Obieta & Sarukhán, 1981; Calderón & Rzedowski, 2005); sin embargo, se ha reportado la presencia ocasional de especies como *Alnus firmifolia*, *Salix oxylepis*, *Arbutus glandulosa*, *Buddleia parviflora*, *Pinus montezumae* y *P. pseudostrobus* (Giménez *et al.*, 2009; Farjon, 2010). Con frecuencia el estrato arbustivo está conformado por *Penstemon gentianoides*, *Eupatorium glabratum*, *Baccharis conferta*, *Juniperus monticola* y *Lupinus montanus* (Rzedowski, 1978; Calderón & Rzedowski, 2005); mientras que el estrato herbáceo está dominado por especies como *Muhlenbergia quadridentata*, *M. macroura*, *Festuca toluensis*, *F. hephaestophila*, y *Lupinus aschenbornii* (Velázquez *et al.*, 1986; Calderón & Rzedowski, 2005).

En comparación, en el límite superior es más frecuente encontrar ecotonos difusos con el pastizal de alta montaña que pueden prolongarse por más de 200 m (Beaman, 1962; Alfaro-Ramírez *et al.*, 2017), en los que se mezclan las especies del sotobosque de pino y las del pastizal de alta montaña (Almeida-Leñero *et al.*, 2004; Challenger & Soberón, 2008), especies como *Calamagrostis toluensis*, *C. orizabae*, *Festuca toluensis*, *Trisetum spicatum* y *Luzula racemosa*, son mayormente dominantes a altitudes entre 3,800 y 4,200 m (Obieta & Sarukhán, 1981; Almeida *et al.*, 1994;

Almeida-Leñero *et al.*, 2004), y en algunos casos como en el Pico de Orizaba y La Malinche se pueden encontrar algunos *krumholtz* de *Juniperus monticola* (Velázquez *et al.*, 1986). Al respecto, diversos estudios señalan que especies como *Lupinus montanus*, *L. mexicanus*, *Penstemon gentianoides* y *Festuca toluensis* (Ortíz-Rodríguez & Rodríguez-Trejo, 2008; Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2009), son capaces de actuar como nodrizas durante la germinación y crecimiento inicial de *P. hartwegii* (Ortega-Baranda & Rodríguez-Trejo, 2007), favoreciendo en gran medida el éxito de sobrevivencia de esta especie, sobre todo en el límite superior del bosque (Ortíz-Rodríguez & Rodríguez-Trejo, 2008), en donde las temperaturas congelantes limitan estos procesos (Beaman, 1962; Tranquillini, 1964; Körner & Paulsen, 2004).

Estructura genética

Con la finalidad de evaluar la resistencia de algunas poblaciones de esta especie se han evaluado diversos aspectos genéticos en *P. hartwegii*, de manera específica en el Pico de Tancítaro (Viveros-Viveros *et al.*, 2009; 2010; Loya-Rebollar *et al.*, 2013), el Cofre de Perote (Iglesias & Luna, 2008), y el Nevado de Toluca (Arzate-Fernández *et al.*, 2016). Todos los estudios coinciden en que las poblaciones de *P. hartwegii* presentan una baja diferenciación genética entre poblaciones, y que las poblaciones pertenecientes a una misma meta-población poseen un bajo flujo genético aun cuando existe variación importante entre poblaciones.

Manejo y Salud

Pinus hartwegii presenta diversas interacciones negativas, principalmente con algunas especies consideradas como plagas (Farjon, 2010). Tal es el caso de la infestación por muérdagos como *Arceuthobium globosum* subsp. *grandicaule*, y *A. vaginatum* subsp. *vaginatum* en gran parte de México y Centroamérica (Hawksworth & Wiens 1996; Queijeiro-Bolaños *et al.*, 2011). Estos muérdagos son plantas arbustivas hemiparásitas de menos de 50 cm de altura de color amarillento, rojizo o negruzco (Calderón &

Rzedowski, 2005), y que pueden llegar a infestar entre 1.8 y 77% de los árboles de *P. hartwegii* (Hernández-Benítez *et al.*, 2005; Ramírez-Dávila & Porcayo-Camargo, 2010; Queijeiro-Bolaños & Cano-Santana, 2016). Se ha reportado que estas especies son la segunda causa de daño biológico en *P. hartwegii* (Queijeiro-Bolaños *et al.*, 2011), reduciendo el crecimiento y supervivencia de los individuos infestados (Mathiasen *et al.*, 2008; Queijeiro-Bolaños & Cano-Santana, 2016). Sin embargo, algunos autores señalan un importante papel ecológico de esta interacción en la regeneración del bosque (Queijeiro-Bolaños & Cano-Santana, 2016), ya que, al ser infestados por muérdago, los árboles se debilitan, favoreciendo la infestación por otras plagas (Mathiasen *et al.*, 2008), lo que a su vez reduce el número de individuos susceptibles, dando paso a individuos más resistentes (Queijeiro-Bolaños *et al.*, 2011).

Otra especie con la que *P. hartwegii* presenta una interacción negativa es el escarabajo de cabeza redonda *Dendroctonus adjunctus* (Paine *et al.*, 1997; Billings *et al.*, 2004). Un escarabajo descortezador que puede causar una alta incidencia de mortalidad en rodales susceptibles (Hartsough & Biondi, 2004; Biondi *et al.*, 2005). Este escarabajo presenta un ciclo de vida anual, con un periodo de ataque de 8-9 semanas principalmente durante los meses de septiembre y octubre (Chansler, 1967; Fettig *et al.*, 2007). Este insecto suele producir graves estragos en las poblaciones de pino, atacando grupos de entre 3 y 15 individuos (Billings *et al.*, 2004), aunque existen reportes de rodales con más de 100 individuos infestados (Fettig *et al.*, 2007). Este escarabajo es capaz de producir la muerte del 85% de los árboles infestados en un periodo de 14 meses (Chansler, 1967; Paine *et al.*, 1997). Sin embargo, aún existe muy poca información sobre los mecanismos ambientales y dinámica poblacional de este insecto en *P. hartwegii*.

Ecología y cambio ambiental

Los sistemas de alta montaña se caracterizan por concentrar diferentes zonas de transición en un área relativamente reducida (Körner & Paulsen, 2004; Holtmeier & Broll, 2005); siendo el ecotono del límite superior del bosque uno de los más conocidos

(Lauer, 1978; Beaman, 1962; Franco-Ramos & Vázquez-Selem, 2017). Debido a que este ecotono en particular representa un laboratorio natural en el que se pueden apreciar con mayor claridad los procesos de competencia y facilitación entre las comunidades de especies (Holtmeier & Broll, 2005). Al ser zonas altamente adaptadas a condiciones de bajas temperaturas (Körner, 1995; Holtmeier & Broll, 2005) son sitios en donde se pueden analizar los efectos del cambio climático sobre los ecosistemas forestales (Arriaga & Gómez, 2004; Körner & Paulsen, 2004). El estudio de estos ecosistemas es esencial para el entendimiento de los mecanismos que regulan el establecimiento de individuos arbóreos por arriba de sus límites altitudinales (Holtmeier & Broll, 2005; Feeley *et al.*, 2011). Lo que conlleva un mejor entendimiento de los mecanismos que regulan la migración de especies vegetales (Gómez-Mendoza & Arriaga, 2007), así como de la respuesta adaptativa de las especies que conforman estos ecosistemas (Arriaga & Gómez, 2004). *Pinus hartwegii* no es la excepción, por lo que ha sido objeto de diversos estudios enfocados a conocer la estructura, composición y respuesta altitudinal a los cambios ambientales.

En ese contexto se ha evaluado el movimiento altitudinal de *Pinus hartwegii* (Beaman, 1962; Torres-Beltrán, 2013; Franco-Corona, 2015; Alfaro-Ramírez *et al.*, 2017); encontrando que no todas las poblaciones responden de la misma manera o al mismo ritmo (Franco-Ramos & Vázquez-Selem, 2017). Incluso en poblaciones ubicadas en latitudes similares como las de la Faja Volcánica Transmexicana. Por ejemplo, las poblaciones ubicadas en el Pico de Orizaba (Beaman, 1962) y en el Izta-Popo (Franco-Ramos & Vázquez-Selem, 2017), han mostrado establecimiento de individuos a altitudes mayores de entre 29 y 60 m lineales en los últimos 50 años, lo que se ha asociado al incremento local de temperaturas de entre 0.6 y 1.5°C. Sin embargo en el Nevado de Toluca no se muestra un avance significativo del límite superior del bosque (Alfaro-Ramírez *et al.*, 2017), lo que podría implicar que aun cuando *P. hartwegii* como especie sea capaz de establecerse a mayores altitudes, es probable que la población en conjunto no lo sea (Alfaro-Ramírez *et al.*, 2017; Franco-Ramos & Vázquez-Selem, 2017), lo que podría orillar a la extinción local de algunas poblaciones debido al incremento en la presión de selección (Maestre *et al.*, 2009).

Por otra parte, existen diversos factores asociados a la altitud en la que se establece esta especie (Tranquillini, 1964; Körner, 1995). Factores como temperaturas congelantes, mayor velocidad del viento, suelos poco profundos, baja presión parcial de CO₂, entre otras (Richardson & Friedland, 2009), reducen la actividad de los meristemas y la formación de tejido nuevo (Kramer & Kozlowski, 1960; Tranquillini, 1964). Lo anterior deriva en formas de crecimiento características como árboles con enanismo (Beaman, 1962) y deformaciones estructurales (“krummholz”; Körner, 1995). Estos factores producen también una marcada disminución en la producción de semillas y el éxito de germinación (Coop & Givnish, 2008); así como en la sobrevivencia de las plántulas conforme se incrementa la altitud (Jobbágy & Jackson, 2000). Se ha reportado que *P. hartwegii* produce en promedio entre 180 y 200 semillas por cono (Alba-Landa *et al.*, 2003), de las cuales se reportan porcentajes de germinación que van de 22.5 a 98% (Ortega-Mata *et al.*, 2003); sin embargo, la supervivencia de las plántulas puede variar entre 58 y 94 % dependiendo de factores ambientales como la presencia de plantas nodriza entre otros (Velázquez *et al.*, 1986; Ramírez-Contreras & Rodríguez-Trejo, 2009), la presión de selección se acentúa conforme se incrementa la altitud (Maestre *et al.*, 2009), produciendo una menor densidad de individuos a mayores altitudes (Alfaro-Ramírez *et al.*, 2017), y deficiencias en el crecimiento de estos individuos (Beaman, 1962; Lauer, 1973), lo que deriva en un menor número de individuos por clase diamétrica y una menor tasa de producción de semillas viables entre los individuos aptos (Alba-Landa *et al.*, 2003; Ortega-Mata *et al.*, 2003).

De manera general se reconoce que *P. hartwegii* tiene una gran importancia ecológica debido a su elevada tolerancia a temperaturas bajas extremas y su distribución tan limitada (Arriaga & Gómez, 2004; Gómez-Mendoza & Arriaga, 2007). En las poblaciones de esta especie se presentan temperaturas promedio entre -2 y 5°C (Farjon, 2010); sin embargo, la especie llega a soportar temperaturas de hasta -30 °C (Beaman, 1962; Farjon & Styles, 1997). Por otra parte, la precipitación registrada en las poblaciones de esta especie es muy variable (Hartsough & Biondi, 2004). La mayoría de las lluvias se concentran en el verano (Farjon & Styles, 1997), con rangos de 200 hasta 1,800 mm de lluvia al año (Lauer, 1978; Perry, 1991). En la mayoría de sus

poblaciones se registra la caída de nieve durante periodos de tres a cuatro meses en la temporada invernal (Farjon & Styles, 1997), debido en gran parte a la altitud en la que se distribuye esta especie (Perry, 1991; Farjon, 2010). Por tal motivo se considera que *P. hartwegii* puede fungir como un indicador de los efectos de la variación en la temperatura actual sobre los ecosistemas terrestres (Arriaga & Gómez, 2004), por lo que numerosos estudios han buscado predecir la respuesta localizada de algunas poblaciones de esta especie al cambio climático (Gómez-Mendoza & Arriaga, 2007; Gutiérrez & Trejo, 2014). Las probabilidades para esta especie no son muy alentadoras (Villers & Trejo, 2000), ya que se prevé que pueda reducir su distribución entre 10 y 41.5 % en la Faja Volcánica Transmexicana (Gómez-Mendoza & Arriaga, 2007; Gutiérrez & Trejo, 2014), debido a que el incremento de temperatura esperado para México se proyecta hasta en 2 °C para el periodo entre 2020-2080 (Villers & Trejo, 2000).

A lo anterior hay que añadir las limitaciones fisiológicas intrínsecas de la especie (Kramer & Kozlowski, 1960). Por ejemplo, de acuerdo con Ricker et al. (2007), al incrementar la temperatura ambiental 0.6 °C, la tasa de crecimiento relativo de *P. hartwegii* se reducirá 10.6% en los próximos 100 años. Sin embargo el efecto del incremento de temperatura puede intensificarse de acuerdo con la edad de los árboles (Tranquillini, 1964); al respecto, se ha reportado que el incremento de temperatura durante la temporada invernal afecta en mayor medida a los árboles jóvenes (Pompa-García & Hadad, 2016), lo que implica que a largo plazo el cambio climático puede afectar gravemente el crecimiento y reproducción en las poblaciones de *P. hartwegii* debido a su estrecha adaptación a temperaturas congelantes.

Otro aspecto fundamental, estrechamente relacionado con las condiciones climáticas, son los incendios forestales (González-Rosales & Rodríguez-Trejo, 2004). Este fenómeno ha sido ampliamente estudiado y descrito para *P. hartwegii* (Rodríguez-Trejo, 2001), ya que esta especie también posee un elevado valor comercial, por lo que se han planteado estrategias para la mitigación de los efectos de los incendios sobre las poblaciones de esta especie (González-Rosales & Rodríguez-Trejo, 2004). *Pinus hartwegii* es considerada como una especie resistente al fuego (Rodríguez-Trejo, 2001;

Vera-Vilchis & Rodríguez-Trejo, 2007); incluso se ha reportado que los incendios pueden favorecer la germinación de semillas en estado de latencia (Rodríguez-Trejo, 2001), al incrementar la disponibilidad de nutrientes y acelerar la reincorporación de la materia orgánica al suelo (Ortega-Baranda & Rodríguez-Trejo, 2007). Sin embargo, cuando los incendios no logran controlarse o se presentan en temporadas atípicas pueden causar grandes estragos en la población de árboles (Rodríguez-Trejo, 2001), y favorecer la propagación de plagas como el descortezador *D. adjunctus* (Billings *et al.*, 2004).

Bajo las condiciones climáticas predichas para México, *P. hartwegii* podría enfrentar escenarios poco favorables (Arriaga & Gómez, 2004). Entre ellos la migración hacia mayores altitudes o latitudes en busca de sitios con condiciones favorables (Gómez-Mendoza & Arriaga, 2007), la cual se puede ver limitada por el propio rango de distribución de la especie, acotado a las cimas de las montañas más altas, y las implicaciones que conlleva vivir a esa altitud (Tranquillini, 1964). Otra posibilidad sería la adaptación de sus procesos fisiológicos a las nuevas condiciones ambientales a través de mecanismos de plasticidad fenotípica o adaptación (Arzate-Fernández *et al.*, 2016); sin embargo, la información sobre la diversidad genética de las poblaciones de esta especie aun es escasa (Viveros-Viveros *et al.*, 2009) y tampoco se cuenta con información sobre el flujo genético entre poblaciones (Arzate-Fernández *et al.*, 2016). El peor de los escenarios probable es la extinción local de alguna de las poblaciones de esta especie (Gutiérrez & Trejo, 2014). Sin embargo, aún existe poca información sobre los mecanismos que regulan la presencia de cada una de las poblaciones de esta especie y que tan resilientes pueden ser ante al cambio climático (Arriaga & Gómez, 2004), o en su caso sobre la capacidad *P. hartwegii* para modificar o conservar un nicho ecológico a largo plazo (Gómez-Mendoza & Arriaga, 2007; Gutiérrez & Trejo, 2014), lo que podría aportar mayor información sobre la posible respuesta de las poblaciones de esta especie ante el cambio climático.

Consideraciones finales

Aunque esta es una de las especies de pino más estudiadas, aún se requiere generar una gran cantidad de información sobre esta especie sobre todo en lo referente a su valor evolutivo y el potencial de adaptación ante el cambio climático. Particularmente, es necesario evaluar su diversidad genética, el papel que juega el incremento de temperatura como una presión selectiva sobre las poblaciones de esta especie y el flujo genético.

Parte II

Artículo publicado en PlosOne

Alfaro-Ramírez *et al.* (2020). Potential reduction of Hartweg's Pine (*Pinus hartwegii* Lindl.) geographic distribution. PLoS ONE 15(2): e0229178.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229178>

RESEARCH ARTICLE

Potential reduction of Hartweg's Pine (*Pinus hartwegii* Lindl.) geographic distributionFarid Uriel Alfaro-Ramírez¹, Jorge Enrique Ramírez-Albores^{1,2}, J. Jesús Vargas-Hernández³, Sergio Franco-Maass¹, Marlín Pérez-Suárez¹*

1 Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales (ICAR), Universidad Autónoma del Estado de México, El Cerrillo Piedras Blancas, Toluca de Lerdo, Estado de México, México, **2** Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México, **3** Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Carretera México- Texcoco, Montecillo, Estado de México, México

* These authors contributed equally to this work.

* mperezs@uaemex.mx, marpersua@gmail.com

OPEN ACCESS

Citation: Alfaro-Ramírez FU, Ramírez-Albores JE, Vargas-Hernández JJ, Franco-Maass S, Pérez-Suárez M (2020) Potential reduction of Hartweg's Pine (*Pinus hartwegii* Lindl.) geographic distribution. PLoS ONE 15(2): e0229178. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229178>

Editor: Paulo De Marco Júnior, Universidade Federal de Goiás, BRAZIL

Received: December 3, 2018

Accepted: February 3, 2020

Published: February 18, 2020

Copyright: © 2020 Alfaro-Ramírez et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: All relevant data are within the manuscript and its Supporting Information files.

Funding: This work was funded by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), basic science project number 219696 (<https://www.conacyt.gob.mx/>) to MPS and the PhD scholarship number 543046/292688 received by RJAR. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Abstract

Geographical distribution of forest species is closely regulated by environmental conditions, particularly temperature and precipitation. Climate change predicted by general circulation models is expected to modify the distribution of many species' distribution, especially those adapted to extreme environmental conditions, leading to large-scale migrations or local extinctions. The aim of this research was to determine the potential impact of climatic change on *Pinus hartwegii* geographic distribution and the niche breadth of its populations. Ecological niche models were used by generated with four different algorithms based on 19 bioclimatic variables in addition to altitude. Climatic niche breadth was delimited by the dispersion of species occurrence records within the intervals of the bioclimatic variables. We modelled future distribution based on three general circulation models, MIROC-ESM-CHEM, CCSM4 and HadGEM2-ES, using two representative concentration pathways (RCP) 2.6 and 8.5, for two-time horizons 2050 and 2070. Niche breadth analysis showed narrow ranges of suitability, indicating a strong relationship between the presence of *P. hartwegii* with the temperature of the warmest quarter and precipitation of the coldest quarter. In addition, the suitability area of *P. hartwegii* is predicted to be reduced up to 70% by 2070; the populations of the extreme northern and southern latitudes will be reduced in greater proportion than those of central Mexico. This suggest that environmental suitability area of *P. hartwegii* are reduced by the effect of the increase in environmental temperature. Therefore, it is necessary to monitor extreme populations of this species in the long term in order to establish efficient conservation strategies and well adaptive management facing climate change.

Introduction

Climate is the main determining factor of plant species distribution on a global scale [1]. At local level, however, the plant species presence depends not only on climate but also on other

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

factors such as altitude, availability of microsites and biological interactions [2, 3]. There is therefore some environmental specificity in the presence of a stable population of a particular species [4]. Geographical distribution of species is not random [5], and their dispersal and adaptability depend on the intrinsic limitations of the species. In addition, these which could be accentuated by ecological and physiological aspects specific of these species, such as biological associations, growth rate, or the pollen and seeds dispersion [6, 7], which aspects that can be drastically modified by changes in climatic conditions [1, 8, 9]. Moreover, to the complex interaction of limiting environmental factors as temperature or precipitation [10]. Therefore, each species occupies a specific area that represents a unique niche in the environment [4], and that persists along its evolutionary lineage [3]. However, when a modification of environmental condition resulted from some natural or anthropic perturbation the species could have conservative, breadth or shift its niche as an evolutive response. Under context of niche conservatism, the potential altitudinal migration of many forest species in the limit of its altitudinal distribution could result from the need of the species to conservative its niche. This last refers to the retention of certain characteristics of the ancestral fundamental niche over time and space [10]. However, the species also could breadth its niche adapting to the new conditions or even change it. To know the capacity of one species to conserve its niche is particularly important to predict future variations in the geographical distribution of a species as effect of climatic change [11], as the projections are based on the central hypothesis of niche conservatism [4, 12]. Accordingly, it has been suggested that if the climatic tolerance of a species is not extensive enough to face new environmental conditions, then those species with strong niche conservatism must migrate or become extinct [10, 13]. Climate change could significantly accelerate the migration or potential reduction of forest populations [8, 14, 15], due to the alteration of regulatory variables such as temperature, precipitation or wind intensity [8, 9]. Another important aspect is the genetic variability reduction of some populations, which limits their plasticity to adapt to new conditions [16, 17, 18] and then limit the survival of these species or their establishment at higher altitudes or northern latitudes [11, 14].

Species adapted to temperate and cold climates are more susceptible to climate change effects [3, 9]. Species distributed at high altitudes [7, 16, 19] are particularly are subject to harsh conditions such as shallow soils, low CO₂ partial pressure or high radiation indices [2, 8]. In this sense, there are reports that associate the increase in temperature with the reduction of the area occupied by forest species such as the Mexican White Pine (*Pinus ayacahuite*) [15] and the False Weymouth Pine (*Pinus pseudostrobus*) [14]; others predict massive migrations of Egg-Cone Pine (*Pinus oocarpa*) populations [20], or the growth rate reduction of Hartweg's Pine (*Pinus hartwegii*) [21]. Some projections even point to the local extinction of these and other associated species [22], which could be accentuated by the increase in pest incidence associated with temperature increase [8]. Under this vision, several models have been generated to evaluate the potential impact of climate change on forest species [23], producing a wide variety of projections that seek to represent the possible responses of these species [24]. In general, the most realistic models are those that include vegetation dynamics and atmospheric chemistry [23], due to these factors improve the model's predictive quality, even under different future scenarios. For Mexico, an increase of between 2 and 4 °C is predicted for the 2020–2080 period [25]. Under this scenario, the exclusive habitat of species adapted to high mountain conditions could be reduced or even disappear [14, 15], due the fact that the ideal conditions for these species could be located at higher altitudes or northern latitudes in the next 50 years [26].

Hartweg's Pine (*Pinus hartwegii* Lindl.) is considered one of the most vulnerable species to climate change [14, 15]. It has a discontinuous geographic distribution, from northeastern Mexico to northern El Salvador [27]. *Pinus hartwegii* presence is restricted to the highest

Mexican peaks, mainly in the Transmexican Volcanic Belt, such as Nevado de Colima, Nevado de Toluca, Popocatepetl-Iztaccihuatl, Pico de Orizaba and Cofre de Perote [28, 29, 30]. Previous studies [14, 15, 31], agree that the occupied area by this species in central Mexico will be reduced between 10% and 70% in response to climate change or even reaching the extinction of some of its population [1, 9]. The foregoing is of great local and regional importance because this species is tolerant to the low temperatures that dominate the high altitudes, being able to form forest that reach the limit of the tree line up to 4,200 m a.s.l. [29]. Therefore, this forest ecosystems are essential to regional climate regulation and others ecosystem services such as wind regulation, water harvesting, carbon sequestration and wildlife refuges throughout its geographical distribution [6, 25, 26, 32]. Despite the great importance of this species, the optimal intervals of climatic variables in which the species is found (i.e., the climatic niche associated with *P. hartwegii*) have not been studied. For this reason, knowledge of the potential distribution and niche breadth of this species could contribute understand the long-term effects of temperature increase and changes in precipitation regimes on their populations. Therefore, the objective of this research was to determine the potential impact of climate change on the distribution of *P. hartwegii* populations and their niche breadth within the territory occupied by this species under different climate change scenarios. This information will allow long-term monitoring of the distribution of *P. hartwegii* populations, and the identification of risk areas and opportunities for the conservation of this species in the face of the effects of climate change.

Materials and methods

Occurrence records

Pinus hartwegii occurrence data throughout its geographical distribution (from Mexico to Central America) were collected through GBIF (download 23 February 2017 and available at <https://www.gbif.org/>), as well as from specimens of Mexican herbaria as Instituto de Biología UNAM (MEXU), Escuela Nacional de Ciencias Biológicas-IPN (ENCB), Instituto de Ecología A.C. (XAL), Universidad Veracruzana Campus Xalapa (XALU), Universidad Veracruzana Campus Córdoba (CORU), and Colegio de Postgraduados Campus Montecillo (CHAPA). In addition, online databases of international herbaria such as the New York Botanical Garden (NYBG; <http://sweetgum.nybg.org/science/vh/>), Missouri Botanical Garden (MBG; <http://www.tropicos.org/Home.aspx>), Academy of Natural Sciences of Philadelphia (ANSP; <http://ph.ansp.org/>), and the Field Museum of Natural History (FMNH; <http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc/index.php?>) were consulted. The database was complemented with records obtained in the field between September 2014 and August 2017 from Pico de Orizaba, La Malinche, Iztaccihuatl-Popocatepetl, and Cerro El Potosi, which were obtained with a Garmin GPS (Model V, USA). *Pinus hartwegii* occurrence data were recorded by systematic stratified sampling to reduce the number of occurrence points per pixel. In addition, the widest possible range of geographic conditions under which the species is distributed was used, improving the homogeneity of the sample and reducing the prevalence of the species itself in a given set of environmental characteristics, in order to reduce the final bias in the suitability model [4]. This sampling was performed on the database obtained that represents the known distribution of the species and was used as background area, which corresponds to the distribution range 14° to 25° N and -97° to -103° W (Fig 1). A total of 1,788 occurrence records were obtained for *P. hartwegii*. This database was refined by (i) removing records prior to 1980 by the advanced of agriculture, (ii) duplicate occurrence records, (iii) occurrence records with coordinates outside of the natural distribution of the species and, (iv) occurrence records that did not have specific coordinates using package CoordinateCleaner in R-Studio [33]. Once the database

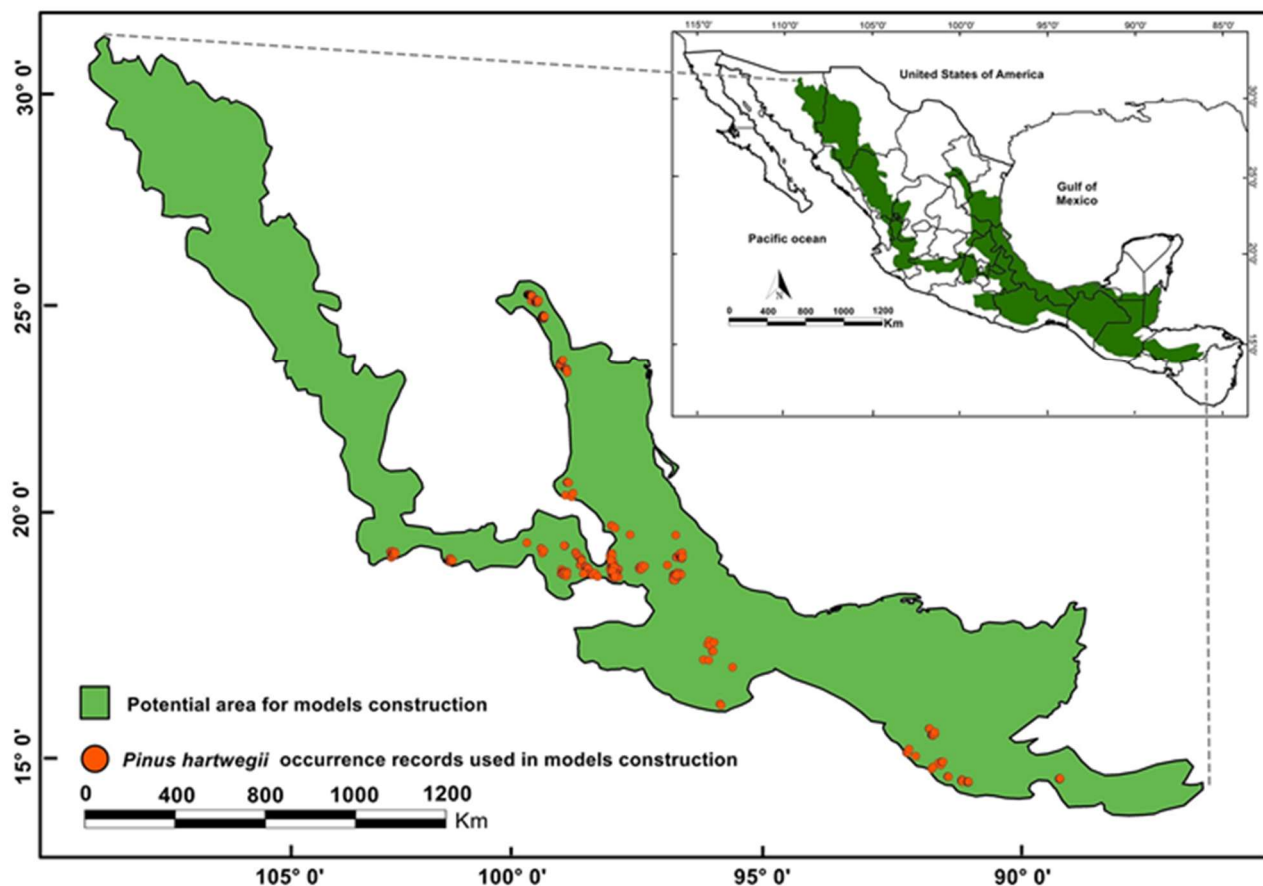


Fig 1. *Pinus hartwegii* current geographic distribution (shaded areas) and occurrence point used in the construction of its climate niche model (dots show).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229178.g001>

was cleaned up, a total of 477 unique occurrence records were obtained, that is, the records represent a unique location in a 30" of arc grid (approximately 1 km²) within the selected geographical area (S1 Table).

Bioclimatic variables

The 19 bioclimatic variables from WorldClim version 2.0 (available at <http://www.worldclim.org>) [34] were used. Many of these variables are of great importance in limiting the distribution of species [35], for Mexico and Central America they are available at a 30" arc resolution [34], and they have demonstrated adequate performance for ENM on different species [35, 36]. A Principal Component Analysis (PCA) was conducted to assess the collinearity between bioclimatic variables [35]. The fixed cumulative eigenvalue criteria were used [37], which consists in retain the set of components that explained at least 95% of the total variance, this include the first five axes (S2 Table). The layers were re-projected using the eigenvectors values for each cell, and ASCII files of the components were created with which run the models.

Climate change scenarios were derived from three general circulation models with which the models were run, the Model for Interdisciplinary Research on Climate—Earth System

Model—atmospheric Chemistry coupled version (MIROC-ESM-CHEM), The Community Climate System Model v.4 (CCSM4) and the Hadley Global Environment Model 2—Earth System (HadGEM2-ES; all available at <http://www.worldclim.org>) [34, 38]. Two-time horizons 2050 and 2070 were used for the three scenarios, as well as two Relative Concentration Pathways (RCP's) 2.6 and 8.5 representing an optimistic and pessimistic projection of particle concentration in the atmosphere. These models offer a Terrestrial System configuration that includes vegetation dynamics, ocean biology, and atmospheric chemistry [23], in addition providing excellent representations of climate trends for Mexico and Central America [36]. In the same way was carried out for future scenarios, preserving the first five axes of PCA. All bioclimatic layers were processed with the help of ArcMap 10.2 software [39] with SDMtoolbox functions [40].

Potential distribution and climatic niche breadth

Ecological niches models were built using four algorithms: Gradient Boosting Machine (GBM), Support Vector Machines (SVM), Random Forest (RF), and Maximum Entropy (MaxEnt). GBMs iteratively fit regression trees to random samples, taken with replacement from a given dataset, to find optimal parameter values for predictor variables. Random forest is an algorithm that generating a set of weak learners based on a data bootstrap, the algorithm converges on an optimal solution while avoiding issues related to CARTs (Classification and Regression Trees) and parametric statistics. Breiman [41] defines Random Forest as a collection of tree-structured weak learners comprised of identically distributed random vectors where each tree contributes to a prediction for x . To the algorithms SVM and MaxEnt used background presence data, and 10,000 random background units were considered in the algorithms [42]. SVM is a set of supervised learning methods that separate presence and pseudo-absence records in a hyperplane created from the input vectors [35]. MaxEnt, to the other hand, is based on the estimation of the probable distribution of species according to a set of environmental variables, with the aim of determining the maximum distribution of entropy [42]. This algorithm achieves high predictive accuracy, in a logistic format, by improving model calibration, which provides greater representativeness of suitability [43]. GBM, Random Forest and SVM algorithms were performed in R-Studio [33] and MaxEnt was performed using MaxEnt software version 3.4 [42]. The algorithms were fed with five layers derived from the PCA to improve model prediction. The models show the potential range on a scale from 0 to 1, where 1 indicates sites of high environmental suitability for the species and 0 indicates unsuitable sites. These algorithms are integrated in the computational platform bioemsembles.

To determine the niche breadth a Jackknife analysis was performed to identify the most limiting variables for *P. hartwegii* [44] the seven resulting variables were analyzed through the BioClim algorithm included on modeling module of DIVA-GIS software version 7.5 [45], obtained mean, standard deviation and the intervals at which the species presents an optimal behavior. The validation of the model was performed calculating the partial receiver operating characteristic (ROC) curve [46]. This is a modification of the original ROC curve that seeks to overcome the problem of the inclusion in the area under curve (AUC) calculation of the full spectrum of proportional variables in the study area; in addition, an equal weighting of omission and commission errors [47]. Different subsets of random data were used to perform 100 replicates. In these, the occurrence data were divided into different calibration and validation groups (70%-30% respectively) to each iteration [48]. The model that presented the best performance was selected for the projection of future climate change scenarios [35, 48]. Partial ROCs were performed in R-Studio [33] with the help of the NicheToolBox library [49]. Finally, to distinguish novel environmental conditions under future climate conditions, mobility-

oriented parity (MOP) analysis was used [50]. MOP identifies future environmental conditions not available in present climate conditions. Results allowed us to establish those areas of strict model extrapolation from those areas with current environmental conditions. MOP analyses was performed in NicheToolBox library [49].

Potential distribution under different climate change scenarios

For the construction of future models, the time horizons 2050 and 2070 have been used, for the three general circulation models (MIROC-ES-CHEM, CCSM4 and HadGEM2-ES) in combination with two representative concentration pathways (RCP). The RCP 2.6 was used as an optimistic model that assumes that maximum greenhouse gas (GHG) emissions will occur between 2010 and 2020, with a consequent substantial decrease in emissions. The RCP 8.5 was used as a pessimistic model that assumes that emissions will continue to increase throughout the 21st century [24]. Results of these were exported to ArcMap 10.2 [39] in order to apply a threshold value to produce the occurrence map. Applying a threshold is the last step of many species modelling approaches. It is necessary to transform the probability map in presence/absence data. Ten percentile training presence was used as suggested by Phillips and Dudík [43]. This threshold value provides a better ecologically significant result when compared with more restricted thresholds values. Finally, 12 change scenarios were presented for the suitability area of *P. hartwegii*. To estimate the variation in the potential distribution area, the difference between the area of the current potential distribution model and the different projection models under climate change scenarios was calculated using ArcMap 10.2 software [39].

Results

Potential current distribution models

Potential distribution models showed a similar distribution in the four algorithms used (Fig 2). However, the estimated total area occupied by the species varied according to the algorithm used being the suitability area estimated by GBM and RF larger compared to SVM and MaxEnt. Thus, projected area was 1,903.11 km² by GBM, 2,935.52 km² by RF, 1,296.32 km² by SVM, and 1,736.17 km² by MaxEnt (Fig 2).

Bioclimatic variables associated with *P. hartwegii* niche breadth

The Jackknife test showed a greater contribution of the mean temperature of the warmest quarter (Bio10), as well as the annual mean temperature (Bio1) and the maximum temperature of the warmest month (Bio5). By omitting the precipitation of the coldest quarter (Bio19), the models gain decreases in greater proportion, which shows a greater amount of information that is not present in the other variables. PCA shows the formation of four groups of correlated variables (Fig 3) from which the biologically most important for the species were selected.

Narrow intervals were found for the main bioclimatic variables that determine the distribution of *P. hartwegii* (Fig 4), and point dispersion showed relatively low averages for all bioclimatic variables (Table 1). The temperature of the warmest quarter (Bio10) and the precipitation of the coldest quarter (Bio19) were summarized graphically, which according to the analysis were the most limiting variables for the distribution of *P. hartwegii*. For this reason, the niche breadth is given by the most limiting variables, Bio10 and Bio19, which provide more information in contrast to the other five variables and explaining 92.1% of the data variation (Fig 5).

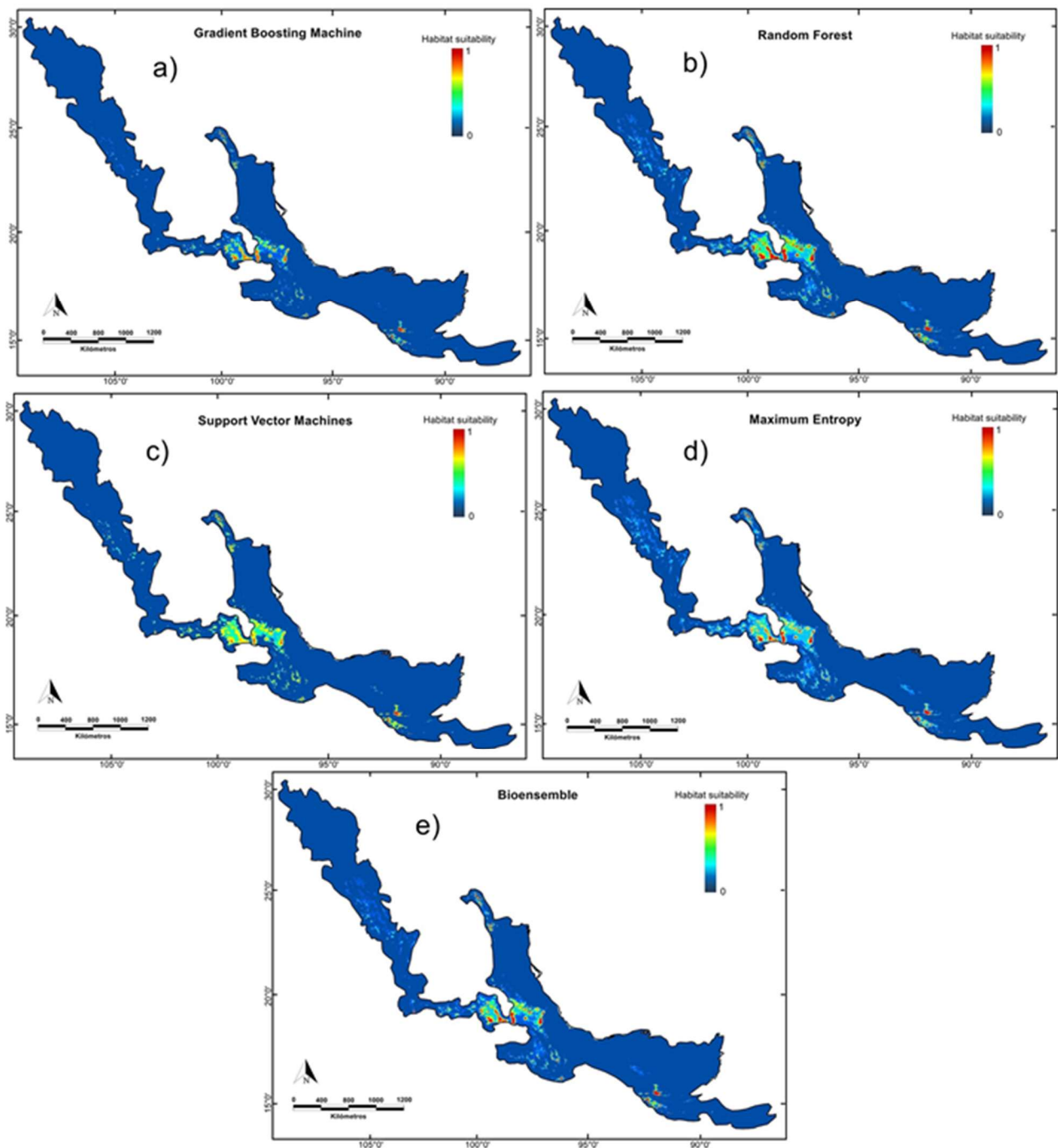


Fig 2. Potential current distribution models of *P. hartwegii* were constructed with the five main components that accumulate 95.77% of the data variation, generated by four algorithms: GBM, RF, SVM, and MaxEnt.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229178.g002>

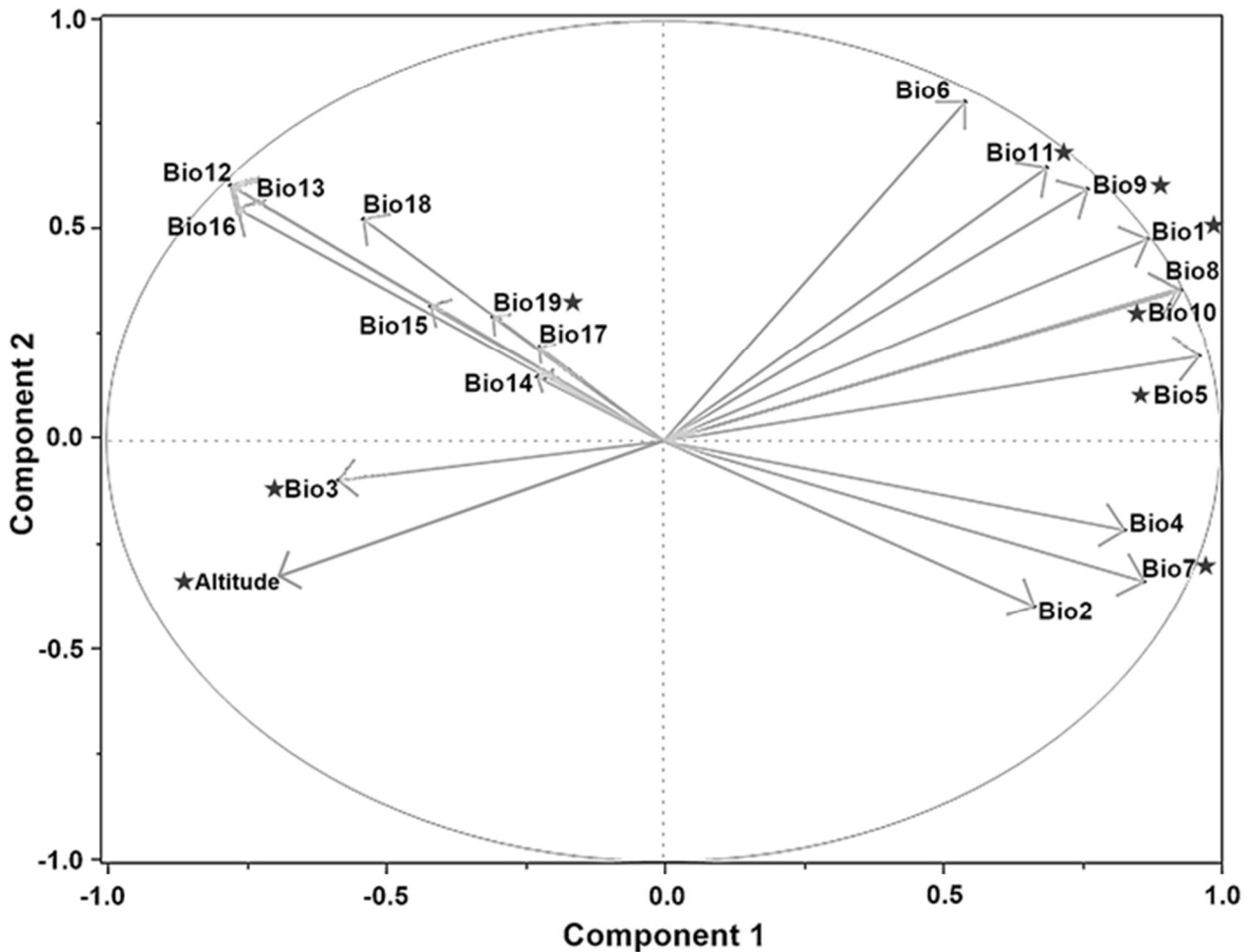


Fig 3. Principal components analysis of the environmental variables and altitude used in the modeling process of *P. hartwegii*. The symbol "*" indicates the nine variables that further limit the niche breadth.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229178.g003>

Models validation

The partial ROC calculations for each model showed differences in the fit of the models generated models (Table 2). GBM showed the lowest AUC value and MaxEnt the highest (Table 2). These values showed that MaxEnt was the model with the highest fit, indicating that for *P. hartwegii*, this model can predict the environmental suitability area of *P. hartwegii*.

Extrapolation assessment

The resulting figures of MOP analyses are available in S1 Fig, which show that there are no areas with strict extrapolation (i.e. with climate values outside the range of those in the calibration region). MOP for *P. hartwegii* showed a projection similarity a its calibration area. The similarity of the projection of *Pinus hartwegii* is concentrated in central Mexico, in specific, Transmexican Volcanic Belt.

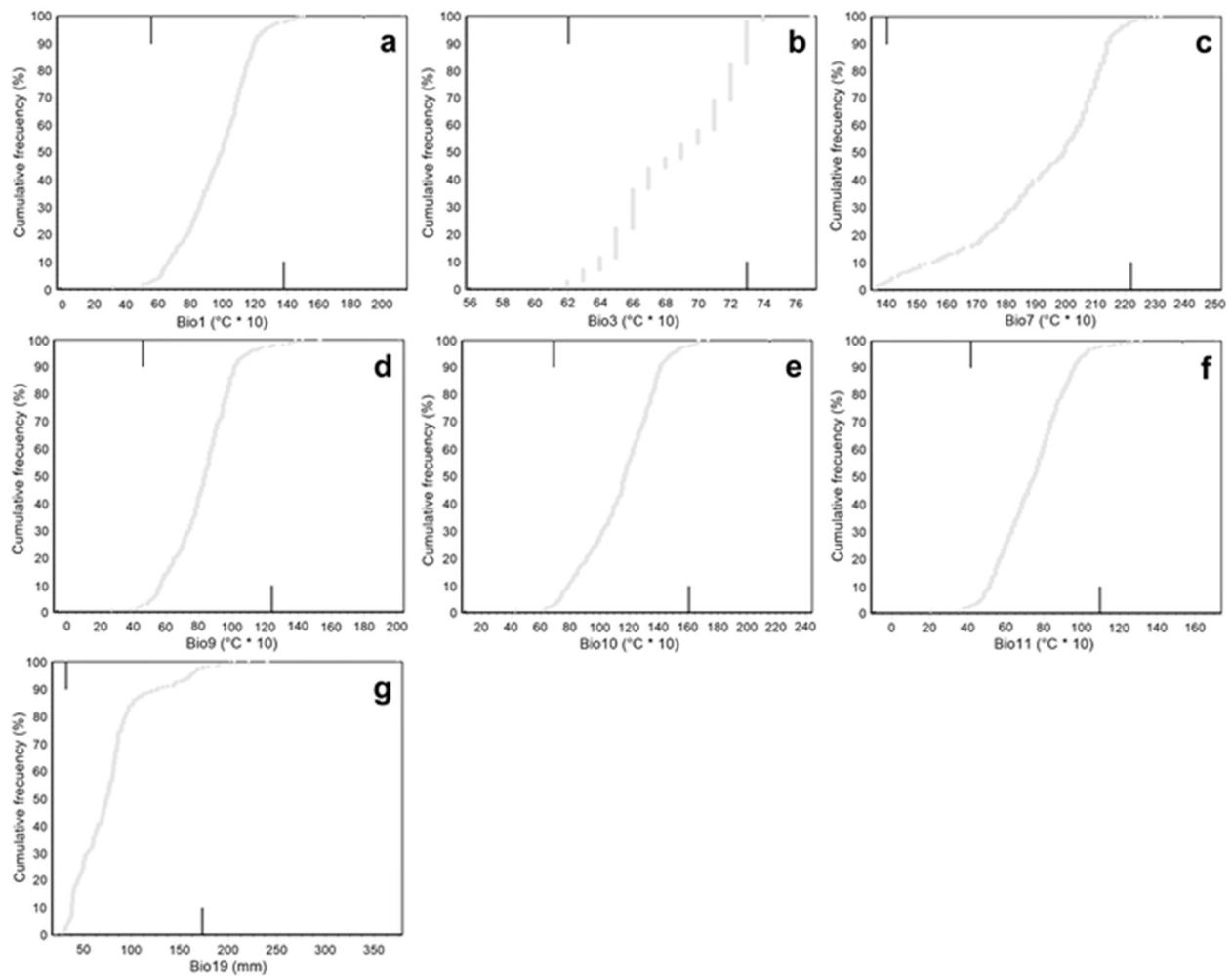


Fig 4. Cumulative frequencies of the bioclimatic variables associated with the niche breadth of *P. hartwegii*. Records with in the intervals of each bioclimatic variables: a) mean annual temperature (Bio1); b) isothermality (Bio3); c) mean annual temperature range (Bio7); d) mean driest quarter temperature (Bio9); e) mean warmest quarter temperature (Bio10); f) mean coldest quarter temperature (Bio11); and g) coldest quarter precipitation (Bio19).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229178.g004>

Table 1. Bioclimatic variables and their percent contributions associated with the niche breadth of *P. hartwegii* according to Jackknife analysis.

Variable	Mean	Standard Error	% contribution
Bio1	11.5°C	± 2.5°C	10.0
Bio3	6.8°C	± 3.5°C	2.0
Bio7	19.2°C	± 2.2°C	8.4
Bio9	8.2°C	± 1.9°C	4.8
Bio10	11.5°C	± 2.5°C	54.5
Bio11	7.4°C	± 1.8°C	2.7
Bio19	78.9 mm	± 38.4 mm	1.2
Altitude	3192.3 m	± 18.6 m	8.4

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229178.t001>

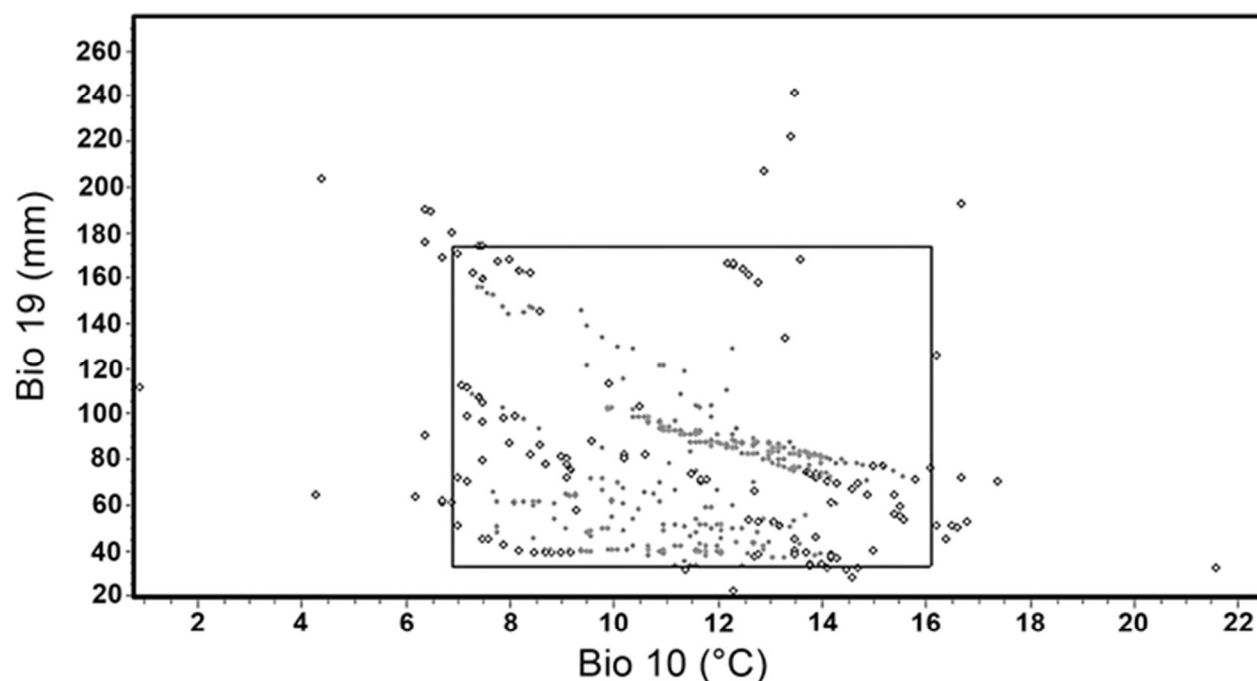


Fig 5. Niche breadth of *P. hartwegii* represented with two bioclimatic variables that provides the most information according to Jackknife analysis: The temperature of the warmest quarter (Bio10) and the precipitation of the coldest quarter (Bio19).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229178.g005>

Potential distribution of *P. hartwegii* under different climate change scenarios

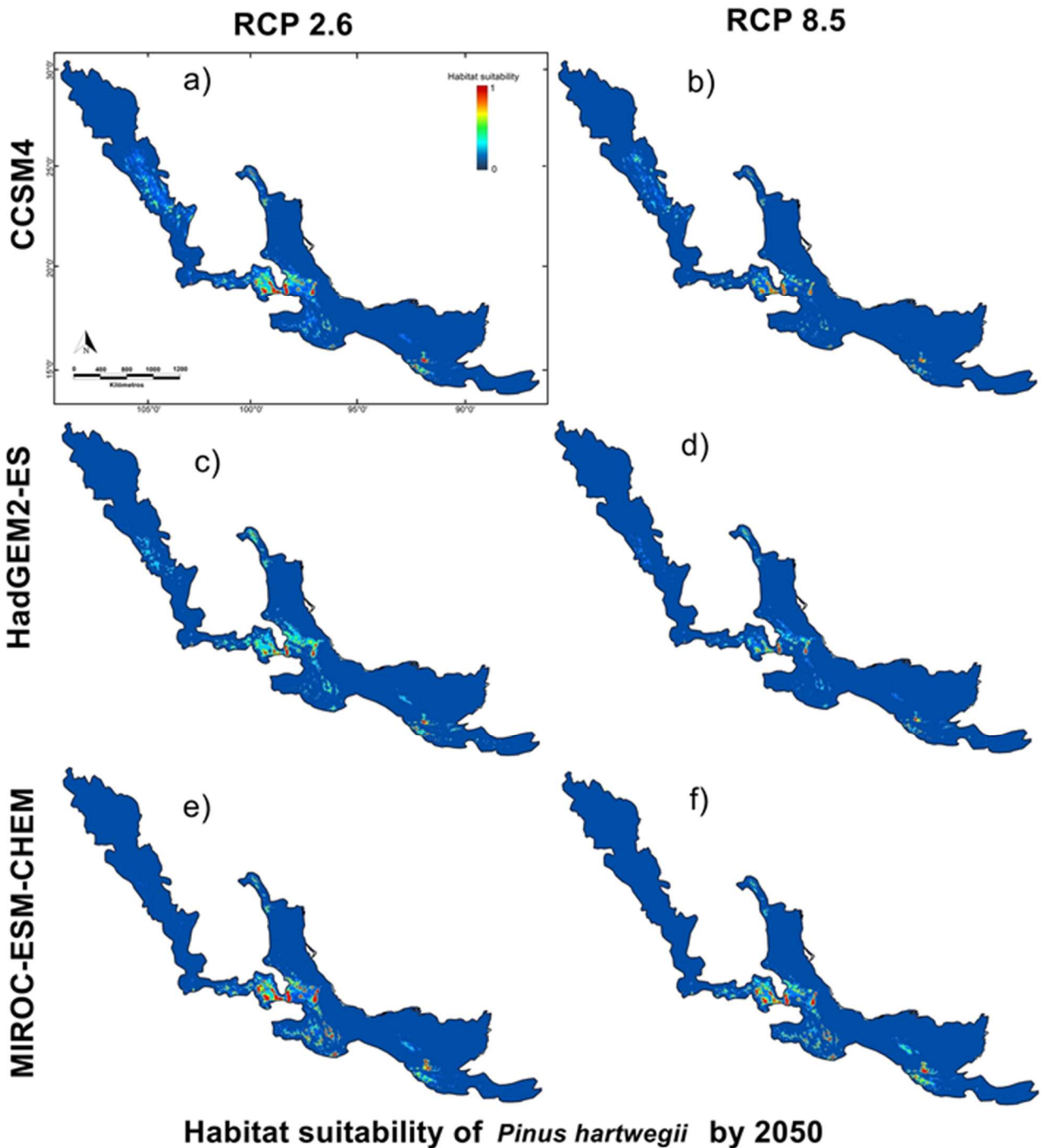
The potential range of *P. hartwegii* distribution showed a reduction in the area occupied by the species compared to the current distribution model. All used scenarios showed a clear trend towards *P. hartwegii* population reduction. However, according to the results of the partial ROC curves, HadGEM2-ES was the model that best describes the species environmental suitability, showing an important reduction in the suitability area of *P. hartwegii* (Figs 6 and 7). HadGEM2-ES 2050–2.6 (optimistic scenario) showed a partial reduction of the area (Table 3), equivalent to 29.3% of the current distribution (Table 3, Fig 6C), compared to scenario 2050–8.5 (pessimistic scenario) which showed a reduction equivalent to 39.8% with 841.01 km² of residual area (Table 3, Fig 6D).

In contrast to the optimistic model to 2050, HadGEM2-ES-2070 showed a greater reduction in the species populations. HadGEM2-ES-2070–2.6 showed a total reduction equivalent to 42.5% of the *P. hartwegii* current distribution with 803.29 km² of residual area (Table 4, Fig 7).

Table 2. Validation by calculating the partial ROC of models generated by four algorithms used. Area under the curve (AUC) and Standard deviation (SD) values are showed for each algorithm.

Algorithm	AUC ratio	SD	AUC at 0.5	AUC ratio at 0.5
GBM	1.241	±0.075	0.610	0.312
RF	1.292	±0.063	0.615	0.319
SVM	1.685	±0.032	0.773	0.352
MaxEnt	1.787	±0.015	0.878	0.493

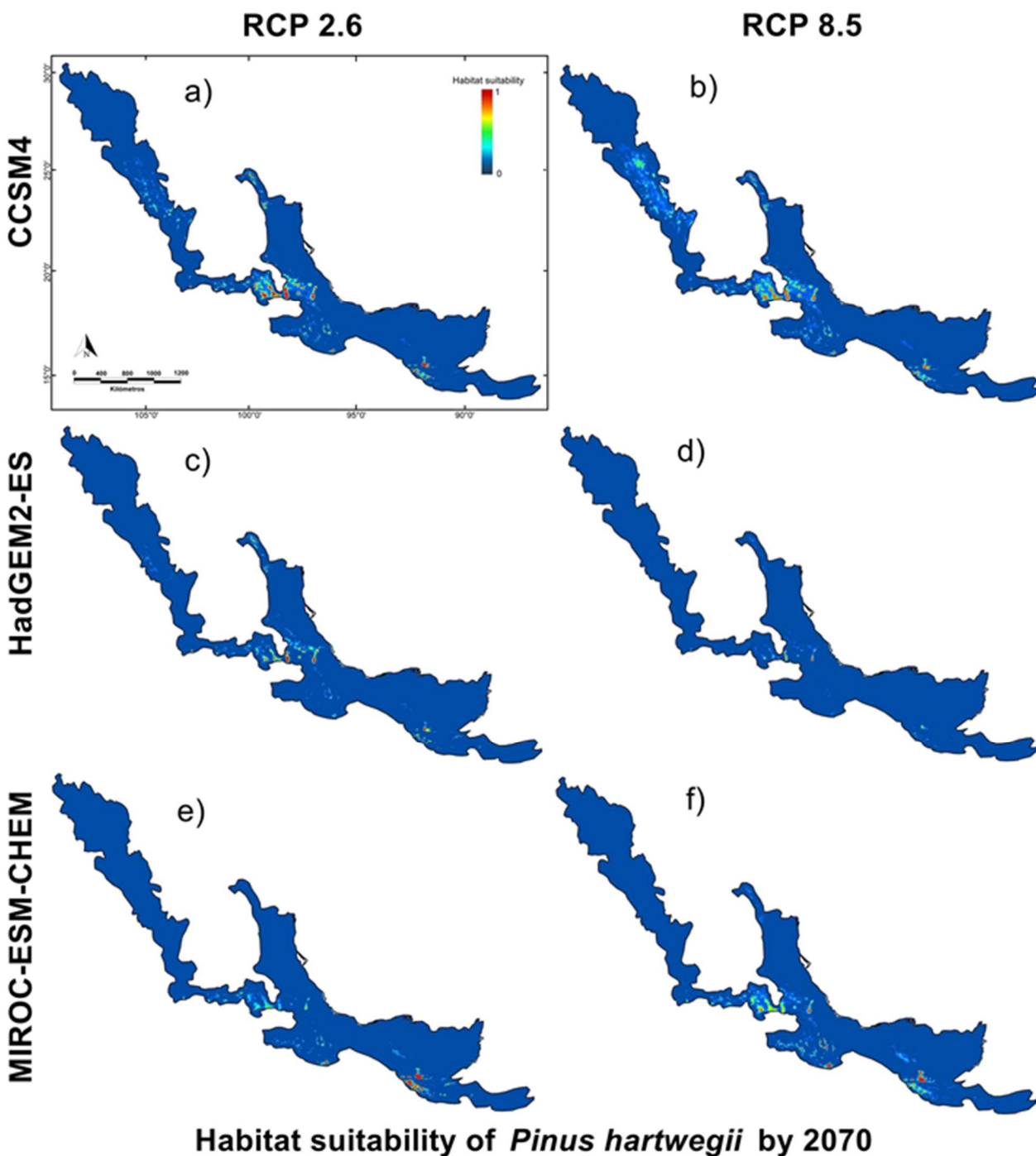
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229178.t002>



Habitat suitability of *Pinus hartwegii* by 2050

Fig 6. Climate niche model of *P. hartwegii* for 2050. Models comparing three general circulation models used MIROC-ES-CHEM, CCSM4, and HadGEM2-ES in combination with the two Relative Concentration Pathways used RCP's 2.6 and 8.5 for the horizon 2050.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229178.g006>



Habitat suitability of *Pinus hartwegii* by 2070

Fig 7. Climate niche model of *P. hartwegii* for 2070. Models comparing three general circulation models used MIROC-ES-CHEM, CCSM4, and HadGEM2-ES in combination with the two Relative Concentration Pathways used RCP's 2.6 and 8.5 for the horizon 2070.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229178.g007>

Table 3. Comparison between the suitability areas estimated by the current and future different general circulation models (GCM) for two Relative Concentration Pathways (RCP's) used for 2050.

GCM	Current	CCSM4		HadGEM2-ES		MIROC-ES-CHEM	
RCP		2.6	8.5	2.6	8.5	2.6	8.5
Suitability area (Km ²)	1,736.17	1,593.80	1,503.52	1227.47	1,045.17	1,343.79	1,102.46
Percentage occupied (%)	100	91.8	86.6	70.7	60.2	77.4	63.5
Reduced area (Km ²)	N/A	142.37	232.65	508.7	691	392.38	633.71
Percentage of reduction (%)	N/A	8.2	13.4	29.3	39.8	22.6	36.5

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229178.t003>

7C). Scenario 2070–8.5, to other hand, showed the greatest reduction in the area occupied, equivalent to 68.8% of the predicted by the current potential distribution model, occupying 435.87 km² of total area (Table 4, Fig 7D).

Discussion

In this study, the potential distribution of *P. hartwegii* under different scenarios of climate change were determined in order to determine to what extent this species will conserve or breadth its climate niche in the face of climate change. Results showed that niche breadth of *P. hartwegii* has narrow ranges of suitability intervals for all bioclimatic variables evaluated, indicating that the environmental requirements of this species are very specific/restricted in their preferences [51, 52, 53]. *Pinus hartwegii* is a pine species confined to most of the highest peaks in the Mexican mountains in an altitudinal range from 3,000 to 4,200 m [29]. In these mountain areas additional to low extreme temperatures up to -30 °C, other harsh condition such shallow soils, low CO₂ partial-pressure and eventual snow presence [2, 8], increase the ecological value of this specie in the local and regional climate regulation [54]. Here a strong relationship of the *P. hartwegii* presence with the temperature of the three months warmest of the year; in addition of precipitation of the tree coldest months of the year, i.e. winter precipitation. In areas where this species is distributed for example the Nevado de Toluca, this time period corresponds to April, May and June (warmest) and November, December and January (coldest). According to Villanueva-Díaz et al. [55] most of conifers in Mexico have a positive relationship with precipitation in the seasonal period winter-spring. This is adjudicated to role of moisture in the nutrients and carbon allocation to growth [56].

To the other hand, the fact that *P. hartwegii* is highly adapted to low temperatures makes also this species highly vulnerable at environmental temperature increases because of global warming [15, 20, 49, 53]. Thus, climate change predicted by the RCPs and time horizons used in this study display a greatly modify the distribution of *P. hartwegii* in the future. According to the results, the area occupied by this species could be reduced to 68.8% by 2070 compared to the current distribution model. This prediction is reinforced by the narrow ranges of suitability shown by the niche breadth for this species, which suggest a high specificity on the part of *P. hartwegii* for their population establishment. According to other projections [15, 20, 53],

Table 4. Comparison between the suitability areas estimated by the current and future different general circulation models (GCM) for two Relative Concentration Pathways (RCP's) used for 2070.

GCM	Current	CCSM4		HadGEM2-ES		MIROC-ES-CHEM	
RCP		2.6	8.5	2.6	8.5	2.6	8.5
Suitability area (Km ²)	1,736.17	1,491.37	1,296.91	998.29	541.68	1,020.86	583.35
Percentage occupied (%)	100	85.9	74.7	57.5	31.2	58.8	33.6
Reduced area (Km ²)	N/A	244.8	439.26	737.88	1,194.49	715.31	1,152.82
Percentage of reduction (%)	N/A	14.1	25.3	42.5	68.8	41.2	66.4

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229178.t004>

this species is very susceptible to being affected by climate change, due to its discontinuous distribution and the restricted range of climatic conditions to which it is adapted [49]. This, reduction in habitat suitability coincides with the results reported by other authors [14, 15, 57], who used earlier versions of the HadGEM model with projections to 2050. Gómez-Mendoza & Arriaga [14] made projections for 42 species of pines and oaks, estimating *P. hartwegii* as one of the species most affected by temperature increase. While Gutiérrez & Trejo [15] made projections for three species of pine and two of oak, concluding that the area occupied by *P. hartwegii* will be reduced up to 70% by 2050. However, these projections were made with algorithms such as GARP and BioClim which, according to several authors [33, 39, 46], tend to overestimate distribution areas. Bearing in mind that these studies have a limited time horizon and use models out to date, the projections made in the present study that show a reduction of between 29.3% and 68.8% in the distribution of *P. hartwegii* could be considered more realistic. These results also support the hypothesis that *P. hartwegii* is a highly vulnerable species to climate change however it is necessary to evaluate more closely the response of this species to temperature increase, including eco-physiological studies. *Pinus hartwegii* have been exposed to climatic variations throughout their evolutionary history [1, 15], but the pace of current changes far exceeds past patterns [49], the survival of this species to such changes will depend on its ability to adapt and on how quickly it can migrate to places with optimal climatic conditions [8, 58]. However, it is known that changes in vegetation distribution can often take hundreds or thousands of years [59]. These changes in distribution may be limited too by factors such as: availability of microsites [1, 19], the treeline shape and structure [21, 29], the health status of the vegetation [1, 60], and even the conservation status and deforestation [24].

Future distribution scenarios for *P. hartwegii* showed a reduction in the area of suitability associated with temperature increase at the sites where this species is found. Particularly in the populations located in the northeastern extreme in Nuevo León, Mexico, and the southern end of the distribution in El Salvador (see Fig 6), where, even for the optimistic scenario (2050–2.6), a reduction of almost 30% was observed. In addition, there are external factors such as the increment in pests and parasites related to the temperature increase [4, 58]. Aspects such as population dynamics or infestation capacity of *P. hartwegii* associated species such as Bark beetle (*Dendroctonus adjunctus*) or Dwarf mistletoes (*Arceuthobium globosum* and *A. vaginatum*) could be modified due to climate change [31, 57]. Unfortunately, there is still very little information on these pest species and how they may affect *P. hartwegii* populations in the future [1, 60]. On the other hand, there is an increase in anthropogenic pressure due to population growth and deforestation [31], in this regard, alternatives have been proposed such as assisted migration [19]. These alternatives which seeks to reduce decoupling between natural forest populations and the climate for which they are adapted [52], although there is still little information on the viability of these strategies on a large scale. These factors could have a negative impact on the establishment of new individuals at higher altitudes, or on the ability of trees to adapt to new conditions. In this sense, it would be favorable to evaluate in the long term not only the potential distribution of *P. hartwegii*, but also of the associated species and their effect on the populations of this species in relation to climate change. In addition, MOP analyses were used to minimize extrapolation errors to assess predictions [50]. In our study, the suitability areas of *P. hartwegii* in the models were mostly restricted to environmental zones like the calibration areas; therefore, supporting our models.

Conclusions

The potential distribution models of *P. hartwegii* showed a reduction of the most suitable habitat in the populations of the latitudinal extremes of their distribution. Based on climate change

projections, the suitability area will decline by between 29.3% and 68.8% over the next 50 years, which implies increased pressure on the forests made up of this species and all the biological diversity they contain. The reduction of the potential future range could be accentuated by factors such as anthropogenic pressure, driving populations from extreme northeastern and southern latitudes into extinction. Reducing the suitability area of *P. hartwegii* can lead to increased selection pressure in these ecosystems. The long-term effects of climate change on the populations of the species need to be assessed, as well as the genetic factors that could reduce or increase the effect of environmental conditions on these populations. Establishing long-term monitoring schemes to evaluate *in situ* the response to temperature increase of the different populations of *P. hartwegii* is a priority for their conservation.

Supporting information

S1 Fig. Mobility-oriented parity (MOP) analysis of *Pinus hartwegii* in future scenarios 2050 (A) and 2070 (B).
(PDF)

S1 Table. Principal components analysis performed to extract non-collinear axes from the 20 variables used in the ecological niche modeling.
(PDF)

S2 Table. Occurrence data used for construction of the models of suitability area of *P. hartwegii*, in current and future scenarios, showing bioclimatic values for each point.
(PDF)

Acknowledgments

FUAR acknowledges to the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the scholarship granted (292688) to complete his PhD studies. This research was supported by a grant to MPS from CONACyT no. 219696.

Author Contributions

Conceptualization: Farid Uriel Alfaro-Ramírez, Marlín Pérez-Suárez.

Data curation: Farid Uriel Alfaro-Ramírez, Jorge Enrique Ramírez-Albores, J. Jesús Vargas-Hernández, Marlín Pérez-Suárez.

Formal analysis: Farid Uriel Alfaro-Ramírez, Jorge Enrique Ramírez-Albores, J. Jesús Vargas-Hernández, Sergio Franco-Maass.

Funding acquisition: Marlín Pérez-Suárez.

Investigation: Farid Uriel Alfaro-Ramírez, Jorge Enrique Ramírez-Albores, J. Jesús Vargas-Hernández, Sergio Franco-Maass, Marlín Pérez-Suárez.

Methodology: Farid Uriel Alfaro-Ramírez, Jorge Enrique Ramírez-Albores, J. Jesús Vargas-Hernández, Sergio Franco-Maass.

Project administration: Marlín Pérez-Suárez.

Resources: Marlín Pérez-Suárez.

Software: Farid Uriel Alfaro-Ramírez, Jorge Enrique Ramírez-Albores, Sergio Franco-Maass.

Supervision: Jorge Enrique Ramírez-Albores, J. Jesús Vargas-Hernández, Marlín Pérez-Suárez

Validation: Jorge Enrique Ramírez-Albores, J. Jesús Vargas-Hernández, Sergio Franco-Maass.

Visualization: Sergio Franco-Maass.

Writing – original draft: Farid Uriel Alfaro-Ramírez.

Writing – review & editing: Jorge Enrique Ramírez-Albores, J. Jesús Vargas-Hernández, Sergio Franco-Maass, Marlín Pérez-Suárez.

References

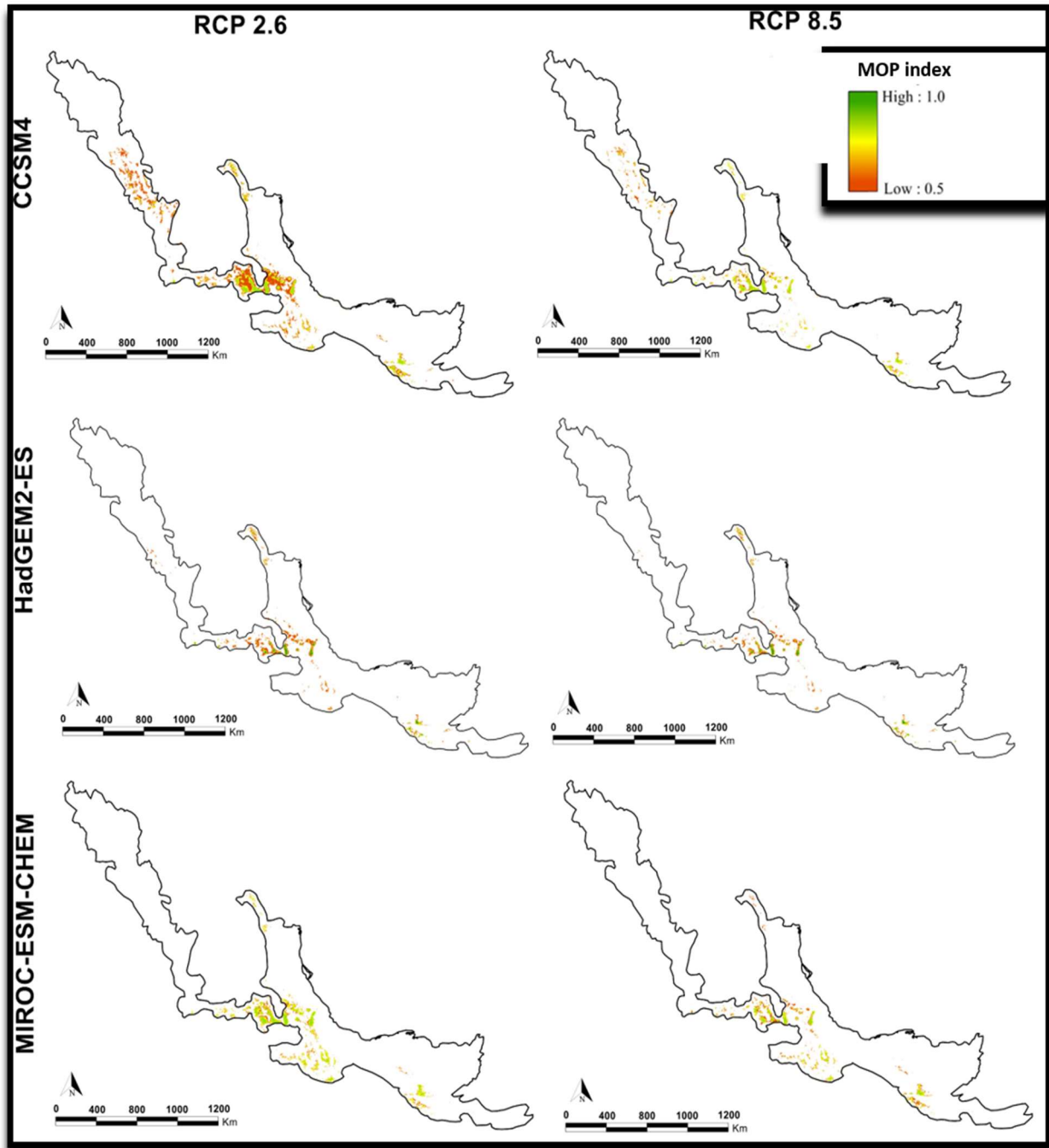
1. Mckenney DW, Pedlar JH, Lawrence K, Campbell K, Hutchinson MF. Potential impacts of climate change on the distribution of North American trees. *BioScience*. 2007; 57:939–948. <https://doi.org/10.1641/B571106>
2. Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*. 2009; 97:199–205. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x>
3. Martínez-Meyer E, Díaz-Porras D, Peterson AT, Yáñez-Arenas C. Ecological niche structure and range wide abundance patterns of species. *Biology Letters*. 2012; 9:20120637. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0637> PMID: 23134784
4. Peterson AT, Tian H, Martínez-Meyer E, Soberón J, Sánchez-Cordero V. Modeling ecosystems shifts and individual species distribution shifts. In: Lovejoy T, Hannah L, editors. *Climate change and biodiversity*. Connecticut: Yale University Press. 2005. p. 211–228.
5. Maciel-Mata CA, Manríquez-Morán N, Octavio-Aguilar P, Sánchez-Rojas G. Geographical distribution of the species: a concept review. *Acta Universitaria*. 2015; 25:3–19. <https://doi.org/10.15174/au.2015.690>
6. Kramer PJ, Kozlowski TT. *Physiology of trees*. New York: McGraw-Hill. 1960.
7. Tranquillini W. The physiology of plants at high altitudes. *Plant Physiology*. 1964; 15:345–362. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.15.060164.002021>
8. Gray P. Impacts of climate change on diversity in forested ecosystems: Some examples. *The Forestry Chronicle*. 2005; 81:655–661. <https://doi.org/10.5558/ffc81655-5>
9. Pompa-García M, Hadad MA. Sensitivity of pines in Mexico to temperature varies with age. *Atmosfera*. 2016; 29:209–219. <https://doi.org/10.20937/ATM.2016.29.03.03>
10. Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, Anacker BL, Buckley LB, Cornell HV, et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*. 2010; 13:1310–1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x> PMID: 20649638
11. Martínez-Meyer E, Peterson AT, Serván JI, Kiff LF. Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx*. 2006; 40:411–418. <https://doi.org/10.1017/S0030605306001360>
12. Warren DL, Glor RE, Turelli M. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*. 2008; 62:2868–2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x> PMID: 18752605
13. Jackson MM, Gergel SE, Martin K. Effects of climate change on habitat availability and configuration for an endemic coastal alpine bird. *PLoS ONE*. 2015; 10:0142110. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142110>
14. Gómez-Mendoza L, Amiaga L. Modeling the effect of climate change on the distribution of Oak and Pine species of Mexico. *Conservation Biology*. 2007; 21:1545–1555. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00814.x> PMID: 18173478
15. Gutiérrez E, Trejo I. Effect of climatic change on the potential distribution of five species of temperate forest trees in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2014; 85:179–188. <https://doi.org/10.7550/rmb.37737>
16. Kozlowski T, Pallardy S. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *The Botanical Review*. 2002; 68:270–334. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0270:AAAROW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0270:AAAROW]2.0.CO;2)
17. Soberón J, Miller CP. Evolución de los nichos Ecológicos. *Miscelánea Matemática*. 2009; 49:83–99. <http://www.misclaneamatematica.org/Misc49/4906.pdf>
18. Reed TE, Schindler DE, Waples RS. Interacting effects of phenotypic plasticity and evolution on population persistence in a changing climate. *Conservation Biology*. 2011; 25:56–63. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01552.x> PMID: 20646016

19. Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2006; 37:637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
20. Saénz-Romero C, Guzmán-Reyna R, Rehfeldt GE. Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, Mexico; implications for seed zoning, conservation of forest genetic resources, tree breeding and global warming. *Forest Ecology and Management*. 2006; 229:340–350. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.04.014>
21. Ricker M, Gutiérrez-García G, Daly DC. Modeling long-term tree growth curves in response to warming climate: test cases from a subtropical mountain forest and a tropical rainforest in Mexico. *Canadian Journal of Forestry Research*. 2007; 37:977–989. <https://doi.org/10.1139/X06-304>
22. Lynch M, Lande R. Evolution and extinction in response to environmental change. In: Kareiva PM, Kingsolver JG, Huey RB, editors. *Biotic Interactions and Global Change*. Sinauer Sunderland Mass. 1993. p. 234–250.
23. Collins WJ, Bellouin N, Doutriaux-Boucher M, Gedney N, Hinton T, Jones CD, et al. Evaluation of the HadGEM2 model. Hadley Centre Technical Note no. HCTN 74. Met Office. 2008. <https://www.metoffice.gov.uk/research/modelling-systems/unified-model/climate-models/hadgem2>
24. IPCC, 1st ed. Stocker TF, et al. editors. *Climate Change 2013: The physical science basis. Working group 1 (WG1). Contribution to the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) 5th Assessment Report (AR5)*. Cambridge University Press. 2013.
25. Villers L, Trejo I. El cambio climático y la vegetación. In: Gay C, editor. *México: una visión hacia el siglo XXI. El cambio climático en México*. México: INECC-UNAM. 2000. p. 57–72.
26. Viveros-Viveros H, Saénz-Romero C, Vargas-Hernández JJ, López-Upton J, Ramírez-Valverde G, Santacruz-Varela A. Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl.: Height growth, shoot phenology and cold damage in seedlings. *Forest Ecology and Management*. 2009; 257:836–842. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.021>
27. Rzedowski J. *Vegetación de México*. Ciudad de México: LIMUSA. 1978.
28. Perry JP. *The pines of Mexico and Central America*. Portland: Timber Press Inc. 1991.
29. Corderón G, Rzedowski J. *Flora fanerogámica del Valle de México*. 1st ed. México: CONABIO-Instituto de Ecología A.C., 2005.
30. Lauer W. Timberline Studies in Central Mexico. *Arctic and Alpine Research*. 1978; 10:383–396. <https://doi.org/10.1080/00040851.1978.12003975>
31. Arriaga L, Gómez L. Posibles efectos del cambio climático en algunos componentes de la biodiversidad de México. In: Martínez J, Fernández A, editors. *Cambio climático: una visión desde México*. México: INECC. 2004. p. 255–265. Retrieved from: <http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones2/libros/437/ariaga.html>
32. Arzate-Fernández AM, Gutiérrez-González G, Heredia-Bobadilla RL. *Diversidad genética de dos especies de coníferas en el Nevado de Toluca: una alternativa de conservación*. 1st ed. Toluca: UAEMex. 2016.
33. R-Studio. R-Studio software, version 1.0.143 [software]. 2016. Available from: <https://www.rstudio.com/products/rstudio/download/>
34. Fick SE, Hijmans RJ. WorldClim 2.0: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 2017. Available from: <http://www.worldclim.org>
35. De Marco P, Corrêa C. Evaluating collinearity effects on species distribution models: an approach based on virtual species simulation. *PLoS ONE*. 2018; 13:e0202403. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202403> PMID: 30204749
36. Fernández-Eguarte A, Zavala-Hidalgo J, Romero-Centeno R, Conde-Álvarez AC, Trejo-Vázquez RI. Actualización de los escenarios de cambio climático para estudios de impactos, vulnerabilidad y adaptación. México: UNAM-INECC-SEMARNAT, 2015. Available from: <http://atlasclimatico.unam.mx/AECC/servmapas>
37. Jackson DA. Stopping rules in principal components analysis: A comparison of heuristic and statistical approaches. *Ecology*. 1993; 74:2204–2214. <https://doi.org/10.2307/1939574>
38. Met Office, Hadley Centre *Global Environment Model version 2—HadGEM2*. 2008. Available from: http://www.worldclim.org/cmip5_30s
39. ESRI. ArcGIS—ArcMap for desktop. Version 10.2 [software] ESRI Inc. 2013. Available from: <http://desktop.arcgis.com/es/arcmap/>
40. Brown JL, Benett JR, French CM. SDMtoolbox 2.0: the next generation Python-based GIS toolkit for landscape, genetic, biogeographic and species distributions model analyses. *Peer J*. 2017; 5:e4095. <https://doi.org/10.7717/peerj.4095> PMID: 29230356

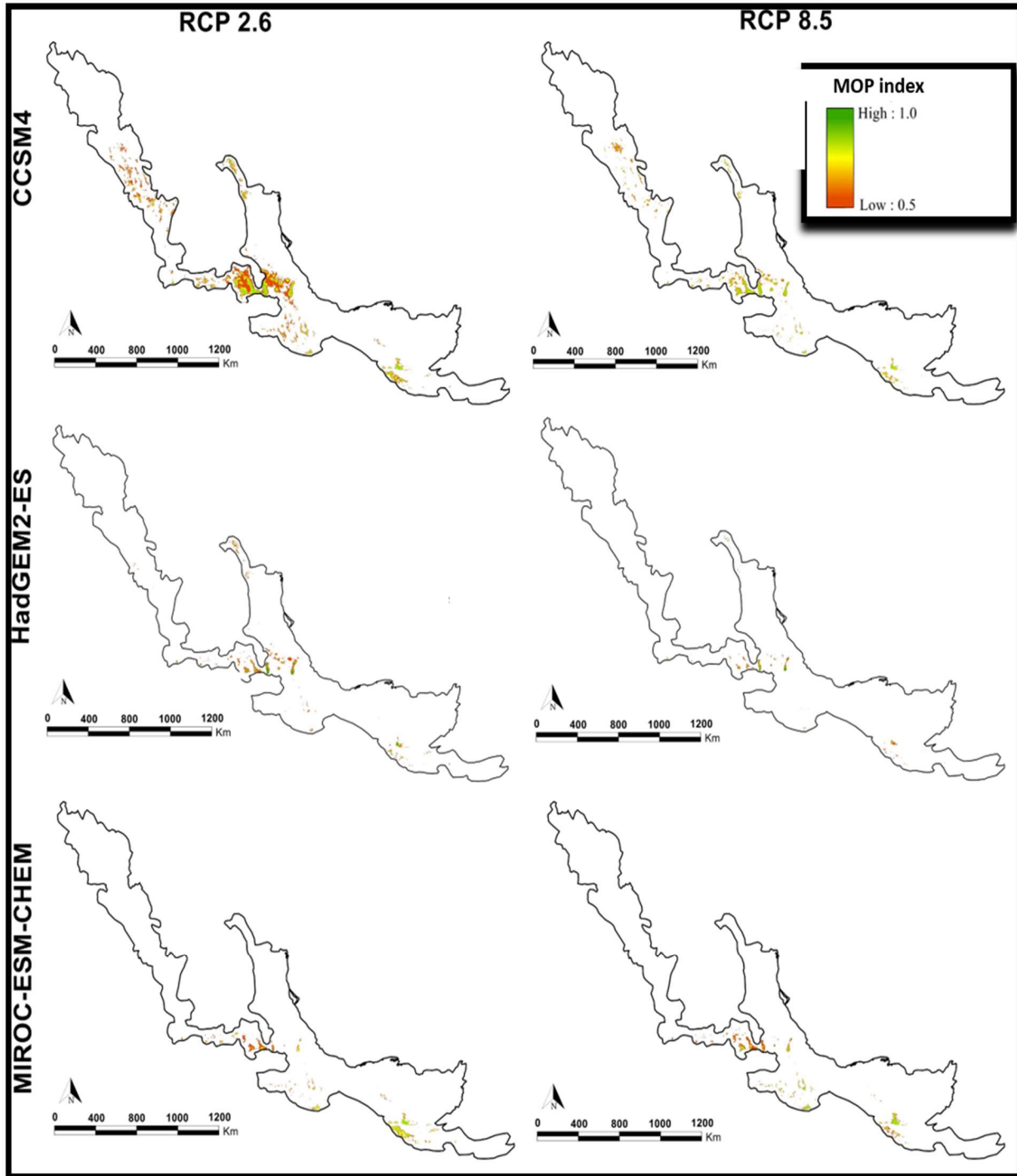
41. Breiman L. Random Forest. *Machine Learning*. 2001; 45: 15–32. <https://doi.org/10.1023/A:101093340>
42. Phillips SJ, Anderson RP, Schaphire RE. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 2006; 190:231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
43. Phillips SJ, Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*. 2008; 31:161–175. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05203.x>
44. Mueller LD, Altenberg L. Statistical inference on measures of niche overlap. *Ecology*. 1985; 66:1204–1210.
45. Hijmans RJ, Guarín L, Bussink C, Mathur P, Cruz M, Barrantes I, et al. DIVA-GIS. Version 7.5 [software]. LizardTech, Inc. & University of California. 2012. Available from: <http://www.diva-gis.org/>
46. Peterson AT, Papes M, Soberón J. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*. 2008; 213:63–72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>
47. Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Real R. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*. 2007; 17:145–151. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x>
48. Mendes P, De Marco P. Bat species vulnerability in Cerrado: integrating climatic suitability with sensitivity to land-use changes. *Environmental Conservation*. 2017; 45:67–74. <https://doi.org/10.1017/S0376892917000194>
49. Osorio-Olvera L. NicheToolBox R package [software]. 2016; Available from: <https://github.com/luismuraonichetoolbox>
50. Owens HL, Campbell LP, Dornak LL, Saupe EE, Barve N, Soberón J, et al. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*. 2013; 263:10–18. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.011>
51. Alfaro-Ramírez FU, Arredondo-Moreno JT, Pérez-Suárez M, Endara-Agramont AR. *Pinus hartwegii* Lindl. treeline ecotone: structure and altitudinal limits at Nevado de Toluca, Mexico. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 2017; 23:261–273. <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2016.10.055>
52. Sáenz-Romero C, Lindig-Cisneros RA, Joyce DG, Beaulieu J, St. Clair JB, Jaquish BC. Assisted migration of forest populations for adapting trees to climate change. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 2016; 22:303–323. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2014.10.052>
53. Castellanos-Acuña D, Lindig-Cisneros R, Sáenz-Romero C. Altitudinal assisted migration of Mexican pines as an adaptation to climate change. *Ecosphere*. 2015; 6(1):1–16. <https://doi.org/10.1890/ES14-00375.1>
54. Körner C. Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations. In Chapin F S, Körner C (eds). *Arctic and alpine biodiversity: Patterns, causes and ecosystem consequences. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, vol. 113. Springer, Berlin, Heidelberg. 1995; pp.45–62. https://doi.org/10.1007/978-3-642-78966-3_4
55. Villanueva-Díaz J, Stahle DW, Luckman BH, Cerano-Paredes J, Therrell MD, Cleveland MK, et al. Winter-spring precipitation reconstructions from tree rings for northeast Mexico. *Climatic Change*. 2007; 83(1–2): 117–131. <https://doi.org/10.1007/s10584-006-9144-0>
56. Fritts HC. *Tree rings and climate*. The Blackburn Press, New Jersey, USA, 2001; pp. 584.
57. Thuiller W, Lavergne S, Roquet C, Boulangéat I, Araujo MB. Consequences of climate change on the Tree of Life in Europe. *Nature*. 2011; 448:550–552. <https://doi.org/10.1038/nature09705>
58. Aitken NS, Yeaman S, Holliday JA, Wang T, Curtis-McLane S. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*. 2008; 1:95–111. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x> PMID: 25567494
59. Nogués-Bravo D, Araujo MB, Errea MP, Martínez-Rica JP. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change*. 2007; 17:420–428. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2006.11.00>
60. Peters RL. Effects of global warming of forest. *Forest Ecology and Management*. 1990; 35:13–33. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(90\)90229-5](https://doi.org/10.1016/0378-1127(90)90229-5)

S 1 Figures Mobility-oriented parity (MOP) analysis of *Pinus hartwegii* in future scenarios 2050 (A) and 2070 (B).

(A)



(B)



S 1 Table Principal Components Analysis performed to extract non-collinear axes from the 20 variables used in the ecological niche modeling. Principal component axis (PC) were selected until their accumulated explanation proportion reached 95%. Loadings of PCs for each variable are being shown, as well as PC's eigenvalues, proportion of explained variance of each PC, and accumulated proportion of explained variance.

Bioclimatic Variable	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
Annual Mean Temperature	0.2843	0.2195	-0.0364	0.0601	-0.0078
Mean Diurnal Range	0.2043	-0.2195	-0.1124	0.4534	-0.0424
Isothermality	-0.1895	-0.0388	-0.2129	0.4489	-0.5817
Temperature Seasonality	0.2617	-0.1231	0.2241	-0.1656	0.2711
Max Temperature of Warmest Month	0.3093	0.0740	-0.0070	0.1563	0.0975
Min Temperature of Coldest Month	0.1839	0.3895	-0.0053	-0.0262	-0.0895
Temperature Annual Range	0.2698	-0.1923	-0.0053	0.2249	0.1948
Mean Temperature of Wettest Quarter	0.3005	0.1613	0.0097	-0.0228	0.0247
Mean Temperature of Driest Quarter	0.2503	0.2779	-0.0133	0.1095	0.0619
Mean Temperature of Warmest Quarter	0.3021	0.1569	0.0145	0.0341	0.0640
Mean Temperature of Coldest Quarter	0.2278	0.3050	-0.1356	0.1520	-0.1104
Annual Precipitation	-0.2401	0.3170	0.0243	0.0850	0.0617
Precipitation of Wettest Month	-0.2380	0.3156	-0.0393	0.0809	0.1404
Precipitation of Driest Month	-0.0722	0.0696	0.4965	0.2103	-0.0625
Precipitation Seasonality	-0.1316	0.1608	-0.3977	0.2471	0.3632
Precipitation of Wettest Quarter	-0.2387	0.2865	-0.0534	0.1859	0.2347
Precipitation of Driest Quarter	-0.0692	0.1072	0.5011	0.1388	-0.0948
Precipitation of Warmest Quarter	-0.1607	0.2866	-0.0769	-0.3936	-0.0077
Precipitation of Coldest Quarter	-0.0959	0.1423	0.4523	0.2507	0.0709
Altitude	-0.2019	-0.2115	0.0059	0.2418	0.5303
Principal components eigenvalue	9.765	4.0165	3.39	1.4561	0.5274
Proportion explained by each PC (%)	48.825	20.083	16.95	7.281	2.637
Accumulated proportion explained by each PC	48.825	68.908	85.858	93.138	95.775

S 2 Table Occurrence data used for construction of the models of suitability area of *P. hartwegii*, in current and future scenarios, showing bioclimatic values for each point. Data occurrence records obtained by GBIF (available in <https://doi.org/10.15468/dl.g745wv>).

ID	Species	Longitud	Latitude	Bio1	Bio2	Bio3	Bio4	Bio5	Bio6	Bio7	Bio8	Bio9	Bio10	Bio11	Bio12	Bio13	Bio14	Bio15	Bio16	Bio17	Bio18	Bio19	Altitude
1	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.650844	19.603345	132	128	62	1947	234	30	204	146	124	154	104	1085	216	8	93	625	27	457	56	2856
2	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.6443	19.612288	132	127	62	1944	234	30	204	145	124	154	104	1084	216	8	92	624	27	457	56	2831
3	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.63278	19.50528	134	128	63	1851	234	32	202	147	126	155	108	1114	224	8	94	651	25	464	55	2508
4	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.63111	19.47639	147	132	63	1824	248	41	207	161	138	168	121	1065	215	7	94	624	22	443	52	2140
5	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.61722	19.5125	80	112	63	1565	169	-8	177	90	73	98	58	1362	281	12	92	812	42	545	84	3401
6	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.6168	19.62153	120	124	62	1904	220	21	199	133	112	142	93	1133	229	8	93	660	29	474	61	2832
7	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.60827	19.554328	68	109	63	1501	156	-17	173	77	62	86	47	1410	292	13	91	840	47	560	93	3614
8	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.60716	19.56525	62	108	63	1445	148	-22	170	71	55	79	42	1444	300	14	90	859	51	572	98	3843
9	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.60333	19.58417	83	113	62	1644	175	-6	181	93	76	102	60	1325	274	11	92	788	41	534	82	3777
10	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.58667	19.59667	95	117	62	1755	189	1	188	106	88	115	70	1256	259	10	93	745	36	513	73	3396
11	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.58328	19.57639	98	117	61	1746	193	4	189	109	90	118	73	1249	257	10	92	741	35	511	71	3284
12	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.58222	19.54361	106	120	62	1808	203	11	192	118	98	127	81	1217	249	9	93	720	32	501	66	3037
13	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.56024	19.60383	139	132	62	1983	243	33	210	153	131	162	111	1050	211	7	94	606	24	448	51	2578
14	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.56036	19.553822	134	129	62	1931	236	30	206	148	125	156	107	1090	220	8	94	634	26	460	53	2564
15	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.55296	19.537909	145	134	63	1912	248	38	210	159	136	166	117	1050	213	7	94	611	22	445	50	2309
16	<i>Pinus hartwegii</i>	-103.54167	19.575	144	134	63	1941	247	36	211	158	135	165	115	1044	211	7	93	603	24	445	51	2444
17	<i>Pinus hartwegii</i>	-102.34778	19.39604	100	126	64	1593	197	3	194	109	94	118	77	1340	283	9	96	808	39	570	58	2828
18	<i>Pinus hartwegii</i>	-102.34883	19.41778	91	123	65	1514	186	-2	188	100	86	108	69	1368	288	10	94	820	44	312	64	2940
19	<i>Pinus hartwegii</i>	-102.34278	19.395	100	126	64	1593	197	3	194	109	94	118	77	1340	283	9	96	808	39	570	58	2886
20	<i>Pinus hartwegii</i>	-102.33694	19.40889	89	122	65	1501	183	-3	186	97	84	106	67	1378	290	10	95	826	44	314	65	3362
21	<i>Pinus hartwegii</i>	-102.334687	19.379671	129	139	65	1800	234	22	212	141	123	150	103	1216	261	5	99	747	25	527	40	2495
22	<i>Pinus hartwegii</i>	-102.32833	19.42417	81	120	65	1426	174	-9	183	88	76	98	61	1406	294	11	93	839	48	318	71	3673
23	<i>Pinus hartwegii</i>	-102.327035	19.395505	110	131	65	1650	210	10	200	120	104	128	86	1299	276	7	97	789	33	556	52	2805
24	<i>Pinus hartwegii</i>	-102.32694	19.41222	80	119	65	1448	172	-9	181	88	75	96	59	1413	296	12	93	843	50	320	71	3434
25	<i>Pinus hartwegii</i>	-102.32366	19.435	91	123	65	1515	186	-1	187	99	86	108	69	1366	288	10	95	820	44	311	64	3685
26	<i>Pinus hartwegii</i>	-102.31972	19.45278	120	135	65	1759	222	16	206	131	113	139	94	1253	268	7	98	765	31	540	46	3338
27	<i>Pinus hartwegii</i>	-102.316642	19.41668	76	118	65	1411	166	-13	179	83	71	92	55	1427	298	12	93	849	52	323	74	3494
28	<i>Pinus hartwegii</i>	-102.31083	19.45889	108	131	65	1683	208	8	200	118	102	126	83	1295	276	8	97	786	36	297	53	3100
29	<i>Pinus hartwegii</i>	-102.30883	19.385	102	127	65	1594	199	6	193	111	97	119	79	1340	283	9	96	808	39	306	58	2810
30	<i>Pinus hartwegii</i>	-102.30444	19.42778	84	121	65	1478	177	-7	184	92	79	101	62	1396	293	11	93	834	47	317	69	3629
31	<i>Pinus hartwegii</i>	-102.30194	19.39583	91	124	65	1496	186	-2	188	100	86	108	70	1377	289	10	95	827	44	313	64	3237

32	Ponax_bartwezi	-102.29278	19.44583	86	122	65	1467	179	-6	185	93	80	102	64	1386	291	11	94	829	47	316	67	3365
33	Ponax_bartwezi	-102.268267	19.41251	112	132	65	1677	213	12	201	122	106	131	88	1299	276	7	97	790	34	556	52	2970
34	Ponax_bartwezi	-102.258207	19.411719	113	132	65	1673	214	13	201	123	108	132	89	1297	276	7	97	789	34	556	51	2787
35	Ponax_bartwezi	-100.5983	19.80501	96	134	70	1318	190	1	189	102	95	111	76	1205	253	15	87	692	73	295	78	3379
36	Ponax_bartwezi	-100.583465	25.371632	109	137	63	2488	216	1	215	130	78	137	73	611	97	19	55	272	69	216	74	2567
37	Ponax_bartwezi	-100.579171	25.373263	97	135	64	2366	201	-8	209	116	83	122	62	680	110	22	54	301	76	238	84	3091
38	Ponax_bartwezi	-100.57528	25.37582	111	137	64	2515	217	3	214	133	79	139	75	599	96	18	56	268	66	213	72	3091
39	Ponax_bartwezi	-100.57427	25.365341	108	137	64	2440	213	0	213	128	77	134	72	618	99	19	55	275	69	219	75	2692
40	Ponax_bartwezi	-100.569092	25.364674	91	135	65	2309	194	-13	207	109	77	116	57	713	116	23	55	317	79	250	87	2941
41	Ponax_bartwezi	-100.568237	25.376962	110	137	64	2478	216	2	214	130	78	137	74	609	97	19	55	271	69	216	74	3455
42	Ponax_bartwezi	-100.568015	25.371097	89	134	65	2297	193	-13	206	108	76	114	56	721	117	23	54	320	80	253	90	2941
43	Ponax_bartwezi	-100.56227	25.376218	111	136	63	2481	216	3	213	132	80	138	75	606	97	19	55	270	68	214	73	3586
44	Ponax_bartwezi	-100.56028	25.36104	83	133	65	2241	185	-19	204	101	69	107	50	759	124	25	54	337	84	265	95	2747
45	Ponax_bartwezi	-100.558491	25.372855	89	134	65	2278	192	-14	206	107	75	113	55	723	118	23	54	321	80	253	90	3070
46	Ponax_bartwezi	-100.557057	25.357357	108	137	64	2417	214	1	213	128	78	135	73	619	99	19	55	275	69	220	75	2747
47	Ponax_bartwezi	-100.552	25.376	114	136	63	2503	220	6	214	135	83	141	78	586	93	18	56	262	65	208	70	3585
48	Ponax_bartwezi	-100.551418	25.357572	108	137	64	2417	214	1	213	128	78	135	73	619	99	19	55	275	69	220	75	2735
49	Ponax_bartwezi	-100.551346	25.364972	92	135	65	2303	196	-11	207	111	78	117	59	705	115	23	55	313	79	246	87	3048
50	Ponax_bartwezi	-100.549	25.369	91	134	65	2297	193	-13	206	110	77	115	57	714	117	23	55	318	79	250	87	3048
51	Ponax_bartwezi	-100.54663	25.376084	118	136	63	2532	224	9	215	140	86	146	81	567	90	17	56	255	62	203	67	3585
52	Ponax_bartwezi	-100.546005	25.355989	112	137	64	2475	218	4	214	133	81	139	76	596	95	18	55	266	66	211	72	2735
53	Ponax_bartwezi	-100.545084	25.36885	91	134	65	2297	193	-13	206	110	77	115	57	714	117	23	55	318	79	250	87	3048
54	Ponax_bartwezi	-100.544172	25.364698	84	133	65	2230	187	-17	204	102	72	109	52	748	123	24	54	332	83	261	93	2670
55	Ponax_bartwezi	-100.53849	25.367575	99	135	64	2352	204	-5	209	118	85	125	65	670	109	21	55	298	75	235	82	3039
56	Ponax_bartwezi	-100.536844	25.364793	85	133	65	2231	188	-16	204	103	72	110	53	745	122	24	54	331	82	261	92	2670
57	Ponax_bartwezi	-100.53576	25.375852	118	136	63	2565	224	9	215	141	86	146	81	565	90	17	55	254	62	201	67	3498
58	Ponax_bartwezi	-100.53143	25.357357	104	136	64	2393	208	-2	210	124	90	130	69	646	104	20	55	287	72	228	79	2739
59	Ponax_bartwezi	-100.52988	25.367575	105	136	64	2407	210	-1	211	125	75	132	70	639	104	20	55	285	72	225	77	3142
60	Ponax_bartwezi	-100.528411	25.364175	86	133	65	2210	188	-15	203	104	73	110	54	743	122	24	55	330	82	259	92	2739
61	Ponax_bartwezi	-100.528218	25.356929	94	135	65	2304	198	-9	207	113	80	119	61	701	114	22	54	310	78	245	87	2739
62	Ponax_bartwezi	-100.419214	25.220205	102	136	65	2265	205	-3	208	120	89	126	68	674	110	22	54	296	76	238	82	3362
63	Ponax_bartwezi	-100.52979	25.347989	116	137	63	2487	222	7	215	138	85	143	80	575	91	17	56	257	63	205	69	2596
64	Ponax_bartwezi	-100.393814	25.213661	92	135	65	2177	195	-10	205	109	79	115	60	730	121	24	55	321	82	255	90	3518
65	Ponax_bartwezi	-100.394217	25.199182	99	136	65	2202	203	-4	207	116	87	123	67	690	113	23	54	302	78	242	84	2912
66	Ponax_bartwezi	-100.478632	25.347646	111	136	63	2440	216	3	213	132	80	138	76	614	99	19	55	273	69	217	74	3054
67	Ponax_bartwezi	-100.520918	25.35466	91	134	65	2288	194	-12	206	110	78	116	58	714	117	23	55	317	79	250	87	3002

68	Pinus_bartoczi	-100.519102	25.361441	91	134	65	2269	194	-12	206	110	78	116	58	717	118	23	55	319	79	251	87	3002
69	Pinus_bartoczi	-100.511544	25.367855	114	136	63	2496	220	6	214	136	83	141	78	590	95	18	55	264	65	209	70	3340
70	Pinus_bartoczi	-100.513114	25.349268	105	136	64	2390	210	-1	211	125	75	131	70	643	104	20	55	285	72	227	78	3112
71	Pinus_bartoczi	-100.417906	25.21146	84	134	66	2124	186	-17	203	101	72	107	53	765	127	25	55	337	85	267	95	3137
72	Pinus_bartoczi	-100.400655	25.204084	88	134	65	2157	191	-13	204	106	76	112	57	745	123	25	54	327	83	260	92	3100
73	Pinus_bartoczi	-100.427424	25.220919	96	136	66	2197	199	-7	206	113	84	120	64	703	115	23	54	308	79	246	87	3310
74	Pinus_bartoczi	-100.512211	25.347174	105	136	64	2390	210	-1	211	125	75	131	70	643	104	20	55	285	72	227	78	2679
75	Pinus_bartoczi	-100.401488	25.211936	88	134	66	2137	190	-13	203	104	75	111	56	751	124	25	54	330	84	263	92	3464
76	Pinus_bartoczi	-100.510988	25.355758	90	134	65	2254	193	-11	204	109	77	115	57	722	118	23	54	320	80	252	90	3112
77	Pinus_bartoczi	-100.50988	25.367575	114	136	63	2496	220	6	214	136	83	141	78	590	95	18	55	264	65	209	70	3340
78	Pinus_bartoczi	-100.508769	25.360355	94	134	64	2294	198	-9	207	113	81	119	61	700	115	22	55	311	78	245	85	3112
79	Pinus_bartoczi	-100.423044	25.214792	97	136	66	2204	200	-6	206	114	85	121	65	697	114	23	54	306	79	244	86	2999
80	Pinus_bartoczi	-100.491162	25.340579	113	136	63	2458	218	4	214	134	82	140	77	601	97	18	55	268	66	213	72	2471
81	Pinus_bartoczi	-100.504129	25.366745	115	136	63	2477	220	7	213	136	84	142	79	590	95	18	55	264	65	209	70	3150
82	Pinus_bartoczi	-100.415941	25.20688	102	137	65	2286	207	-3	210	120	89	127	69	671	109	22	55	294	76	236	82	2841
83	Pinus_bartoczi	-100.485437	25.339579	109	136	64	2397	214	3	211	130	79	135	75	621	100	19	56	276	69	220	74	2528
84	Pinus_bartoczi	-100.358952	25.246199	90	133	65	2166	191	-12	203	106	78	113	58	751	125	25	55	330	84	262	92	3440
85	Pinus_bartoczi	-100.501829	25.361465	107	135	63	2358	211	0	211	126	77	133	72	635	103	20	56	283	71	224	76	3289
86	Pinus_bartoczi	-100.501751	25.354542	94	134	64	2304	198	-9	207	113	81	119	61	703	115	23	54	311	79	245	87	3289
87	Pinus_bartoczi	-100.501555	25.346408	98	135	64	2320	202	-6	208	116	84	123	64	682	112	22	55	303	76	239	84	2820
88	Pinus_bartoczi	-100.50134	25.237647	113	138	64	2396	219	5	214	134	83	139	78	599	94	19	54	263	68	213	73	2791
89	Pinus_bartoczi	-100.49311	25.360377	122	135	62	2526	228	12	216	144	91	149	86	545	86	15	56	246	58	197	64	3207
90	Pinus_bartoczi	-100.493355	25.346776	93	134	65	2276	196	-10	206	112	80	118	60	709	116	23	54	314	79	248	87	3081
91	Pinus_bartoczi	-100.490095	25.351011	127	134	62	2583	233	17	216	150	95	155	90	517	81	14	57	236	54	188	59	3207
92	Pinus_bartoczi	-100.486026	25.343825	103	135	64	2344	208	-2	210	123	90	129	69	654	107	21	55	291	73	230	79	3101
93	Pinus_bartoczi	-100.41194	25.24139	116	137	64	2348	221	8	213	136	87	142	82	598	96	19	55	264	67	212	72	2792
94	Pinus_bartoczi	-100.409612	25.214329	86	134	66	2127	188	-14	202	103	74	110	55	756	125	25	54	332	85	264	94	3340
95	Pinus_bartoczi	-100.408184	25.206833	99	136	65	2240	203	-5	208	118	87	124	67	687	112	22	54	301	77	242	84	2957
96	Pinus_bartoczi	-100.402017	25.220848	108	137	65	2294	212	2	210	127	95	133	75	644	104	21	54	282	73	228	79	3266
97	Pinus_bartoczi	-100.39191	25.24499	121	137	64	2368	226	12	214	141	91	147	87	579	92	18	55	257	64	207	69	2655
98	Pinus_bartoczi	-100.38972	25.20722	77	132	66	2059	178	-22	200	92	65	99	47	811	135	27	55	358	89	282	101	3207
99	Pinus_bartoczi	-100.386234	25.197553	92	135	66	2179	195	-9	204	109	79	116	60	732	121	24	54	321	82	256	90	2993
100	Pinus_bartoczi	-100.38111	25.20917	104	136	65	2223	208	0	208	123	92	128	72	670	110	22	55	293	76	235	82	3390
101	Pinus_bartoczi	-100.373348	25.19791	82	133	66	2105	183	-18	201	98	70	105	51	789	131	26	55	347	88	275	98	3107
102	Pinus_bartoczi	-100.373216	25.210362	107	137	65	2251	211	2	209	126	79	132	74	655	107	21	55	287	74	231	79	3388
103	Pinus_bartoczi	-100.36885	25.203812	87	133	65	2107	189	-13	202	104	76	110	56	758	126	25	54	333	85	264	94	3581

104	Pinax_harvozii	25.24361	98	135	65	2209	201	-4	205	117	86	122	66	701	116	23	55	308	79	245	85	3200
105	Pinax_harvozii	25.21432	107	137	65	2251	211	2	209	126	79	132	74	655	107	21	55	287	74	231	79	3223
106	Pinax_harvozii	25.19371	81	132	66	2090	182	-18	200	97	69	104	51	792	133	26	54	349	88	276	98	2834
107	Pinax_harvozii	25.251	92	134	66	2173	194	-9	203	110	80	116	61	735	123	24	55	324	82	256	90	3200
108	Pinax_harvozii	25.206904	95	135	65	2164	198	-7	205	113	83	119	64	721	120	24	54	316	81	251	88	3581
109	Pinax_harvozii	25.215	111	137	64	2279	215	4	211	130	82	136	78	636	104	20	55	279	71	225	76	3036
110	Pinax_harvozii	25.206999	106	136	65	2243	209	0	209	124	93	130	73	668	110	22	55	293	75	235	81	3499
111	Pinax_harvozii	25.2455	84	132	66	2097	184	-16	200	100	72	107	53	781	131	26	54	344	87	271	96	3422
112	Pinax_harvozii	25.238242	86	132	65	2104	187	-14	201	102	73	109	55	776	131	25	55	342	86	270	95	3392
113	Pinax_harvozii	19.68111	101	138	71	1274	196	3	193	107	101	115	82	1038	211	13	82	572	70	259	83	3275
114	Pinax_harvozii	19.671445	101	138	71	1302	196	2	194	107	100	115	82	1040	212	13	82	573	70	259	83	3308
115	Pinax_harvozii	19.67917	101	138	71	1274	196	3	193	107	101	115	82	1038	211	13	82	572	70	259	83	3275
116	Pinax_harvozii	24.870235	116	143	66	2191	223	8	215	134	89	140	85	640	105	22	54	272	75	227	78	2727
117	Pinax_harvozii	24.855847	127	146	66	2270	234	15	219	146	99	152	94	604	97	22	52	252	73	213	77	2553
118	Pinax_harvozii	24.880338	112	142	66	2186	218	5	213	130	85	136	80	659	108	23	54	281	77	233	81	3063
119	Pinax_harvozii	24.863253	112	142	66	2167	218	5	213	129	86	136	80	662	109	23	54	282	77	234	81	2761
120	Pinax_harvozii	24.833	135	149	67	2316	243	21	222	154	108	161	102	581	92	22	51	238	72	204	76	2346
121	Pinax_harvozii	24.877623	101	139	66	2083	206	-2	208	117	90	124	71	707	118	24	55	304	79	249	87	3063
122	Pinax_harvozii	24.887362	108	141	66	2116	213	2	211	124	97	131	77	677	112	23	54	289	77	239	83	3112
123	Pinax_harvozii	24.872533	109	141	67	2108	213	3	210	125	98	131	78	677	112	23	54	289	77	239	83	2938
124	Pinax_harvozii	19.575	104	139	71	1309	199	4	195	111	104	119	85	1033	209	12	81	567	67	255	85	3073
125	Pinax_harvozii	24.901027	117	143	66	2183	223	9	214	135	91	142	86	644	106	22	54	274	75	227	79	2926
126	Pinax_harvozii	24.892283	108	141	67	2116	212	2	210	124	96	131	77	683	114	23	55	293	78	240	84	3147
127	Pinax_harvozii	24.873706	94	138	67	2056	198	-7	205	110	84	117	64	740	124	25	54	319	82	260	91	3180
128	Pinax_harvozii	24.878815	89	136	67	1992	191	-11	202	104	78	111	60	767	129	26	55	332	85	269	94	3286
129	Pinax_harvozii	24.841994	114	143	66	2184	220	6	214	131	87	139	82	656	108	23	54	278	77	231	81	2560
130	Pinax_harvozii	24.856115	109	142	66	2143	214	2	212	126	97	132	77	677	112	23	54	289	77	239	83	2810
131	Pinax_harvozii	24.885001	102	139	67	2067	206	-1	207	118	91	125	72	707	118	24	55	304	80	249	86	3330
132	Pinax_harvozii	24.894626	110	141	66	2141	215	4	211	127	99	134	79	674	112	23	54	288	77	238	82	3152
133	Pinax_harvozii	24.84066	112	142	66	2133	217	5	212	129	101	135	81	669	111	23	54	284	77	236	82	2734
134	Pinax_harvozii	24.864205	85	135	67	1990	186	-15	201	99	73	106	55	793	133	27	54	343	88	278	98	3302
135	Pinax_harvozii	24.904834	115	142	66	2171	220	7	213	132	88	138	83	659	109	23	54	281	77	232	81	2885
136	Pinax_harvozii	24.897196	110	141	66	2141	215	4	211	127	99	134	79	674	112	23	54	288	77	238	82	3152
137	Pinax_harvozii	24.841458	102	140	67	2068	206	-2	208	118	92	125	72	709	118	24	54	303	80	249	87	2734
138	Pinax_harvozii	24.871206	78	133	66	1965	180	-20	200	92	68	100	49	826	139	28	55	360	91	289	102	3494
139	Pinax_harvozii	24.90136	115	142	66	2171	220	7	213	132	88	138	83	659	109	23	54	281	77	232	81	2885

140	Pinus_bartowei	-100.23314	24.87787	84	135	67	1972	186	-14	200	98	73	106	55	796	134	27	54	345	88	279	98	3596
141	Pinus_bartowei	-100.23365	24.855301	94	137	66	2057	197	-8	205	109	83	116	64	745	125	25	54	322	82	262	91	3129
142	Pinus_bartowei	-100.233761	24.864266	85	135	67	1990	186	-15	201	99	73	106	55	793	133	27	54	343	88	278	98	3302
143	Pinus_bartowei	-100.233163	24.887226	100	139	67	2060	205	-2	207	116	89	123	70	716	120	24	55	308	81	252	88	3499
144	Pinus_bartowei	-100.232442	24.834702	115	143	66	2174	221	7	214	132	88	140	84	657	109	23	54	279	77	232	81	2734
145	Pinus_bartowei	-100.22947	24.89243	108	140	66	2133	213	3	210	125	98	132	77	685	114	23	54	293	78	242	84	3114
146	Pinus_bartowei	-100.220106	24.857423	93	137	66	2043	197	-8	205	108	83	116	64	750	126	25	54	333	84	264	92	3147
147	Pinus_bartowei	-100.22712	24.8485	101	140	67	2059	205	-2	207	116	91	124	71	713	120	24	54	306	80	251	87	2626
148	Pinus_bartowei	-100.22784	24.86135	82	134	67	1985	183	-17	200	96	71	104	52	811	137	27	54	352	89	284	101	3309
149	Pinus_bartowei	-100.22197	24.837412	115	143	66	2174	221	7	214	132	88	140	84	657	109	23	54	279	77	232	81	2626
150	Pinus_bartowei	-100.2257	24.86784	78	133	66	1941	179	-20	199	92	67	99	49	828	140	28	54	361	91	290	102	3567
151	Pinus_bartowei	-100.225168	24.904501	116	142	66	2202	222	8	214	134	89	140	84	653	108	23	54	278	77	230	80	2924
152	Pinus_bartowei	-100.22397	24.89007	104	140	67	2069	208	0	208	121	94	127	74	703	118	24	54	301	80	247	86	3429
153	Pinus_bartowei	-100.221513	24.849107	119	144	66	2178	225	10	215	136	92	143	87	645	107	22	54	274	75	228	78	3431
154	Pinus_bartowei	-100.221228	24.892699	114	142	66	2151	219	7	212	132	87	138	83	664	111	23	54	283	77	234	81	3001
155	Pinus_bartowei	-100.221049	24.856876	111	142	66	2103	216	4	212	128	101	134	80	674	113	23	54	288	77	238	82	2743
156	Pinus_bartowei	-100.22015	24.884266	104	140	67	2069	208	0	208	121	94	127	74	703	118	24	54	301	80	247	86	3288
157	Pinus_bartowei	-100.22005	24.872482	97	138	67	2046	200	-5	205	113	86	120	67	733	124	25	54	316	82	257	90	3127
158	Pinus_bartowei	-100.219621	24.863324	101	139	67	2057	204	-2	206	117	90	123	71	718	121	24	55	308	81	252	88	2956
159	Pinus_bartowei	-100.219546	19.628216	108	141	71	1334	204	6	198	115	107	122	88	980	196	12	81	534	65	240	86	3192
160	Pinus_bartowei	-100.21313	24.88833	116	142	66	2167	221	8	213	133	89	139	84	661	110	23	54	281	77	233	81	2999
161	Pinus_bartowei	-100.212721	24.857304	125	145	66	2222	232	15	217	143	98	150	93	626	103	22	53	263	73	221	77	3477
162	Pinus_bartowei	-100.211769	24.862254	116	143	66	2175	222	8	214	134	89	140	85	660	110	23	54	280	77	233	81	2678
163	Pinus_bartowei	-100.211722	24.870796	109	141	66	2110	213	2	211	126	98	132	78	688	115	24	54	293	79	242	84	2830
164	Pinus_bartowei	-100.211	24.882	108	141	67	2113	213	3	210	125	82	132	77	692	116	24	54	296	80	243	84	2908
165	Pinus_bartowei	-100.20335	24.881718	122	144	66	2198	228	13	215	141	95	147	91	639	106	22	54	270	75	225	78	2908
166	Pinus_bartowei	-99.867303	23.762175	108	142	67	2042	214	3	211	121	101	130	78	773	142	20	61	336	76	288	83	3055
167	Pinus_bartowei	-99.861	23.816	115	144	67	2079	222	8	214	129	108	138	84	753	140	20	62	327	74	280	80	3114
168	Pinus_bartowei	-99.860967	23.815981	115	144	67	2079	222	8	214	129	108	138	84	753	140	20	62	327	74	280	80	3114
169	Pinus_bartowei	-99.859957	23.769878	87	135	67	1842	188	-11	199	98	81	107	59	873	159	24	60	385	86	319	98	3241
170	Pinus_bartowei	-99.851	23.801	96	138	67	1916	199	-4	203	108	89	117	68	833	153	23	60	365	83	305	92	3378
171	Pinus_bartowei	-99.850742	23.794298	88	135	68	1844	190	-8	198	100	82	109	61	865	159	24	60	382	85	316	96	3378
172	Pinus_bartowei	-99.84472	23.80233	91	136	67	1898	194	-7	201	102	84	112	63	860	158	24	60	379	84	314	96	3348
173	Pinus_bartowei	-99.838355	19.115738	101	133	71	1230	192	5	187	106	90	116	84	1065	200	16	80	568	71	306	74	3377
174	Pinus_bartowei	-99.825	19.20833	110	137	70	1352	204	9	195	116	98	127	92	953	184	14	80	503	66	275	69	3208
175	Pinus_bartowei	-99.817539	23.88708	110	142	67	2069	216	5	211	124	103	133	80	795	150	21	62	346	79	292	84	3107

176	Pinus_bartoczi	99.817182	23.895004	108	141	67	2058	214	4	210	122	101	131	78	798	150	21	62	348	79	293	84	3091
177	Pinus_bartoczi	99.816944	23.880656	106	140	67	1994	210	3	207	119	99	128	76	810	152	22	61	354	80	296	87	2898
178	Pinus_bartoczi	99.809	23.879	114	143	67	2085	220	8	212	129	90	138	84	784	149	21	62	342	78	288	82	2898
179	Pinus_bartoczi	99.80833	19.15833	95	132	70	1182	186	0	186	99	84	109	78	1075	208	16	82	582	67	307	69	3429
180	Pinus_bartoczi	99.807356	23.883478	122	145	67	2155	230	14	216	138	99	147	91	764	147	20	64	332	76	282	78	3011
181	Pinus_bartoczi	99.80361	19.12333	84	128	71	1086	173	-6	179	87	74	98	69	1150	227	18	84	632	66	329	66	3660
182	Pinus_bartoczi	99.80139	19.14639	88	130	71	1143	178	-3	181	92	78	102	72	1120	220	17	83	613	66	320	67	3547
183	Pinus_bartoczi	99.800288	23.902285	121	145	67	2162	228	13	215	137	97	145	89	771	148	20	63	335	76	284	78	2865
184	Pinus_bartoczi	99.799	23.896	131	148	66	2258	240	19	221	148	106	156	98	749	148	19	65	327	72	277	72	2865
185	Pinus_bartoczi	99.796806	23.902087	129	147	66	2232	238	17	221	146	104	154	97	753	148	19	65	329	73	278	74	2865
186	Pinus_bartoczi	99.79094	19.13946	80	127	71	1079	168	-9	177	83	71	93	65	1157	232	18	85	639	64	331	64	3708
187	Pinus_bartoczi	99.77667	19.10583	57	120	72	920	141	-24	165	61	44	69	44	1263	265	19	86	709	61	366	61	4072
188	Pinus_bartoczi	99.775	19.14167	80	128	72	1069	168	-9	177	83	71	93	65	1152	231	18	84	637	63	330	63	3955
189	Pinus_bartoczi	99.77417	19.12833	65	123	72	969	151	-18	169	70	52	78	52	1212	250	19	85	674	61	352	61	4134
190	Pinus_bartoczi	99.76222	19.11333	55	120	72	933	140	-25	165	60	43	67	43	1263	266	19	86	710	61	366	61	3000
191	Pinus_bartoczi	99.75833	19.74167	85	134	71	1244	178	-9	187	89	68	100	68	983	197	17	82	533	61	272	61	3613
192	Pinus_bartoczi	99.74198	23.686443	132	147	66	2305	242	20	222	149	107	158	99	749	146	17	65	328	70	284	71	2619
193	Pinus_bartoczi	99.74055	23.682088	118	143	67	2128	225	12	213	132	94	141	87	797	154	20	64	351	77	298	80	2723
194	Pinus_bartoczi	99.738917	20.864413	189	169	67	2496	311	60	251	210	154	216	154	439	83	6	74	216	27	155	32	1798
195	Pinus_bartoczi	99.737634	23.690426	124	144	66	2218	232	15	217	139	99	148	91	780	151	19	64	343	74	293	77	2817
196	Pinus_bartoczi	99.731524	23.682367	117	142	66	2110	223	11	212	131	93	140	86	809	156	20	64	357	77	302	81	2856
197	Pinus_bartoczi	99.73028	19.11944	72	126	72	1021	159	-14	173	75	58	85	58	1185	241	18	86	658	59	344	59	3913
198	Pinus_bartoczi	99.728301	23.686942	115	141	66	2122	222	9	213	129	91	139	84	814	157	20	64	360	78	304	82	3005
199	Pinus_bartoczi	99.728111	23.70298	101	138	67	1964	205	0	205	114	95	123	73	862	164	22	63	382	83	318	90	3182
200	Pinus_bartoczi	99.728111	23.681279	117	142	66	2110	223	11	212	131	93	140	86	809	156	20	64	357	77	302	81	2925
201	Pinus_bartoczi	99.727339	23.670504	108	139	66	2054	213	4	209	121	101	130	78	839	161	21	64	373	80	311	86	3089
202	Pinus_bartoczi	99.723637	23.665575	105	138	66	2009	209	3	206	118	99	127	75	855	163	22	63	379	82	316	89	2971
203	Pinus_bartoczi	99.718193	23.672647	112	140	66	2076	217	8	209	126	88	135	81	830	160	21	63	367	80	308	84	3053
204	Pinus_bartoczi	99.718	23.663	105	138	66	2009	209	3	206	118	99	127	75	855	163	22	63	379	82	316	89	3116
205	Pinus_bartoczi	99.71732	23.656328	107	139	66	2059	212	3	209	120	100	130	77	846	162	21	64	376	80	314	87	3068
206	Pinus_bartoczi	99.717404	23.677708	119	142	66	2190	226	12	214	135	95	144	87	803	156	19	65	354	76	300	79	2861
207	Pinus_bartoczi	99.716547	23.6473	113	140	66	2096	218	7	211	127	89	136	82	823	159	20	64	365	78	307	83	2840
208	Pinus_bartoczi	99.711903	23.652928	113	141	67	2087	219	9	210	127	90	137	83	826	160	20	64	366	79	308	83	3068
209	Pinus_bartoczi	99.711503	23.672258	109	139	66	2051	214	5	209	123	103	132	79	842	162	21	63	373	80	312	86	3053
210	Pinus_bartoczi	99.711243	23.630989	120	142	66	2187	227	13	214	135	95	144	88	804	156	19	64	356	76	302	79	2713
211	Pinus_bartoczi	99.711	23.631	120	142	66	2187	227	13	214	135	95	144	88	804	156	19	64	356	76	302	79	2833

212	Pinus_hartwegii	09-710712	23.663157	110	140	66	2020	215	6	209	123	104	132	80	342	162	21	63	373	80	312	86	3033
213	Pinus_hartwegii	09-7087	19.16464	104	136	70	1300	197	5	192	110	86	120	86	1025	193	16	81	553	64	297	66	3306
214	Pinus_hartwegii	09-705	23.611	127	144	66	2240	235	18	217	143	102	152	95	783	153	18	65	346	73	296	76	2597
215	Pinus_hartwegii	09-704853	23.61099	127	144	66	2240	235	18	217	143	102	152	95	783	153	18	65	346	73	296	76	2597
216	Pinus_hartwegii	09-70428	21.155	125	139	65	2059	233	22	211	136	97	149	96	960	208	14	82	507	56	250	70	2600
217	Pinus_hartwegii	09-7005	21.16112	117	137	66	1977	224	17	207	128	102	140	90	967	207	15	81	508	59	253	73	2949
218	Pinus_hartwegii	09-7005	21.16112	117	137	66	1977	224	17	207	128	102	140	90	967	207	15	81	508	59	253	73	2949
219	Pinus_hartwegii	09-69972	21.15944	117	137	66	1977	224	17	207	128	102	140	90	967	207	15	81	508	59	253	73	2600
220	Pinus_hartwegii	09-68906	21.15726	118	137	66	1991	224	17	207	129	102	141	91	971	209	15	82	511	59	253	73	2930
221	Pinus_hartwegii	09-6675	21.14944	141	144	65	2240	253	33	220	154	111	167	110	1005	216	15	82	529	59	259	72	2716
222	Pinus_hartwegii	09-5975	20.83383	120	139	66	1988	226	17	209	130	94	143	92	874	183	12	83	462	47	237	60	2928
223	Pinus_hartwegii	09-56444	20.91528	149	149	66	2239	262	38	224	162	119	174	118	1062	217	17	80	553	62	270	70	2422
224	Pinus_hartwegii	09-507412	19.589984	89	136	70	1252	184	-8	192	93	72	104	72	1011	200	14	84	558	52	287	53	3580
225	Pinus_hartwegii	09-5	19.56056	84	135	71	1247	178	-11	189	89	68	100	67	1028	204	15	84	566	53	294	54	3491
226	Pinus_hartwegii	09-46472	19.51194	101	141	71	1361	198	0	198	106	83	117	82	1046	205	13	87	588	49	294	51	3407
227	Pinus_hartwegii	09-42695	19.479526	93	138	71	1321	189	-5	194	98	76	110	75	1053	207	13	87	590	48	299	51	3462
228	Pinus_hartwegii	09-424949	19.486141	95	139	70	1341	192	-4	196	100	78	112	77	1055	207	13	87	593	48	298	51	3519
229	Pinus_hartwegii	09-40833	19.30833	111	145	70	1448	210	4	206	118	92	129	92	1225	253	11	93	713	46	344	53	3150
230	Pinus_hartwegii	09-39111	19.305	119	148	69	1520	220	8	212	130	99	137	98	1208	249	11	94	714	47	355	55	3047
231	Pinus_hartwegii	09-39028	19.41667	114	147	70	1526	214	4	210	120	93	132	92	1173	240	11	92	677	45	331	51	3212
232	Pinus_hartwegii	09-380669	19.441177	106	144	70	1425	205	0	205	112	87	123	87	1126	226	11	91	649	44	314	49	3208
233	Pinus_hartwegii	09-375	19.41333	113	147	70	1483	214	4	210	119	93	131	93	1180	242	11	92	683	44	332	51	3175
234	Pinus_hartwegii	09-375	19.425	102	142	70	1387	200	-2	202	107	83	119	83	1109	220	12	90	636	45	310	49	3166
235	Pinus_hartwegii	09-37	19.41	116	148	69	1547	218	5	213	126	95	135	94	1189	244	12	92	691	44	340	52	3175
236	Pinus_hartwegii	09-30292	19.27702	95	139	71	1270	190	-4	194	100	78	110	77	1144	226	11	90	655	42	327	48	3440
237	Pinus_hartwegii	09-292714	19.27052	107	145	70	1396	207	1	206	113	89	125	88	1255	262	10	94	742	41	343	49	3172
238	Pinus_hartwegii	09-269474	19.270504	116	150	70	1529	217	4	213	127	95	134	95	1270	266	10	96	754	41	363	50	3113
239	Pinus_hartwegii	09-26353	19.22344	96	140	71	1272	192	-3	195	101	79	113	79	1178	235	11	91	679	41	336	41	3692
240	Pinus_hartwegii	09-258034	19.204836	78	133	72	1099	169	-14	183	84	63	91	63	1111	222	13	88	622	41	331	49	3495
241	Pinus_hartwegii	09-25671	19.21205	82	134	71	1140	175	-12	187	85	67	96	66	1114	222	12	89	626	40	330	48	3816
242	Pinus_hartwegii	09-25111	19.22139	101	142	71	1296	197	-2	199	107	83	116	83	1207	245	10	93	703	39	340	47	3662
243	Pinus_hartwegii	09-248996	19.256386	124	155	69	1601	229	7	222	132	102	143	102	1127	233	9	95	664	36	317	36	2995
244	Pinus_hartwegii	09-22667	19.24389	121	153	69	1575	225	6	219	133	99	139	99	1168	240	9	95	688	37	333	37	2957
245	Pinus_hartwegii	09-225	19.225	121	153	69	1578	225	6	219	133	99	140	99	1185	245	9	96	701	38	337	38	3086
246	Pinus_hartwegii	09-20833	19.125	111	147	71	1421	210	3	207	121	91	128	91	1306	271	10	96	771	40	369	47	3021
247	Pinus_hartwegii	09-195	19.11333	118	150	70	1522	218	5	213	129	96	135	96	1332	278	9	97	799	40	376	40	3036

248	Pinus_hartwegii	-09.103949	19.121314	117	150	70	1499	218	6	212	128	96	135	96	1321	276	9	97	791	39	374	45	3037
249	Pinus_hartwegii	-09.16667	19.13333	119	152	70	1538	221	5	216	130	97	137	97	1296	270	9	97	777	39	368	39	3092
250	Pinus_hartwegii	-09.1425	19.08833	103	144	72	1306	199	-1	200	109	85	118	85	1255	254	10	94	730	37	362	37	3107
251	Pinus_hartwegii	-09.141845	19.095198	106	145	71	1338	203	0	203	115	87	121	87	1275	260	10	94	744	38	366	38	3107
252	Pinus_hartwegii	-09.135183	19.087584	99	142	71	1280	195	-3	198	104	81	115	81	1230	246	10	93	710	37	357	46	3306
253	Pinus_hartwegii	-09.083	19.131	118	153	70	1531	221	4	217	129	97	136	97	1255	258	9	96	746	37	363	42	3042
254	Pinus_hartwegii	-09.017875	19.055461	114	151	71	1455	215	4	211	124	94	131	94	1283	261	9	96	760	36	375	36	3058
255	Pinus_hartwegii	-08.742028	19.512199	121	165	71	1773	231	-1	232	135	96	140	96	704	127	8	79	370	30	216	34	2968
256	Pinus_hartwegii	-08.73083	19.218517	120	161	72	1551	226	3	223	132	98	137	98	950	180	9	87	533	34	307	39	2722
257	Pinus_hartwegii	-08.726321	19.331193	102	152	73	1376	203	-5	208	111	83	118	82	988	183	10	86	547	32	319	39	3196
258	Pinus_hartwegii	-08.725749	19.32158	106	154	72	1420	208	-4	212	116	86	121	85	979	181	10	86	542	34	318	39	3137
259	Pinus_hartwegii	-08.725	19.34167	92	146	73	1315	190	-10	200	100	74	107	73	987	184	9	86	545	30	316	40	3384
260	Pinus_hartwegii	-08.721697	20.192215	118	128	67	1568	214	23	191	122	99	138	97	920	163	18	70	436	58	279	77	3005
261	Pinus_hartwegii	-08.720654	19.331184	104	153	72	1441	205	-5	210	114	84	120	83	982	181	10	87	543	33	319	39	3196
262	Pinus_hartwegii	-08.720654	19.331184	104	153	72	1441	205	-5	210	114	84	120	83	982	181	10	87	543	33	319	39	3196
263	Pinus_hartwegii	-08.71889	19.37	65	132	73	1066	156	-24	180	70	51	78	50	1003	192	9	85	545	32	318	47	3894
264	Pinus_hartwegii	-08.7175	19.335	101	152	73	1402	202	-6	208	111	81	117	81	982	182	10	87	544	32	317	39	3212
265	Pinus_hartwegii	-08.71104	19.53056	122	165	71	1745	232	0	232	136	97	141	97	675	123	8	78	352	29	210	32	2917
266	Pinus_hartwegii	-08.7102	19.130184	122	159	71	1522	227	6	221	132	99	138	99	1069	205	9	90	608	34	334	34	2796
267	Pinus_hartwegii	-08.709129	19.139107	117	158	72	1494	221	3	218	128	95	133	95	1079	204	10	89	609	36	342	36	2853
268	Pinus_hartwegii	-08.70383	19.25194	86	142	73	1197	182	-12	194	93	70	100	69	994	188	8	88	552	27	320	40	3230
269	Pinus_hartwegii	-08.70337	19.41128	71	135	72	1138	164	-21	185	77	56	85	55	979	185	9	85	531	31	312	45	3976
270	Pinus_hartwegii	-08.70105	19.571923	119	162	71	1721	227	-1	228	132	94	138	94	722	133	8	79	382	30	244	33	2973
271	Pinus_hartwegii	-08.69389	19.03972	102	149	73	1284	202	-2	204	110	84	117	84	1148	219	10	91	653	31	362	42	3216
272	Pinus_hartwegii	-08.69296	19.528855	120	164	71	1730	229	-1	210	133	95	138	95	712	132	8	79	375	30	242	33	2962
273	Pinus_hartwegii	-08.69167	19.24167	86	142	72	1224	182	-13	195	93	69	100	68	993	188	8	87	551	27	321	40	3529
274	Pinus_hartwegii	-08.69167	19.35833	95	147	72	1326	193	-9	202	103	76	110	76	979	181	10	86	540	31	316	40	3228
275	Pinus_hartwegii	-08.69167	19.375	89	144	73	1257	186	-11	197	97	72	104	71	974	181	9	85	535	31	313	41	3409
276	Pinus_hartwegii	-08.69167	19.375	89	144	73	1257	186	-11	197	97	72	104	71	974	181	9	85	535	31	313	41	3409
277	Pinus_hartwegii	-08.69151	19.07989	115	156	72	1405	217	3	214	124	95	130	94	1145	218	10	91	651	34	360	43	2968
278	Pinus_hartwegii	-08.680057	20.180318	115	129	67	1557	211	20	191	119	96	135	94	918	162	18	70	436	57	278	76	2965
279	Pinus_hartwegii	-08.67682	19.09095	98	148	73	1257	196	-5	201	106	80	112	80	1099	209	10	90	621	30	350	41	3194
280	Pinus_hartwegii	-08.675619	19.346969	110	159	72	1515	214	-4	218	121	89	127	88	944	176	10	85	517	34	315	37	3058
281	Pinus_hartwegii	-08.671582	19.103982	86	142	73	1163	181	-12	193	93	70	99	69	1028	197	8	89	576	26	332	40	3347
282	Pinus_hartwegii	-08.67028	19.29583	101	152	73	1386	202	-6	208	110	82	117	81	1003	186	10	87	556	32	326	39	3290
283	Pinus_hartwegii	-08.66972	19.3525	113	161	73	1504	216	-3	219	124	91	128	91	928	173	10	84	505	35	310	38	2995

284	Pınax_harwozjii	-98.66667	19.1275	89	144	73	1202	186	-10	196	96	73	103	72	1038	198	8	89	582	27	334	40	3888
285	Pınax_harwozjii	-98.66667	19.15	69	134	73	1070	161	-22	183	74	55	82	54	960	187	6	87	532	23	314	40	3831
286	Pınax_harwozjii	-98.66389	19.36667	109	158	72	1503	213	-5	218	120	88	126	87	936	174	10	84	512	34	311	38	3006
287	Pınax_harwozjii	-98.65833	19.09167	79	139	73	1116	173	-16	189	85	63	92	63	987	191	7	88	551	24	321	40	3673
288	Pınax_harwozjii	-98.65361	19.07333	74	136	73	1075	166	-18	184	79	59	87	59	979	190	6	88	545	22	321	39	3734
289	Pınax_harwozjii	-98.65	19.09361	78	139	73	1117	173	-16	189	84	63	92	63	983	190	6	89	549	23	321	39	3689
290	Pınax_harwozjii	-98.64638	19.14466	58	130	73	998	148	-29	177	62	45	70	44	1064	207	8	86	583	32	337	51	4017
291	Pınax_harwozjii	-98.64602	19.04391	67	133	73	1010	158	-22	180	71	53	79	53	1005	197	6	89	559	24	326	42	4002
292	Pınax_harwozjii	-98.64333	19.10444	75	137	74	1094	168	-17	185	81	60	88	60	967	187	6	88	538	23	317	39	3728
293	Pınax_harwozjii	-98.6428	19.27917	101	152	73	1370	201	-6	207	110	82	116	81	1011	187	10	87	561	32	329	40	3240
294	Pınax_harwozjii	-98.64167	19.05833	69	134	73	1052	161	-21	182	74	55	82	55	980	192	6	89	546	23	320	40	3992
295	Pınax_harwozjii	-98.64167	19.05833	69	134	73	1052	161	-21	182	74	55	82	55	980	192	6	89	546	23	320	40	3992
296	Pınax_harwozjii	-98.64167	19.05833	69	134	73	1052	161	-21	182	74	55	82	55	980	192	6	89	546	23	320	40	3992
297	Pınax_harwozjii	-98.64167	19.09167	80	139	73	1124	174	-15	189	86	65	94	64	993	191	7	88	554	24	324	40	3651
298	Pınax_harwozjii	-98.586147	19.088069	105	152	73	1337	205	-2	207	114	86	120	86	1116	210	10	89	628	31	359	41	3181
299	Pınax_harwozjii	-98.63397	19.26888	100	151	72	1377	200	-7	207	109	81	116	80	1014	188	10	87	563	31	330	39	3428
300	Pınax_harwozjii	-98.63097	20.13972	118	129	67	1569	214	22	192	122	98	138	97	874	152	18	69	410	57	269	74	2867
301	Pınax_harwozjii	-98.62738	19.02056	-1	108	74	705	76	-69	145	-3	-6	9	-9	1757	336	30	78	934	104	475	111	4468
302	Pınax_harwozjii	-98.6267	19.06775	77	138	73	1085	171	-16	187	83	62	90	62	987	191	6	88	551	23	323	39	3886
303	Pınax_harwozjii	-98.61607	19.12851	72	136	73	1080	164	-20	184	78	57	85	57	958	185	6	88	531	22	315	39	3809
304	Pınax_harwozjii	-98.614177	19.029921	32	119	73	837	116	-45	161	32	27	43	21	1389	270	17	83	748	64	405	64	4597
305	Pınax_harwozjii	-98.57778	19.1375	104	153	73	1324	205	-3	208	112	85	118	85	1087	203	10	89	609	31	352	41	3144
306	Pınax_harwozjii	-98.558855	19.037357	112	155	72	1395	214	1	213	122	92	127	92	1163	220	10	91	655	32	369	43	3060
307	Pınax_harwozjii	-98.552651	19.220677	128	163	71	1652	236	9	227	141	104	146	104	920	175	8	88	508	28	300	28	2762
308	Pınax_harwozjii	-98.29167	19.98583	142	153	68	1796	252	29	223	155	118	164	118	613	112	11	73	295	34	199	45	2440
309	Pınax_harwozjii	-98.09	19.23111	111	156	72	1489	216	2	214	121	90	127	89	986	182	10	83	527	33	336	42	2954
310	Pınax_harwozjii	-98.075921	19.263971	113	157	72	1495	219	3	216	123	92	129	92	962	178	10	83	512	32	330	40	3045
311	Pınax_harwozjii	-98.068069	19.20615	106	154	73	1408	210	0	210	115	86	121	85	1016	186	11	84	543	35	342	45	3094
312	Pınax_harwozjii	-98.067355	19.272537	112	157	73	1504	218	3	215	122	91	129	90	962	177	10	82	511	33	329	41	3068
313	Pınax_harwozjii	-98.04167	19.27889	108	155	73	1444	213	1	212	118	88	124	87	974	178	11	82	516	35	332	43	3173
314	Pınax_harwozjii	-98.03167	19.23	51	128	73	1011	141	-33	174	53	45	64	38	1344	250	18	81	713	63	192	90	3974
315	Pınax_harwozjii	-98.025953	19.296808	118	159	72	1596	225	6	219	129	96	135	95	909	167	9	82	477	31	317	38	3018
316	Pınax_harwozjii	-98.02304	19.22647	62	132	73	1093	154	-26	180	67	55	75	47	1262	233	16	82	668	57	377	79	3975
317	Pınax_harwozjii	-97.965418	19.279675	125	160	72	1630	233	12	221	136	102	142	101	859	154	8	81	440	30	306	36	2889
318	Pınax_harwozjii	-97.450973	19.305115	107	148	72	1386	208	5	203	112	88	123	87	977	177	17	80	512	51	300	59	3015
319	Pınax_harwozjii	-97.325	19.09167	91	141	73	1216	188	-3	191	94	84	105	73	1452	282	26	84	807	81	180	103	3229

320	Pinus_bartowqii	-97.31667	19.08333	85	139	73	1196	182	-7	189	88	79	99	68	1538	299	28	84	855	86	184	113	3313
321	Pinus_bartowqii	-97.31666	19.08333	85	139	73	1196	182	-7	189	88	79	99	68	1538	299	28	84	855	86	184	113	3313
322	Pinus_bartowqii	-97.29167	19.09167	64	129	72	1073	155	-22	177	65	58	77	49	1797	341	34	81	978	105	208	152	3743
323	Pinus_bartowqii	-97.28333	19.08333	70	132	73	1090	163	-17	180	72	64	83	55	1750	335	33	82	959	102	202	144	3751
324	Pinus_bartowqii	-97.28333	19.08333	70	132	73	1090	163	-17	180	72	64	83	55	1750	335	33	82	959	102	202	144	3751
325	Pinus_bartowqii	-97.26039	19.481639	126	141	70	1664	224	25	199	135	103	145	103	475	92	9	72	220	30	166	31	2579
326	Pinus_bartowqii	-97.25833	19.075	60	128	73	1046	150	-24	174	62	54	73	46	1866	354	36	81	101	111	213	162	3991
327	Pinus_bartowqii	-97.25833	19.49167	128	140	70	1747	226	26	200	138	104	147	104	460	93	9	72	213	30	158	32	2533
328	Pinus_bartowqii	-97.25278	19.04722	32	117	73	895	116	-43	159	32	27	44	21	2091	386	43	77	110	133	242	203	4441
329	Pinus_bartowqii	-97.25	19.13333	88	139	73	1210	185	-4	189	92	81	102	71	1556	307	29	85	874	90	401	115	3525
330	Pinus_bartowqii	-97.245942	19.485237	124	139	70	1692	220	22	198	132	100	142	100	530	102	11	70	248	37	178	38	2572
331	Pinus_bartowqii	-97.243543	19.478727	124	140	71	1653	220	23	197	132	101	142	100	530	101	10	71	249	36	178	37	2613
332	Pinus_bartowqii	-97.23333	19.04167	58	127	74	992	147	-24	171	60	53	70	45	1915	363	38	80	103	116	216	170	4045
333	Pinus_bartowqii	-97.215733	19.088496	98	142	72	1294	197	2	195	101	91	113	79	1475	297	28	86	836	85	378	108	3480
334	Pinus_bartowqii	-97.209546	19.068901	81	136	73	1165	175	-9	184	84	74	95	65	1719	337	33	83	958	101	432	138	3604
335	Pinus_bartowqii	-97.21167	19.09278	104	144	73	1338	203	6	197	108	96	119	84	1362	275	25	85	771	79	354	98	3367
336	Pinus_bartowqii	-97.193425	19.130046	112	146	73	1345	212	13	199	117	105	127	93	1206	243	23	85	680	71	317	85	2768
337	Pinus_bartowqii	-97.19167	19.50833	99	134	71	1437	194	6	188	105	89	116	79	1325	263	29	83	736	92	341	103	3372
338	Pinus_bartowqii	-97.18861	19.53444	100	133	71	1452	194	7	187	106	90	117	80	1258	249	29	82	686	91	327	102	3041
339	Pinus_bartowqii	-97.184873	19.556288	106	134	70	1522	201	12	189	113	95	124	85	1025	196	25	76	528	79	279	93	2954
340	Pinus_bartowqii	-97.184205	19.079483	104	144	73	1341	203	6	197	108	96	119	84	1398	284	26	86	795	81	357	103	3138
341	Pinus_bartowqii	-97.175	19.50833	83	129	71	1286	175	-5	180	87	75	98	65	1609	320	35	82	894	110	396	133	3647
342	Pinus_bartowqii	-97.16404	19.46663	64	124	72	1136	152	-19	171	67	57	78	49	1816	346	39	79	984	122	442	167	3719
343	Pinus_bartowqii	-97.16333	19.49667	60	122	72	1111	148	-21	169	62	54	74	45	1842	350	40	78	992	125	447	174	3969
344	Pinus_bartowqii	-97.1625	19.47889	56	121	72	1085	142	-24	166	57	49	69	41	1883	354	41	78	100	128	457	180	3774
345	Pinus_bartowqii	-97.159518	19.105954	117	146	73	1352	217	18	199	122	110	132	97	1169	236	23	84	658	70	303	86	2893
346	Pinus_bartowqii	-97.15833	19.50833	67	124	72	1166	156	-16	172	70	60	82	52	1777	342	39	79	964	122	432	163	3773
347	Pinus_bartowqii	-97.15833	19.50833	67	124	72	1166	156	-16	172	70	60	82	52	1777	342	39	79	964	122	432	163	3773
348	Pinus_bartowqii	-97.15833	19.525	86	129	72	1296	177	-2	179	90	78	101	68	1587	319	35	83	887	110	389	129	3643
349	Pinus_bartowqii	-97.152619	19.460033	68	125	71	1164	158	-16	174	71	61	82	52	1793	344	38	80	979	121	435	162	3488
350	Pinus_bartowqii	-97.150935	19.096416	118	146	73	1379	219	19	200	123	111	134	98	1165	235	23	84	655	70	301	87	2662
351	Pinus_bartowqii	-97.14944	19.48639	50	119	72	1074	136	-28	164	52	44	64	36	1929	361	42	77	102	132	466	190	4055
352	Pinus_bartowqii	-97.148479	19.470913	61	123	72	1125	149	-20	169	64	55	75	46	1855	352	40	79	100	125	450	174	3743
353	Pinus_bartowqii	-97.1475	19.49306	52	120	72	1059	137	-28	165	54	45	65	38	1924	361	42	77	102	132	465	189	3990
354	Pinus_bartowqii	-97.142911	19.462204	69	125	72	1177	158	-15	173	72	62	83	53	1796	345	38	80	982	121	435	162	3470
355	Pinus_bartowqii	-97.141055	19.511459	69	125	72	1195	158	-14	172	72	62	84	53	1777	344	39	80	988	122	430	162	3977

356	Pinus_bartowqii	-97.137343	19.455637	89	131	71	1318	182	-1	183	93	80	104	70	1648	329	35	85	940	110	400	128	3143
357	Pinus_bartowqii	-97.133916	19.488616	79	128	72	1258	170	-7	177	83	71	94	62	1706	336	37	82	948	116	414	145	3393
358	Pinus_bartowqii	-97.133203	19.498039	67	124	72	1148	155	-16	171	70	59	80	51	1813	348	39	79	985	124	438	168	3666
359	Pinus_bartowqii	-97.13	19.48	93	132	71	1380	187	2	185	98	84	109	74	1622	328	35	87	936	110	393	121	3137
360	Pinus_bartowqii	-97.128063	19.47077	93	132	71	1374	187	2	185	98	85	110	74	1626	328	35	87	939	110	394	121	3258
361	Pinus_bartowqii	-97.125624	19.58032	105	131	70	1507	197	12	185	111	94	122	83	1101	213	28	75	564	89	288	110	2928
362	Pinus_bartowqii	-97.120354	19.489044	98	132	71	1395	191	6	185	103	88	114	78	1568	318	34	87	905	107	383	118	3123
363	Pinus_bartowqii	-96.65333	17.19306	110	130	73	961	203	25	178	112	106	123	98	1647	303	24	78	835	87	204	128	2699
364	Pinus_bartowqii	-96.55833	17.54167	146	134	69	1319	243	51	192	148	139	162	127	1368	256	16	83	712	54	345	126	2988
365	Pinus_bartowqii	-96.53333	17.18333	140	133	72	1107	234	50	184	142	135	154	125	1122	233	9	88	614	46	131	64	2643
366	Pinus_bartowqii	-96.525	17.61694	120	130	70	1176	215	31	184	123	115	135	104	2258	394	33	79	116	121	187	241	2888
367	Pinus_bartowqii	-96.50228	17.51667	120	129	71	1103	214	33	181	123	115	134	105	2183	388	33	79	112	119	194	222	2727
368	Pinus_bartowqii	-96.45228	17.38167	115	127	72	996	206	31	175	117	111	129	102	2103	372	34	77	106	122	213	207	2641
369	Pinus_bartowqii	-96.43694	17.385	122	128	71	1097	213	35	178	124	117	136	107	1877	347	25	81	975	99	184	168	3033
370	Pinus_bartowqii	-96.41667	17.58333	151	127	69	1349	243	60	183	154	143	167	132	1741	344	22	81	925	76	380	192	1823
371	Pinus_bartowqii	-96.28028	16.20801	88	113	77	530	163	18	145	85	83	96	82	1631	305	19	82	832	70	233	88	3587
372	Pinus_bartowqii	-96.25889	16.18	83	112	77	553	158	14	144	80	78	92	78	1689	316	21	82	862	75	239	75	3545
373	Pinus_bartowqii	-96.001818	17.0279	121	115	73	882	202	45	157	122	117	133	110	1663	299	25	81	861	92	182	133	2336
374	Pinus_bartowqii	-92.109845	15.136015	69	110	71	881	139	-14	153	76	56	77	56	1805	346	16	79	862	65	755	65	3000
375	Pinus_bartowqii	-92.109813	15.119325	87	115	72	962	159	0	159	94	72	96	72	1669	322	11	82	796	46	712	46	2886
376	Pinus_bartowqii	-92.10782	15.132075	63	109	72	836	133	-18	151	69	51	72	51	1858	355	17	79	888	70	774	70	3000
377	Pinus_bartowqii	-92.100861	15.137209	63	108	71	818	132	-19	151	68	50	70	50	1865	356	17	78	891	72	775	72	3020
378	Pinus_bartowqii	-92.092445	15.118822	97	118	71	1030	171	7	164	105	82	107	82	1596	307	9	83	759	37	688	37	3150
379	Pinus_bartowqii	-92.058893	15.196917	105	120	72	1019	180	14	166	113	90	115	90	1499	284	8	83	704	33	648	33	3011
380	Pinus_bartowqii	-91.908653	15.041488	79	112	71	961	151	-5	156	87	65	89	65	1716	334	13	81	816	53	723	53	3426
381	Pinus_bartowqii	-91.607901	15.656758	110	118	73	697	187	27	160	115	100	117	100	1371	249	18	70	594	70	463	70	3302
382	Pinus_bartowqii	-91.601238	15.656163	109	117	73	719	186	26	160	114	99	117	99	1384	250	18	70	600	71	465	71	3000
383	Pinus_bartowqii	-91.552047	15.514503	67	107	72	790	137	-11	148	72	57	75	56	1780	317	25	70	799	101	707	105	3000
384	Pinus_bartowqii	-91.551316	14.756021	84	110	69	1072	156	-2	158	92	68	95	68	1724	354	12	84	835	47	728	47	3120
385	Pinus_bartowqii	-91.547462	15.523338	63	107	72	793	133	-15	148	68	53	71	51	1828	325	27	70	822	107	723	112	2999
386	Pinus_bartowqii	-91.544909	15.513313	67	107	71	790	137	-12	149	72	57	74	55	1789	318	26	70	802	103	710	107	3000
387	Pinus_bartowqii	-91.543957	15.506175	66	107	71	796	137	-13	150	71	56	74	54	1796	320	26	70	806	103	561	107	3504
388	Pinus_bartowqii	-91.542667	15.521077	63	107	72	793	133	-15	148	68	53	71	51	1828	325	27	70	822	107	723	112	3023
389	Pinus_bartowqii	-91.541913	15.517567	63	107	72	793	133	-15	148	68	53	71	51	1828	325	27	70	822	107	723	112	2809
390	Pinus_bartowqii	-91.540914	15.529421	64	107	72	788	134	-14	148	69	54	72	52	1815	322	27	70	815	106	718	111	3000
391	Pinus_bartowqii	-91.53389	15.49694	65	107	71	795	136	-13	149	70	55	73	53	1803	322	26	70	810	103	715	108	3045

392	Pitus_hartvoegii	-91.533012	15.528066	74	109	72	792	145	-6	151	79	64	81	62	1712	304	24	71	763	97	681	99	3812
393	Pitus_hartvoegii	-91.528257	15.52094	71	108	71	808	143	-8	151	77	61	79	59	1741	309	25	70	777	99	548	102	3223
394	Pitus_hartvoegii	-91.52083	15.52444	76	109	72	795	147	-4	151	81	65	83	64	1697	301	24	71	755	95	676	97	3420
395	Pitus_hartvoegii	-91.52	14.8	109	117	68	1333	185	13	172	119	90	123	90	1416	308	7	88	698	22	610	22	3600
396	Pitus_hartvoegii	-91.48222	15.53194	94	113	72	784	168	12	156	99	82	102	82	1513	265	20	71	658	80	496	80	3002
397	Pitus_hartvoegii	-91.48056	15.57728	98	114	73	771	172	16	156	104	87	106	87	1492	261	21	70	645	82	490	82	2880
398	Pitus_hartvoegii	-91.39274	14.889367	103	114	68	1176	178	12	166	111	85	114	85	1418	299	9	85	684	31	600	31	3000
399	Pitus_hartvoegii	-91.34926	14.841444	101	113	68	1156	175	11	164	110	84	112	84	1455	308	9	86	706	33	616	33	3650
400	Pitus_hartvoegii	-91.327459	14.912367	96	111	69	1095	168	9	159	104	80	107	80	1502	308	11	83	716	41	631	41	3500
401	Pitus_hartvoegii	-91.317465	14.913281	92	110	69	1070	164	6	158	99	76	102	76	1567	317	12	82	744	48	655	48	3220
402	Pitus_hartvoegii	-91.301523	14.913757	100	112	69	1100	173	12	161	108	83	110	83	1455	301	10	84	696	38	612	38	3810
403	Pitus_hartvoegii	-91.191449	14.580442	104	108	68	1166	175	17	158	113	89	116	87	1603	352	9	89	805	33	684	33	3000
404	Pitus_hartvoegii	-91.190117	14.586057	89	105	68	1066	158	5	153	97	75	99	73	1755	368	12	85	862	47	740	49	3615
405	Pitus_hartvoegii	-91.188064	14.585873	89	105	68	1066	158	5	153	97	75	99	73	1755	368	12	85	862	47	740	49	2870
406	Pitus_hartvoegii	-91.185599	14.5825	83	104	68	1070	152	1	151	90	69	93	67	1821	376	14	84	889	54	764	57	2990
407	Pitus_hartvoegii	-91.179647	14.581679	102	107	68	1176	173	16	157	110	87	114	84	1625	354	9	88	813	35	692	35	3010
408	Pitus_hartvoegii	-90.882325	14.497941	74	98	69	982	140	-1	141	80	62	84	60	2019	401	18	80	974	73	838	82	3140
409	Pitus_hartvoegii	-90.879774	14.505847	63	96	69	920	127	-11	138	69	51	72	49	2139	417	22	78	102	88	877	99	3120
410	Pitus_hartvoegii	-90.879529	14.489739	81	99	69	999	147	5	142	88	69	91	66	1949	392	16	82	947	64	816	72	3120
411	Pitus_hartvoegii	-90.877259	14.47399	77	98	69	984	142	1	141	83	64	87	62	2004	401	17	81	972	69	835	78	3000
412	Pitus_hartvoegii	-90.87578	14.488197	81	99	69	999	147	5	142	88	69	91	66	1949	392	16	82	947	64	816	72	2990
413	Pitus_hartvoegii	-90.873782	14.482198	103	101	68	1100	171	24	147	110	90	114	86	1759	367	12	86	870	44	574	50	2900
414	Pitus_hartvoegii	-90.873821	14.505802	66	97	69	937	131	-8	139	72	53	75	52	2111	413	21	79	101	84	868	96	3000
415	Pitus_hartvoegii	-90.870349	14.518022	95	100	68	1050	163	17	146	103	82	105	79	1800	369	13	84	882	51	583	57	3252
416	Pitus_hartvoegii	-90.869993	14.498591	71	97	69	956	136	-4	140	77	59	80	56	2056	406	19	79	990	77	851	87	3260
417	Pitus_hartvoegii	-90.868823	14.471779	92	100	69	1011	159	15	144	98	79	102	77	1860	381	14	83	912	54	599	60	3650
418	Pitus_hartvoegii	-90.748243	14.465938	76	97	69	967	141	2	139	83	64	86	62	2049	404	19	80	988	75	852	86	3000
419	Pitus_hartvoegii	-90.748005	14.470756	82	97	68	971	148	7	141	88	70	91	67	1995	395	18	80	964	70	630	80	3500
420	Pitus_hartvoegii	-90.742948	14.475812	111	99	68	1063	179	35	144	118	98	121	95	1741	357	11	86	860	42	571	48	2900
421	Pitus_hartvoegii	-90.742541	14.467602	82	97	68	971	148	7	141	88	70	91	67	1995	395	18	80	964	70	630	80	3760
422	Pitus_hartvoegii	-90.741376	14.464492	76	97	69	967	141	2	139	83	64	86	62	2049	404	19	80	988	75	852	86	3610
423	Pitus_hartvoegii	-90.741342	14.457491	106	99	68	1045	174	30	144	113	94	116	90	1788	366	12	85	881	46	583	53	3804
424	Pitus_hartvoegii	-90.73638	14.465	80	97	69	996	145	6	139	87	67	90	65	2013	398	18	81	972	71	841	81	4006
425	Pitus_hartvoegii	-90.736107	14.457491	107	98	69	1040	174	32	142	115	95	118	92	1781	364	12	85	878	45	582	51	3902
426	Pitus_hartvoegii	-90.734977	14.476229	110	99	68	1036	178	34	144	117	98	120	95	1749	357	12	86	861	44	574	51	4079
427	Pitus_hartvoegii	-90.73472	14.4725	82	97	69	971	148	8	140	89	70	91	68	1988	394	17	81	962	68	629	78	3797

428	Pinus_hartwegii	-90.730278	14.466057	110	98	69	1050	177	35	142	117	99	121	95	1760	360	12	86	868	44	576	51	3809
429	Pinus_hartwegii	-90.730278	14.470934	99	98	69	1019	166	24	142	106	87	109	84	1842	372	14	84	901	53	595	61	3648
430	Pinus_hartwegii	-88.700387	14.53803	111	91	66	1322	176	40	136	119	97	123	90	2234	381	33	67	976	135	669	165	3000
431	Pinus_hartwegii	-88.692979	14.547694	111	91	66	1342	177	40	137	119	98	123	90	2228	379	33	67	972	135	667	166	3000
432	Pinus_hartwegii	-88.69282	14.528037	116	91	66	1325	182	45	137	124	103	128	95	2194	376	31	68	962	128	661	158	3100
433	Pinus_hartwegii	-88.69282	14.53803	110	91	66	1341	175	39	136	118	96	122	88	2235	381	33	67	976	135	669	166	3202
434	Pinus_hartwegii	-88.68333	14.53333	114	91	66	1341	180	43	137	122	101	126	93	2206	377	32	68	965	131	663	161	3720
435	Pinus_hartwegii	-88.68333	14.54166	113	91	66	1343	179	42	137	121	100	125	92	2210	377	33	67	965	133	663	164	3000
436	Pinus_hartwegii	-99.77814	19.08781	70	124	72	987	157	-15	172	73	57	83	57	1212	247	18	85	674	61	351	61	3949
437	Pinus_hartwegii	-99.75115	19.12856	68	124	72	1000	155	-17	172	71	55	81	55	1199	246	18	86	667	60	347	60	4080
438	Pinus_hartwegii	-99.77365	19.11962	55	120	73	920	138	-26	164	59	42	67	42	1267	266	20	86	710	62	366	62	3000
439	Pinus_hartwegii	-99.77421	19.11347	51	119	73	887	134	-28	162	54	39	62	39	1293	271	20	86	723	63	372	63	3000
440	Pinus_hartwegii	-99.75517	19.13556	72	126	72	996	159	-14	173	75	59	85	59	1183	240	18	85	655	61	343	61	4080
441	Pinus_hartwegii	-98.57663	19.213585	109	156	72	1428	211	-3	214	119	88	125	88	1052	196	10	88	585	33	343	33	3147
442	Pinus_hartwegii	-99.79027	19.09307	73	125	72	1002	160	-12	172	75	59	86	59	1198	243	18	86	665	61	346	61	3689
443	Pinus_hartwegii	-99.78776	19.11393	68	124	72	985	155	-17	172	71	55	81	55	1210	248	19	86	672	61	350	61	3804
444	Pinus_hartwegii	-99.7594	19.14312	79	128	72	1073	167	-10	177	82	64	92	64	1157	232	18	85	639	63	333	63	4006
445	Pinus_hartwegii	-99.73102	19.1256	76	127	72	1026	163	-12	175	79	62	89	62	1168	236	17	85	648	60	338	60	3902
446	Pinus_hartwegii	-98.69997	19.16226	63	132	74	1014	153	-25	178	67	49	75	49	1008	196	7	87	555	27	325	45	4079
447	Pinus_hartwegii	-98.61498	19.14367	73	137	73	1114	167	-19	186	79	58	87	58	958	185	6	88	531	22	315	39	3797
448	Pinus_hartwegii	-98.62356	19.12651	72	136	73	1080	164	-20	184	78	57	85	57	958	185	6	88	531	22	315	39	3809
449	Pinus_hartwegii	-98.66936	19.15583	69	134	73	1070	161	-22	183	74	55	82	54	960	187	6	87	532	23	314	40	3648
450	Pinus_hartwegii	-98.6758	19.19372	74	137	73	1109	168	-18	186	80	59	88	59	959	185	7	87	530	24	313	40	3779
451	Pinus_hartwegii	-98.69011	19.22233	81	140	73	1153	176	-15	191	87	65	95	65	978	187	7	87	543	25	318	39	3535
452	Pinus_hartwegii	-98.67365	19.26022	87	143	73	1232	183	-12	195	94	70	101	69	992	187	8	87	550	27	321	40	3637
453	Pinus_hartwegii	-98.72303	19.41824	64	132	73	1103	155	-25	180	70	50	78	49	1011	193	10	84	547	34	318	50	3875
454	Pinus_hartwegii	-99.76048	19.7377	76	131	71	1217	168	-15	183	79	60	91	60	1026	206	18	81	557	63	286	64	3613
455	Pinus_hartwegii	-99.76831	19.74552	87	134	71	1247	180	-7	187	91	70	102	70	972	196	17	81	528	60	268	60	3545
456	Pinus_hartwegii	-99.33896	19.11429	85	134	72	1116	176	-9	185	89	70	98	69	1161	232	12	90	658	42	341	49	3531
457	Pinus_hartwegii	-99.72023	19.06402	86	129	72	1089	175	-4	179	89	71	100	71	1169	230	17	85	646	62	337	62	3626
458	Pinus_hartwegii	-99.70458	19.12211	97	133	71	1237	188	1	187	102	85	112	79	1103	211	16	84	603	65	318	66	3480
459	Pinus_hartwegii	-98.67706	19.18803	73	136	73	1111	166	-19	185	79	58	87	58	958	185	7	88	530	24	313	40	3728
460	Pinus_hartwegii	-98.67259	19.24166	80	140	73	1145	175	-16	191	87	65	94	64	971	185	7	88	539	25	316	39	3653
461	Pinus_hartwegii	-98.6547	19.26177	94	148	73	1300	193	-8	201	103	76	109	76	1010	189	9	87	562	29	327	39	3429
462	Pinus_hartwegii	-98.68489	19.17462	82	141	73	1161	178	-14	192	89	67	96	66	993	190	7	88	554	25	321	39	3632
463	Pinus_hartwegii	-98.63345	19.05508	64	132	74	984	153	-24	177	68	50	76	50	1031	202	7	88	571	27	331	45	3912

464	Pinus_hartwegii	-97.31533	19.02491	62	129	73	1032	153	-23	176	63	56	74	48	1821	346	34	81	989	105	210	155	3865
465	Pinus_hartwegii	-97.30455	19.05332	63	130	73	1038	154	-22	176	65	57	76	49	1807	344	34	81	983	105	209	153	3703
466	Pinus_hartwegii	-97.27966	19.06863	54	126	73	1014	143	-28	171	55	49	67	41	1899	358	37	80	102	114	218	169	4162
467	Pinus_hartwegii	-97.27088	19.08975	62	129	74	1055	152	-22	174	64	56	75	48	1840	349	36	81	100	110	210	159	3808
468	Pinus_hartwegii	-97.27088	19.07735	213	109	56	2828	306	114	192	236	202	242	172	2899	488	107	54	129	349	892	376	3647
469	Pinus_hartwegii	-97.28918	18.98119	71	133	73	1080	163	-17	180	72	65	84	56	1775	341	33	82	973	101	202	147	3800
470	Pinus_hartwegii	-97.32798	19.00888	68	132	73	1050	161	-18	179	69	62	80	53	1748	334	32	82	955	99	203	143	3501
471	Pinus_hartwegii	-97.33456	18.99577	82	138	73	1138	178	-10	188	84	75	95	66	1597	309	28	83	881	88	190	121	3430
472	Pinus_hartwegii	-97.32871	18.97828	66	132	73	1066	159	-20	179	68	61	79	52	1776	339	32	81	968	100	206	147	3328
473	Pinus_hartwegii	-97.27747	18.97901	72	134	74	1106	166	-15	181	74	67	86	57	1766	341	33	82	971	101	200	145	3612
474	Pinus_hartwegii	-97.30089	18.96881	63	130	73	1018	154	-22	176	65	58	75	49	1831	349	34	81	996	105	210	155	3623
475	Pinus_hartwegii	-97.26869	19.07008	51	124	73	985	139	-30	169	52	46	64	38	1932	362	38	79	103	117	222	175	4131
476	Pinus_hartwegii	-97.27235	19.07935	62	128	73	1055	153	-22	175	63	56	75	48	1839	349	35	81	100	109	210	159	3957
477	Pinus_hartwegii	-97.24965	19.08611	72	132	73	1097	165	-15	180	74	66	85	57	1764	340	34	82	971	104	445	146	3650

Discusión y Conclusiones

De acuerdo con los resultados de la presente investigación, *P. hartwegii* presenta intervalos de idoneidad estrechos para todas las variables bioclimáticas evaluadas, por lo que se espera que a largo plazo esta especie reduzca su área de distribución de manera considerable, como consecuencia del incremento de temperatura global. Con base a lo aquí encontrado, la reducción en el área ocupada por *P. hartwegii* podría llegar a ser de hasta 68.8%.

Por otra parte, a pesar de que *P. hartwegii*, como cualquier especie tiene el potencial para adaptarse a nuevas condiciones, la presencia de poblaciones de *P. hartwegii* en un rango tan estrecho de variables ambientales es un indicador de la especificidad de la especie, indicando que la plasticidad entre los individuos se reduce haciéndola más vulnerable al cambio climático (Thuiller *et al.*, 2011). Bajo este contexto, *P. hartwegii* se enfrentará a diversas presiones de selección (Aitken *et al.*, 2008), como el aumento de la temperatura y los cambios en el patrón de precipitación, a los que deberá responder en un plazo relativamente corto (Arriaga & Gómez, 2004). Esto podría complicarse por otras variables asociadas con la altitud, como los suelos poco profundos o la baja presión parcial de CO₂ (Jassal *et al.*, 2007), e incluso por la falta de sitios a mayor elevación en los que pueda establecerse (Lauer, 1978; Alfaro-Ramírez *et al.*, 2017). En este sentido la forma de las montañas que implica la reducción de la superficie susceptible a ser habitada conforme asciende en elevación es una restricción en el espacio a ocupar, así como en la conectividad entre poblaciones (Gutiérrez & Trejo, 2014; Arzate-Fernández *et al.*, 2016). Por lo anterior, es poco probable que las poblaciones del ecotono tengan la plasticidad necesaria para responder a los cambios ambientales en un corto período de tiempo (Arriaga & Gómez, 2004), sobre todo considerando la baja tasa de crecimiento (Ricker *et al.*, 2007; Pompa-García & Hadad, 2016), la menor producción de semillas, y particularmente de aquellas que son viables (Sáenz-Romero *et al.*, 2006; Viveros-Viveros *et al.*, 2009), y un menor flujo de genes entre los miembros de la misma población (Viveros-Viveros *et al.*, 2009; Arzate-Fernández *et al.*, 2016). Aunado a esto, en la alta montaña, las presiones selectivas

varían espacialmente de acuerdo con la elevación, por lo que se espera que las poblaciones ubicadas en los extremos inferior y superior del gradiente altitudinal respondan de manera diferente al incremento de temperatura global (Saénez-Romero *et al.*, 2016; Freeman *et al.*, 2018; Ahmad *et al.*, 2021). Por lo tanto, es importante evaluar en *P. hartwegii* aquellos factores que pudieran influir en la adaptación evolutiva de la especie ante los nuevos escenarios de cambio climático, como son su diversidad genética y capacidad de flujo génico, además del potencial adaptativo de las poblaciones marginales en latitud y altitud, dado que la reducción en la distribución de *P. hartwegii* fue mayor en los extremos de su distribución geográfica.

Literatura citada

- Ahmad, M., Sharma, P., Rathee, S., Singh, H. P., Batish, D. R., Lone, G. R., Kaur, S., Jaryan, V., & Kumar, R. (2021). Niche width analyses facilitate identification of high-risk endemic species at high altitudes in western Himalayas. *Ecological Indicators* 126:107653.
- Aitken, N. S., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., & Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1:95-111.
- Alba-Landa, J., Aparicio-Rentería, A., & Márquez-Ramírez, J. (2003). Potencial y eficiencia de producción de semillas de *Pinus hartwegii* Lindl. de dos poblaciones de México. *Foresta Veracruzana* 5:23-26.
- Alfaro-Ramírez, F.U., Arredondo-Moreno, J.T., Pérez-Suárez, M., Endara-Agramont, A.R. (2017) *Pinus hartwegii* Lindl. treeline ecotone: structure and altitudinal limits at Nevado de Toluca, Mexico. *Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 23:261-273.
- Almeida, L., Cleef, A. M., Herrera, A., Velázquez, A., & Luna, I. (1994). El zacatonal alpino del volcán Popocatepetl, México, y su posición en las montañas tropicales de América. *Phytocoenologia* 22:391-436.
- Almeida-Leñero, L., Giménez, de A. J., Cleef, A. M., & González, T. A. (2004). Las comunidades vegetales del zacatonal alpino de los volcanes Popocatepetl y Nevado de Toluca, región central de México. *Phytocoenologia* 34:91-132.
- Almeida-Leñero, L., Nava, M., Ramos, A., Espinosa, M., Ordoñez M. J., & Jujnovsky, J. (2007). Servicios ecosistémicos en la cuenca del río Magdalena, Distrito Federal, México. *Gaceta Ecológica* número especial: 53-64.

- Arriaga, L., & Gómez, L. (2004). Posibles efectos del cambio climático en algunos componentes de la biodiversidad de México. En: Martínez, J., Fernández, A. (Eds.) Cambio climático: una visión desde México. México: INECC. pp. 255-265.
- Arteaga, M. C., McCormack, J. E., Eguiarte, L. E., & Medellín, R. (2011). Genetic admixture in multidimensional environmental space: asymmetrical niche similarity promotes gene flow in armadillos (*Dasybus novemcinctus*). *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 65(9):2470–80.
- Arteaga-Martínez, B., & Moreno-Zárate, C. (2006). Los hongos comestibles silvestres de Santa Catarina del Monte, Estado de México. *Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 12:125-131.
- Arzate-Fernández, A. M., Gutiérrez-González, G., & Heredia-Bobadilla, R. L. (2016). Diversidad genética de dos especies de coníferas en el Nevado de Toluca: una alternativa de conservación. Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca, México.
- Beaman, J. H. (1962). The timberlines of Iztaccíhuatl and Popocatepetl, Mexico. *Ecology* 43:377-385.
- Billings, R. F., Clarke, S. R., Espino-Mendoza, V., Córdón, C. P., Meléndez, F. B., Ramón, C. J., & Baeza, G. (2004). Bark beetle outbreaks and fire: a devastating combination for Central America's pine forests. *Unasylva* 55:15-21.
- Biondi, F., Hartsough, P. C., & Estrada, I. G. (2005). Daily weather and tree growth at the tropical treeline of North America. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 37:16-24.
- Calderón, G., & Rzedowski, J. (2005). *Flora fanerogámica del Valle de México*. CONABIO-Instituto de Ecología A.C. México.
- Challenger, A., & Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO). Capital

natural de México, Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. México. pp. 87-108.

Chansler, J. F. (1967). Biology and life history of *Dendroctonus adjunctus* (Coleoptera: Scolytidae). *Annals of the Entomological Society of America* 60:760-767.

Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J. L., Fichefet, T., Friedlingstein, P., & Wehner, M. 2013: Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility. In: Stocker, T., Qin, D., Plattner, G. K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Midgley, P. M. (Eds.), *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press

Coop, J.D., Givnish, T.J. (2008) Constraints on tree seedling establishment in montane grasslands of the Valles Caldera, New Mexico. *Ecology* 89:1101-1111.

Cuervo-Robayo, A. P., Escobar, L. E., Osorio-Olvera, L., Nori, J., Varela, S., Martínez-Meyer, E., Velásquez-Tibata, J., Rodríguez-Soto, C., Munguía, M., Castañeda-Álvarez, N. P., Lira-Noriega, A., Soley-Guardia, M., Serra-Díaz, J. M., & Peterson, A. T. (2017). Introducción a los análisis espaciales con énfasis en modelos de nicho ecológico. *Biodiversity Informatics* 12:45-57.

De Marco Jr., P., & Corrêa, C. (2018). Evaluating collinearity effects on species distribution models: an approach based on virtual species simulation. *PLoS ONE* 13(9):e0202403.

De Souza-Muñoz, M., de Giovanni, R., de Siquiera, M., Sutton, T., Brewer, P., Pereira, R., Canhos, D., & Canhos, V. (2011). OpenModeller: a generic approach to species' potential distribution modelling. *GeoInformatica* 15:111-135.

Eguiluz-Piedra, T. (1985). Origen y evolución del género *Pinus* (con referencia especial a los pinos mexicanos). *Dasonomía Mexicana* 6:5-31.

- ESRI (2013). *ArcGIS for Desktop 10.2*. Retrieved from <http://www.esri.com>
- Farjon, A. (1996). Biodiversity of Pinus (Pinaceae) in Mexico: speciation and paleoendemism. *Botanical Journal of the Linnean Society* 121:365-384.
- Farjon, A. (2010). *A handbook of the world's conifers*. Brill, Leiden. 1111 p.
- Farjon, A., & Styles, B. T. (1997). Pinus (Pinaceae). *Flora Neotropica monograph 75*. The New York Botanical Garden, New York. 291 p.
- Farjon, A., Pérez de la Rosa, J. A., & Styles, B. T. (1997). *A field guide to the pines of Mexico and Central America*. Kew Publishing, Royal Botanic Gardens.
- Feeley, K. J., Silman, M. R., Bush, M. B., Farfán, W., García, K., Malhi, Y., Salinas, N., Raurau, M. N., & Saatchi, S. (2011). Upslope migration of Andean trees. *Journal Biogeography* 38(4):783-791.
- Fernández-Eguiarte, A., Zavala-Hidalgo, J., Romero-Centeno, R., & Trejo- Vázquez, I. (2015). Actualización de los escenarios de cambio climático para estudios de impactos, vulnerabilidad y adaptación. Centro de Ciencias de la Atmósfera, Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Fettig, C. J., Klepzig K. D. Billings, R. F., Steven, M. A., Nebeker. T. E., Negrón, J. F., & Nowak, J. T. (2007). The effectiveness of vegetation management practices for prevention and control of bark beetle infestations in coniferous forests of the western and southern United States. *Forest Ecology and Management* 238:24-53.
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37(12):4302-4315.

- Franco-Corona, A. (2015). Cambios en el límite superior del bosque del volcán Popocatepetl. Tesis de grado. Facultad de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Franco-Maass, S., Regil-García, H. H. Ordóñez-Díaz, J. A. B. (2006). Dinámica de perturbación-recuperación de las zonas forestales en el Parque Nacional Nevado de Toluca. *Madera y Bosques* 12:17-28.
- Franco-Ramos, O. & Vázquez-Selem, L. (2017). Trabajo de campo dendrocronológico para estudios de Geografía Física. Experiencias en los volcanes Popocatepetl e Iztaccíhuatl, 2006-2017. *Investigaciones Geográficas* 94.
- Franklin, J. (2010). *Mapping species distributions: Spatial inference and prediction*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Freeman, B. G., Scholer, M. N., Ruiz-Gutierrez, V., & Fitzpatrick, J. W. (2018). Climate change causes upslope shifts and mountain top extirpations in a tropical bird community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115(47):11982-11987.
- Gernandt, D., Geada, L. G., Ortiz, G. S. & Liston, A. (2005). Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon* 54:29-42.
- Giménez, de A. J., Escamilla, W. M. E., & Almeida, L. L. (2009). Datos sobre la vegetación higrófila altimontana del Volcán Iztaccíhuatl (México). *Lazaroa* 30:109-118.
- Gómez-Mendoza L., & Arriaga L. (2007). Modeling the effect of climate change on the distribution of Oak and Pine species of Mexico. *Conservation Biology* 21:1545-1555.
- González-Rosales, A., & Rodríguez-Trejo, D. A. (2004). Efecto del chamuscado de copa en el crecimiento en diámetro de *Pinus hartwegii* Lindl. en el Distrito Federal, México. *Revista Agrociencia* 38:537-544.

- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34: 427-433. <https://doi.org/10.2307/4072271>.
- Gutiérrez, E., & Trejo, I. (2014). Effect of climatic change on the potential distribution of five species of temperate forest trees in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:179-188.
- Hartsough, P., & Biondi, F. (2004). High elevation monitoring in the North American tropics: Ecosystem/climate relationships on Nevado de Colima, Mexico. Meeting of the American Geophysical Union.
- Hawksworth, T. H., & Wiens, D. (1996). Dwarf mistletoes: biology, pathology and systematics. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C.
- Hernández, G. J. J. (1990). Variación genética isoenzimática en *Pinus ayacahuite* y sus dos variedades de México y Centroamérica. Tesis de grado. Universidad Autónoma de Chapingo. México.
- Hernández-Benítez, R., Cano-Santana, Z., & Castellanos-Vargas, I. (2005). Incidencia de infestación de *Arceuthobium globosum grandicaule* (Hawks & Wiens) en *Pinus hartwegii* (Lindl.). *Revista de Ciencia Forestal en México* 30:79-86.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2012). WorldClim v. 1.4. Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley Nature Serve, Centro Internacional de Agricultura Tropical, Rainforest CRC.
- Holtmeier, F. K., & Broll, G. (2005). Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography* 14:395-410.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:415-427.

- Iglesias, A. L. G., & Luna, R. M. (2008). Polimorfismo isoenzimático en la población de *Pinus hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Ver., México. *Ecosistemas* 17:115-122.
- Iglesias, A. L. G., & Tivo, F. Y. (2006). Caracterización morfométrica de la población de *Pinus hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Ra Ximhai* 2:449-468.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013). Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Climate Change 2013: The Physical Science Basis: Final Draft Underlying Scientific Technical Assessment, Stockholm, Sweden.
- Jassal, R., Black, T., Cai, T., Morgenstern, K., Li, Z., Gauymont-Guay, D., & Nesic, Z. (2007). Components of ecosystems respiration and an estimate of net primary productivity of an intermediate-aged Douglas-Fir stand. *Agric. For. Meteorol.* 144: 44-57.
- Jobbágy, E.G., & Jackson, R.B. (2000). Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. *Global Ecology and Biogeography* 9: 253–268
- Keenan, T., Serra, J. M., Lloret, F., Ninyerola, M., & Sabate, S. (2011). Predicting the future of forests in the Mediterranean under climate change, with niche and process-based models: CO2 matters! *Global Ecology and Biogeography* 17:565–579.
- Körner, C. (1995). Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations. In *Arctic and alpine biodiversity: Patterns, causes and ecosystem consequences*. Springer Berlin Heidelberg. pp. 45-62.
- Körner, C., & Paulsen, J. (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography* 31:713-732.

- Kozak, K. H., & Wiens, J. J. (2006). Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution* 60(12): 2604-2621.
- Kramer, P.J., & Kozlowski, T. T. (1960). *Physiology of trees*. McGraw-Hill. New York.
- Lauer, W. (1973). The Altitudinal Belts of the Vegetation in the Central Mexican Highlands and Their Climatic Conditions, *Arctic and Alpine Research* 5: suppl. 3, A99-A113.
- Lauer, W. (1978). Timberline Studies in Central Mexico. *Arctic and Alpine Research* 10:383-396.
- Lobo, J., Jiménez, A., & Real, R. (2007). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17(2):145-151.
- Loya-Rebollar, E., Sáenz-Romero, C., Lindig-Cisneros, L. A., Lobit, P., Villegas-Moreno, J. A., & Sánchez-Vargas N. M. (2013). Clinal variation in *Pinus hartwegii* populations and its application for adaptation to climate change. *Silvae Genetica* 62:82-95.
- Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F., & Lortie, C. J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97:199-205.
- Mathiasen, R. L., Nickrent, D. L., Shaw, D. C., & Watson, D. M. (2008). Mistletoes. Pathology, systematics, ecology and management. *Plant Disease* 92:988-1006.
- Mills-Novoa, M., Pszcólkowski, P., & Meza, F. (2016). The impact of climate change on the viticultural suitability of Maipo Valley, Chile. *The Professional Geographer* 68(4):561-573.
- Molina, F. F., Delgado, P., Piñero D., Pérez-Nasser, N. & Álvarez-Buylla, E. (2001). Do rare pines need different conservation strategies? Evidence from three mexican rare species. *Canadian Journal of Botany* 79:131-138.

- Mountain Research Initiative EDW Working Group. (2015). Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change* 5:424-430. <https://doi.org/10.1038/nclimate2563>
- Obieta, M. C., & Sarukhán. J. (1981). Estructura y composición de la vegetación herbácea de un bosque uniespecífico de *Pinus hartwegii*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 41:75-125.
- Obregón-Molina, G. (2012). Estudio filogeográfico de *Pinus hartwegii* Lindley (Pinaceae). Tesis de grado. ENCB, Instituto Politécnico Nacional (IPN). México D.F.
- Olalla-Tárraga, M. Á., McInnes, L., Bini, L. M., Diniz-Filho, J. A. F., Fritz, S. A., Hawkins, B. A., & Purvis, A. (2011). Climatic niche conservatism and the evolutionary dynamics in species range boundaries: global congruence across mammals and amphibians. *Journal of Biogeography* 38(12):2237–2247.
- Ortega-Baranda, V., & Rodríguez-Trejo, D. A. (2007). Supervivencia y crecimiento iniciales y concentración de nutrimentos de *Pinus hartwegii* plantado en localidades quemadas. *Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 13:115-124.
- Ortega-Mata, A., Mendizábal-Hernández, L., Alba-Landa, J., & Aparicio-Rentería, A. (2003). Germinación y crecimiento inicial de *Pinus hartwegii* Lindl. de siete poblaciones del Estado de México. *Foresta Veracruzana* 5:29-34.
- Ortiz-Rodríguez, J. N., & Rodríguez-Trejo, D. A. (2008). Incremento en biomasa y supervivencia de una plantación de *Pinus hartwegii* Lindl. en áreas quemadas *Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 14:89-95.
- Osorio-Olvera, L., Lira-Noriega, A., Soberón, J., Peterson, A. T., Falconi, M., Contreras-Díaz, R. G., Martínez-Meyer, E., Barve, V., & Barve, N. (2020). Ntbox: an R package with graphical user interface for modeling and evaluating

- multidimensional ecological niches. *Methods Ecology and Evolution* 11:1199-1206.
- Paine, T. D., Raffa, K. F., & Harrington, T. C. (1997). Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. *Annual Reviews in Entomology* 42:179-206.
- Perry, J. P. (1991). *The pines of México and Central America*. Portland: Timber Press Inc.
- Peterson, A. (1999). Conservatism of Ecological Niches in Evolutionary Time. *Science* 285(5431):1265–1267.
- Peterson, A. T., Papeş, M., & Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 213:63–72.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press. Princeton.
- Phillips, S. J., & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with MAXENT: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31(2): 161-175.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schaphire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling* 190:231-259.
- Pompa-García, M., & Hadad, M. A. (2016). Sensitivity of pines in Mexico to temperature varies with age. *Atmósfera* 29:209-219.
- Price, R. A., Liston, A. & Strauss, S. H. (1998). Phylogeny and systematics of *Pinus*. In: Richardson, M.D. (ed). *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. pp.49-68.

- Queijeiro-Bolaños M. E., & Cano-Santana, Z. (2016). Growth of Hartweg's pine (*Pinus hartwegii*) parasitized by two dwarf mistletoe species (*Arceuthobium spp.*). *Botanical Sciences* 94:51-62.
- Queijeiro-Bolaños, M. E., Cano-Santana, Z., & Castellanos-Vargas, I. (2011). Distribución diferencial de dos especies de muérdago enano sobre *Pinus hartwegii* en el área natural protegida "Zoquiapan y Anexas", Estado de México. *Acta Botánica Mexicana* 96:49-57
- Ramírez-Contreras, A., & Rodríguez-Trejo, D. A. (2009). Plantas nodriza en la reforestación con *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 15:43-48.
- Ramírez-Dávila, J. F. & Porcayo-Camargo, E. (2010). Estudio comparativo de la distribución espacial del muérdago enano (*Arceuthobium sp.*) en la ladera norte del Parque Nacional Nevado de Toluca, México. *Bosque* 31:28-38.
- Rangwala, I., Sinsky, E. & Miller J.R. (2013). Amplified warming projections for high altitude regions of the northern hemisphere mid-latitudes from CMIP5 models. *Environmental Research Letters* 8:024040. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/2/024040>
- Richardson, A.D. & Friedland, A.J. (2009). A review of the theories to explain arctic and alpine treelines around the world. *Journal of Sustainable Forestry* 28(1).
- Ricker, M., Gutiérrez-García, G., & Daly, D. C. (2007). Modeling long-term tree growth curves in response to warming climate: test cases from a subtropical mountain forest and a tropical rainforest in Mexico. *Canadian Journal of Forestry Research* 37:977-989.
- Rodríguez-Trejo, D. A. (2001). Ecología del fuego en el ecosistema de *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 7:145-151.
- Rojas-Merced, E. E., Valdez-Pérez, M. E., Mireles-Lezama, P., Reyes-Enríquez, A., & Pastor-Medrano, J. (2007). Estimación de la producción de agua Superficial del

- parque nacional nevado de Toluca, para el año 2006. *Quivera Revista de Estudios Territoriales* 9:159-176.
- Roy, K., Hunt, G., Jablonski, D., Krug, A. Z., & Valentine, J. W. (2009). A macroevolutionary perspective on species range limits. *Proceedings of the Royal Society B* 276(1661):1485–1493.
- R-Studio Team (2016). R-Studio: integrated development for R. RStudio, Inc., Boston. available at <https://rstudio.com>.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Edit. Limusa. México, D.F.
- Rzedowski, J. (1998). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. En: Ramamorthy, T. P., Bye, R., Lot, A. & Fa, J. (eds). La diversidad biológica de México, orígenes y distribución, Instituto de Biología, UNAM, México. pp.129-145.
- Sáenz-Romero, C., Guzmán-Reyna, R., & Rehfeldt, G. E. (2006). Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, México; implications for seed zoning, conservation of forest genetic resources, tree breeding and global warming. *Forest Ecology and Management* 229:340-350.
- Sáenz-Romero, C., Lindig-Cisneros, R. A., Joyce, D.G., Beaulieu, J., St. Clair, J. D., & Jaquish, B. C. (2016). Assisted migration of forest populations for adapting trees to climate change. *Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 22(3):303-323.
- Sánchez-González, A. (2008). Una visión actual de la diversidad y distribución de los pinos de México. *Madera y Bosques* 14:107-120.
- Shaw, G. R. (1909). *The Pines of Mexico*. Publications of the Arnold Arboretum No.1 30 p.
- Soberón, J., Osorio-Olvera, L., & Peterson, A. T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88:437-441.

- Styles, T. B. (1998). El género *Pinus*: su panorama en México. In: Ramamorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. & Fa J. (eds). *La diversidad biológica de México, orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México. pp. 385-408.
- Thuiller, W., Lavergne, S., Roquet, C., Boulangeat, I. & Araújo, M.B. (2011). Consequences of climate change on the Tree of Life in Europe. *Nature* 448: 550– 552.
- Torres-Beltrán, C. (2013). *Análisis de los cambios del límite superior del bosque en el volcán Iztaccíhuatl*. Tesis de grado, Facultad de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Tranquillini, W. (1964). The physiology of plants at high altitudes. *Plant Physiology* 15:345-362.
- Velázquez M.A., Musálem-Santiago, M. Á., Keyes, M. R., & Zarate, G. P. (1986). Influencia del tratamiento al suelo y la condición de apertura del dosel en el establecimiento inicial de la regeneración natural de *Pinus hartwegii* Lindl. *Agrociencia* 64:147-170.
- Vera-Vilchis, V., & Rodríguez-Trejo, D. A. (2007). Survival and height increment of *Pinus hartwegii* two years after prescribed burns and experimental forest fires. *Agrociencia* 41:219-230.
- Villers, L., & Trejo, I. (2000). El cambio climático y la vegetación. In: Gay, C. (Ed.). *México: una visión hacia el siglo XXI. El cambio climático en México* INECC-UNAM. México. pp. 57-72.
- Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J. J., López-Upton, J., Ramírez-Valverde, G., & Santacruz-Varela, A. (2009). Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl.: Height growth, shoot phenology and cold damage in seedlings. *Forest Ecology and Management* 257:836-842.

- Viveros-Viveros, H., Tapia-Olivares, B. L., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J. J., López-Upton, J., Santacruz-Varela, A., & Ramírez-Valverde, G. (2010). Variación isoenzimática de *Pinus hartwegii* Lindl. en un gradiente altitudinal en Michoacán, México. *Agrociencia* 44: 723-733.
- Wiens, J. J. (2004). Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58(1): 193–197.
- Wiens, J. J., & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 19(12): 639–44.
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36(1): 519–539.
- 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.