

**Informe final\* del Proyecto JM013**  
**Modelación de la riqueza y distribución potencial del bosque húmedo de montaña**

**Responsable:** Dr. José Luis Villaseñor Ríos  
**Institución:** Universidad Nacional Autónoma de México  
Instituto de Biología  
Departamento de Botánica  
**Dirección:** Av. Universidad # 1001, Chamilpa, Cuernavaca, Mor, 62210 , México  
**Correo electrónico:** [vrrios@ib.unam.mx](mailto:vrrios@ib.unam.mx)  
**Teléfono/Fax:** Tel: 5622 9120, Fax: 5550 1760  
**Fecha de inicio:** Junio 15, 2012.  
**Fecha de término:** Abril 21, 2015.  
**Principales resultados:** Base de datos, cartografía, informe final.  
**Forma de citar\*\* el informe final y otros resultados:** Villaseñor J. L., López-Mata, L., Cruz-Cárdenas, G., Ortiz, E. y J. Cadena-Rodríguez. 2015. Modelación de la riqueza y distribución potencial del bosque húmedo de montaña. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. **Informe final SNIB-CONABIO, proyecto No. JM013.** México D. F.

**Resumen:**

Se modelará la distribución potencial de al menos 200 especies distribuidas preferentemente en el bosque húmedo de montaña en México; entre ellas se incluirán especies de árboles, tanto incluidas en el Inventario Nacional Forestal como otras no consideradas en dicho inventario, así como representantes de otras formas de crecimiento. Igualmente se incluirán especies tanto endémicas de México como especies de distribución más amplia en el continente. Con los modelos se generarán dos mapas de diversidad de especies, uno de ellos mostrando la distribución de la riqueza observada, con base en las especies modeladas y otro mostrando la distribución de la riqueza estimada, obtenida mediante un método de interpolación (Kriging) de la riqueza observada.

Los resultados permitirán aportar información más detallada sobre la distribución conocida y potencial del BHM, evaluando los patrones de distribución de las especies creciendo predominantemente en dicho bioma (especies a modelar) y comparándolos con los mapas de distribución de este bioma propuestos hasta la fecha (CONABIO, INEGI, etc.).

- 
- \* El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en [www.conabio.gob.mx](http://www.conabio.gob.mx)
  - \*\* El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

## **Modelación de la riqueza y distribución potencial del Bosque Húmedo de Montaña**

### **Informe final del Proyecto JM013**

Responsable:

**José Luis Villaseñor Ríos**, Instituto de Biología, UNAM, Departamento de Botánica.

[vríos@ib.unam.mx](mailto:vríos@ib.unam.mx)

Colaboradores:

**Dr. Lauro López Mata**, Colegio de Postgraduados.

**Dr. Gustavo Cruz Cárdenas**, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, IPN, Unidad Michoacán.

**Biól. Enrique Ortiz Bermúdez**, Instituto de Biología, UNAM, Departamento de Botánica.

**Biól. Yareli Joselin Cadena Rodríguez**, Instituto de Biología, UNAM, Departamento de Botánica.

### **Resumen ejecutivo**

Se modeló la distribución potencial de 200 especies distribuidas preferentemente en el bosque húmedo de montaña en México, incluyendo prácticamente todas las formas de crecimiento. La mayoría de las especies (142) son endémicas de México o que extienden su área de distribución hasta Guatemala (27). La distribución potencial de las especies se utilizó para generar un mapa de distribución de riqueza potencial, la cual fue comparada con otro obtenido de la distribución conocida de esas mismas especies utilizando un método de interpolación (Kriging). Se identificaron regiones con BHM en México con altos porcentajes de riqueza conocida y potencial. Los resultados aportan información más detallada sobre la distribución conocida y potencial del BHM,

evaluando los patrones de distribución de las especies creciendo predominantemente en dicho bioma.

**Palabras clave:** Bosque húmedo de montaña (BHM), diversidad, endemismo, Kriging, Maxent, patrones de riqueza.

## Introducción

El conocimiento sobre la distribución geográfica de una especie es crítico en diversas áreas de la biología; por ejemplo, es necesario entender dónde existe y cuáles son sus requerimientos esenciales para asegurar su persistencia. Existen herramientas que permiten simular la distribución geográfica de las especies, con base en datos de ocurrencia combinados con estimaciones de variables ambientales (Elith y Leathwick, 2009). Estas herramientas se emplean para estimar su área de distribución potencial, es decir, ubicar áreas donde su presencia es posible pero aún no han sido muestreadas, inventariadas o visitadas (Guisan y Thuiller, 2003; Elith y Leathwick, 2009). La información así obtenida permite concentrar esfuerzos para inventariar o visitar lugares donde es muy probable que las especies estén presentes (Raxworthy et al., 2003; Engler et al., 2004; Bourg et al. 2005), para identificar sitios de alta prioridad para su conservación (Araujo y Williams, 2000; Ferrier et al., 2002; Loiselle et al. 2003) o para usarlos como base para predecir respuestas a cambios ambientales (Thuiller, 2003; Araujo y Guisan, 2006).

En México son relativamente escasos los estudios que hacen uso de variables ambientales para la modelación y análisis de la distribución potencial de especies de plantas vasculares. Destacan los trabajos de Téllez-Valdés y Dávila-Aranda (2003), Villaseñor y Téllez-Valdés (2004), Téllez-Valdés y colaboradores (2006), Solano y Feria (2007), Delgadillo y colaboradores (2012) y Villaseñor y colaboradores (2013). Estos antecedentes sugieren que el modelado de la distribución potencial de especies vegetales a escala macroecológica, regional o de todo el país (Whittaker et al., 2003), es pobremente utilizada en México, lo que amerita su estudio a cualquier nivel de resolución geográfica y de organización biológica o ecológica.

Un caso interesante es el bosque húmedo de montaña en México (BHM), bioma que contiene la mayor riqueza de especies de plantas vasculares por unidad de

superficie (Rzedowski, 1978, 1996; Villaseñor, 2010; Villaseñor y Gual-Díaz, 2014; Villaseñor y Ortiz, 2014), que muestra una elevada heterogeneidad ambiental (en clima, suelos y altitud) y un alto grado de fragmentación del hábitat natural en toda su área de distribución (Ramírez-Marcial et al., 2001; Vázquez-García, 1995). Este bioma incluye a un conjunto amplio de asociaciones vegetales heterogéneas que varían geográficamente en composición florística, estructura, estado de conservación y grado de perturbación al que están siendo o han estado sometidos (Rzedowski, 1996; Challenger, 1998; Ramírez-Marcial et al., 2001; Luna-Vega, et al., 2006; CONABIO, 2010; Villaseñor, 2010). La situación del BHM y de su diversidad es crítica, ya que se encuentra sujeto a una creciente presión humana, colocándolo en riesgo persistente y pone en tela de juicio la viabilidad de las estrategias de uso, manejo y conservación de su capital natural a escalas local, regional y nacional (Churchill et al., 1995; Hamilton et al., 1995; Bubb, 1991; Ramírez-Marcial et al., 2001; Ramírez-Marcial, 2002, CONABIO, 2010).

Conocer cómo se distribuyen las especies del BHM, en particular aquellas con distribuciones restringidas o endémicas de este bioma, permitiría definir sitios con alta diversidad (hotspots) que eventualmente podrían evaluarse para saber el papel que están jugando en la conservación de la amplia riqueza florística encontrada en su territorio. Podrían compararse también con las áreas prioritarias del país con BHM detectadas por la CONABIO (2010). Por lo tanto, este trabajo tiene como propósito llevar a cabo la modelación de la distribución potencial de especies conocidas que coexisten de manera exclusiva o casi exclusiva en el BHM, para posteriormente utilizar tales modelos en la generación de un mapa de diversidad a lo largo del polígono de distribución de este bioma a través de todo el país.

El trabajo tuvo como meta principal elaborar los modelos de distribución potencial de 200 especies de plantas vasculares distribuidas preferentemente en el bosque húmedo de montaña (BHM) de México. Una vez elaborados los modelos, los objetivos particulares que se plantearon fueron:

- 1) Comparar la extensión de los modelos de distribución potencial de tales especies en el BHM, con el polígono que delimita el territorio ocupado por el BHM en México propuesto por Cruz-Cárdenas et al. (2012).

2) Generar un mapa de riqueza potencial que muestre las zonas con BHM del país que concentran un importante número de especies (hotspots) para las cuales se elaboraron los modelos de distribución potencial y

3) Utilizando un método geoestadístico (Kriging), generar un mapa potencial de concentración de la diversidad florística del BHM a partir de los datos obtenidos de los modelos de distribución potencial.

## **Desarrollo del proyecto**

### **1. Calidad de la información.**

Hasta la fecha se ha conjuntado un cuerpo de información florística del BHM que permite postular cuáles especies restringen su distribución de manera exclusiva o casi exclusiva a este bioma. De esta manera se seleccionaron como candidatas para ser analizadas 200 especies (ver Anexo 1) que cumplieron con los siguientes requisitos:

*a) Su distribución se restringe al BHM.* Debido al nivel de confusión de precisar con base en información de los registros si una especie es exclusiva del BHM (por ejemplo, un encinar o pinar húmedo podría ser considerado parte del BHM y no del bioma templado), se incluyeron especies que preferentemente se reportaron adicionalmente de un bioma que tienen colindancia con el BHM (especialmente el bioma templado y los biomas tropical húmedo y tropical estacionalmente seco). El concepto de bioma utilizado en este estudio se discute en Villaseñor y Ortiz (2014). De esta manera, de las 200 especies analizadas, 85 se reportan también de bosques templados (BTEM en Villaseñor y Ortiz, 2014), 28 en bosques tropicales húmedos (BTHU), 10 en bosques tropicales estacionalmente secos (BTSE) y 6 en matorrales xerófilos (MXE). Un resumen de la distribución de especies por bioma se presenta en el Cuadro 1 y en el Anexo 1 se describe para cada especie el o los biomas donde se registra con base en los ejemplares de herbario revisados.

*b) Número de registros por especie adecuado.* Se ha discutido en la literatura que buenos modelos de distribución potencial son generalmente obtenidos con al menos 5 registros (Pearson et al., 2007). Baldwin (2009) argumenta por otra parte que Maxent

genera modelos de distribución potencial adecuados con al menos 5 localidades georreferenciadas. En este estudio se prefirió un criterio más estricto y se consideraron preferentemente especies que contaran con (6-)8 localidades de recolecta distintas. Lo anterior para permitir contar con un mayor número de sitios para entrenamiento y

**Cuadro 1. Distribución de las especies analizadas en este estudio por bioma. BHM= Bosque húmedo de montaña; BTEM= Bosque templado; BTHU= Bosque tropical húmedo; BTSE= Bosque tropical estacionalmente seco; MXE= Matorral xerófilo (Villaseñor y Ortiz, 2014; Anexo 1).**

Distribución por bioma	Número de especies
BHM	84
BHM y BTEM	76
BHM y BTHU	24
BHM y BTSE	3
BHM y MXE	2
BHM, BTEM y BTHU	1
BHM, BTEM y BTSE	3
BHM, BTEM y MXE	3
BHM, BTHU y BTSE	2
BHM, BTEM, BTHU y BTSE	1
BHM, BTEM, BTSE y MXE	1

validación. Desafortunadamente, debido a la distribución fragmentada del BHM y al hecho de que mucho de su territorio no ha sido explorado satisfactoriamente, no se cumplió con este objetivo, pues 15 de las especies que fueron originalmente seleccionados carecían del número suficiente de registros, mismas que fueron substituidas por otros taxones alternativos (Cuadro 2). El Anexo 1 incluye una relación final de todas las especies para las cuales fueron generados sus modelos de distribución potencial, así como los biomas (sensu Villaseñor y Ortiz, 2014) donde se registraron con base en su localidad de recolecta y el número de registros totales revisados para cada una de ellas. La mayoría de las especies contó con 8 a 31 registros (Anexo 1), lo que señala la insuficiencia con que las poblaciones de las especies características del BHM han sido reportadas y registradas con muestras representativas en las colecciones botánicas.

Los registros de las especies seleccionadas provienen principalmente de ejemplares de herbario depositados en el Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de Biología de la UNAM, así como de la consulta de otras colecciones que consideramos contenían material importante de este bioma. Su consulta permitió una revisión crítica, especialmente de aquellos especímenes aún no revisados por los taxónomos expertos. El Cuadro 3 presenta un resumen del número de registros obtenidos por colección botánica; los registros pueden ser consultados en la base de datos anexa a este informe.

**Cuadro 2. Relación de las especies propuestas inicialmente, para las cuales no se pudieron obtener registros o su número fue insuficiente para generar sus modelos de distribución potencial y especies que las substituyeron.**

<b>Especies propuestas pero sin registros suficientes</b>	
<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Acanthaceae	<i>Justicia borrerae</i> Hemsl.
Asteraceae	<i>Dahlia moorei</i> Sherff
Begoniaceae	<i>Begonia pustulata</i> Liebm.
Cactaceae	<i>Disocactus macranthus</i> (Alexander) Kimnach & Hutchison
Cactaceae	<i>Disocactus nelsonii</i> (Britton & Rose) Linding
Fabaceae	<i>Cojoba sophorocarpa</i> (Benth.) Britton & Rose
Fabaceae	<i>Dussia mexicana</i> (Standl.) Harms
Fabaceae	<i>Inga brevipedicellata</i> Harms
Fabaceae	<i>Inga pinetorum</i> Pittier
Fabaceae	<i>Inga tuerckheimii</i> Pittier
Lauraceae	<i>Ocotea chiapensis</i> (Lundell) Standl. & Steyerm.
Pinaceae	<i>Pinus chiapensis</i> (Mart.) Andres
Pinaceae	<i>Pinus maximinoi</i> H.E. Moore
Primulaceae	<i>Ardisia liebmanni</i> Oerst. <i>subsp. jalapensis</i> (Lundell) Ricketson & Pipoly
Sabiaceae	<i>Meliosma nesites</i> I.M. Johnst.
<b>Especies que substituyeron a las anteriores</b>	
Asteraceae	<i>Ageratina ovilla</i> (Standl. & Steyerm.) R.M. King & H. Rob.
Asteraceae	<i>Bartlettina constipatiflora</i> (Klatt) R.M. King & H. Rob.
Asteraceae	<i>Bartlettina macdougallii</i> R.M. King & H. Rob.
Asteraceae	<i>Critonia sexangularis</i> (Klatt) R.M. King & H. Rob.
Asteraceae	<i>Neurolaena oaxacana</i> B.L. Turner
Asteraceae	<i>Perymenium gracile</i> Hemsl.
Asteraceae	<i>Podachaenium pachyphyllum</i> (Sch. Bip. ex Klatt) R.K. Jansen, N.A. Harriman & Urbatsch
Asteraceae	<i>Roldana anisophylla</i> (Klatt) Funston
Asteraceae	<i>Rumfordia floribunda</i> DC. var. <i>australis</i> R.W. Sanders
Asteraceae	<i>Rumfordia floribunda</i> DC. var. <i>jaliscensis</i> R.W. Sanders
Asteraceae	<i>Smallanthus mcvaughii</i> (J.R. Wells) H. Rob.
Commelinaceae	<i>Tripogandra montana</i> Handlos
Fagaceae	<i>Quercus hirtifolia</i> M.L. Vázquez
Fagaceae	<i>Quercus nixoniana</i> Valencia-Avalos & Lozada-Pérez

**Cuadro 3. Número de registros utilizados para generar los modelos de distribución potencial distribuidos por colección. La abreviatura de la colección corresponde a las siglas internacionales del herbario donde se ubica.**

<b>Colección</b>	<b>Número de registros</b>
CAS	2
CHAPA	3
DS	1
ENCB	10
F	2
FCME	17
HUAP	2
HUMO	2
IBUG	15
IEB	306
KSC	1
MEXU	3797
MICH	4
MO	13
OAX	2
TEX	29
US	1
WIS	1
XAL	21
ZEA	4

c) *Verificación de la georreferenciación de los registros.* Los datos geográficos de los registros, antes de ser usados para generar los modelos, fueron sujetos a un proceso de validación por dos rutas. La primera fue verificar que su ubicación a nivel estatal fuera correcta, es decir, que el sitio de recolecta se ubicara correctamente dentro del estado que reportara el registro. La segunda ruta de validación consistió en generar una red de tendido mínimo que nos representara el trazo biogeográfico del taxón (ver fichas técnicas de las 200 especies estudiadas). Dichos trazos nos permitieron identificar registros extraños (outliers), los cuales fueron posteriormente revisados para verificar posibles malas identificaciones, ya sea con ayuda de taxónomos expertos o con el uso de revisiones taxonómicas o floras regionales. Cuando no pudo verificarse con la suficiente confianza el registro, fue eliminado para no saturar la base de datos con registros dudosos. De esta manera, la base de datos contiene exclusivamente los registros que fueron validados fehacientemente o que no presentaron conflictos con los sistemas utilizados para la validación geográfica.

## **2. Criterio de selección de la región de referencia (M).**

Diversos autores (Soberón y Peterson, 2005; Soberón, 2010; Peterson et al., 2011; Radosavljevic y Anderson, 2013) han discutido la relevancia de la selección del área donde se toman los sitios de background (la M del modelo BAM). En este estudio, el área para la selección de los sitios de background para generar los modelos se definió como todo el territorio nacional. Aunque sabemos que el BHM es un bioma característico de las regiones montañosas, se prefirió utilizar todo México pues uno de los principales objetivos en el proyecto era explorar la distribución potencial del bioma, abarcando todas las regiones montañosas del país, incluyendo zonas aisladas de las principales cadenas montañosas. Con esta definición de la M esperábamos encontrar todas las áreas donde potencialmente las especies estudiadas podrían encontrarse y por ende, sitios factibles de contener BHM.

Una vez obtenidos los modelos de distribución potencial, ellos fueron recortados utilizando la información sobre la distribución conocida de la especie a nivel de provincia morfotectónica (Ferrusquía-Villafranca, 1990). Se consideró que la distribución restringida a las provincias donde se conoce actualmente viviendo la especie, podría servir como evidencia de barreras geográficas no superadas por la especie y en consecuencia el modelo solamente se evaluó y describió dentro de dichas provincias morfotectónicas.

## **3. Variables utilizadas en la modelación.**

Una fase importante en el proyecto fue definir cuáles variables serían utilizadas en la modelación. De manera cotidiana se utilizan las 19 variables que pueden ser obtenidas de la base de datos de WorldClim (Hijmans et al., 2005); sin embargo mucho se ha discutido sobre la relevancia de estas variables en la biología de las especies y en la autocorrelación espacial existente entre varias de ellas. Por tal motivo, parte de la primera etapa del proyecto se enfocó en la discusión de cuáles variables utilizar en la modelación; como resultado, a partir de un conjunto de 58 variables ambientales y una discusión entre el grupo de trabajo, se eligieron 20 de ellas que se consideraron como más importantes para predecir la distribución de las plantas estudiadas (Cuadro 4).

**Cuadro 4. Variables predictivas utilizadas para la generación de los modelos de distribución potencial de las especies del Bosque Húmedo de Montaña (BHM) en México. Los acrónimos Bio corresponden a variables obtenidas de WorldClim. Para una descripción más detallada de las variables ver Cruz-Cárdenas et al. (2012).**

<b>Acrónimo</b>	<b>Descripción de la variable</b>
<b>Bio1</b>	Temperatura media anual
<b>Bio3</b>	Isotermalidad
<b>Bio4</b>	Estacionalidad de la temperatura
<b>Bio12</b>	Precipitación total anual
<b>Bio15</b>	Estacionalidad de la precipitación
<b>ETRA</b>	Evapotranspiración real anual
<b>ETRAH</b>	Evapotranspiración real de los meses húmedos (mayo a octubre)
<b>ETRAS</b>	Evapotranspiración real de los meses secos (noviembre a abril)
<b>PPH</b>	Precipitación de los meses húmedos (mayo a octubre)
<b>PPS</b>	Precipitación de los meses secos (noviembre a abril)
<b>TH</b>	Temperatura promedio de los meses húmedos (mayo a octubre)
<b>TS</b>	Temperatura promedio de los meses secos (noviembre a abril)
<b>CE</b>	Conductividad eléctrica
<b>MO</b>	Materia orgánica
<b>pH</b>	Potencial de Hidrógeno
<b>Aspect</b>	Aspecto
<b>Elevation</b>	Modelo digital de elevación
<b>Slope</b>	Pendiente
<b>IVN<sub>H</sub></b>	Índice normalizado de los meses húmedos (mayo a octubre)
<b>IVN<sub>s</sub></b>	Índice normalizado de los meses secos (noviembre a abril)

Una lista de las 58 variables inicialmente consideradas y la selección *a priori* de las 20 variables indicadas en el Cuadro 2, que consideramos influyen de manera más preponderante en la distribución de las especies estudiadas se presenta en Cruz-Cárdenas et al. (2014). La publicación mencionada se incluye en este informe como el Anexo 2.

Una vez seleccionadas las variables, la siguiente fase previa a la generación de los modelos fue la discusión de cómo eliminar en lo posible la autocorrelación espacial existente entre las variables (Legendre, 1993), la cual tiende a inflar el error tipo I y por consiguiente afectar la estimación de los parámetros del modelo producido (Lennon, 2000). Tomamos la decisión de que la identificación de las variables autocorrelacionadas podría llevarse a cabo mediante análisis de componentes principales. Cruz-Cárdenas et al. (2014, Anexo 2) discuten los principales resultados de esta fase; entre sus resultados principales está la generación de 7 componentes principales, cada uno de ellos con diferentes factores de carga de las 20 variables consideradas como predictores ambientales. Estos 7 componentes principales fueron las capas que se utilizaron para generar los modelos de las 200 especies consideradas en este proyecto y se incluyen en el informe como el Anexo 3

Una tercera fase de discusión, previa a la generación de los modelos, estuvo relacionada con el sesgo en la recolecta y la agregación espacial de los registros. La discusión se centró en cómo determinar la ausencia o presencia de autocorrelación espacial entre los registros de recolecta de las especies, aspecto ampliamente discutido en la literatura pero pocas veces analizado. Nuestra estrategia consistió en realizar previamente una prueba de aleatoriedad (Bivand et al., 2008) con los datos de recolecta para evidenciar si los registros se distribuyen espacialmente al azar. Si la prueba fue positiva, entonces se seleccionaron 75% de los registros para entrenar al modelo y el restante 25% para validarlo (Cruz-Cárdenas et al., 2014, ver Anexo 4); por el contrario, si la prueba fue negativa, entonces se procedió a hacer un análisis de patrón utilizando el programa de dominio público ILWIS 3.7 (<http://52north.org/ilwis>), que es equivalente a estimar la distancia a la cual los registros ya no muestran autocorrelación espacial (Hengl, 2007). Con dicha distancia (expresada en grados) y utilizando un GIS se generó posteriormente una retícula para de esta manera seleccionar aleatoriamente un solo registro por cuadro para entrenar al modelo. Las fichas técnicas (Anexo 5) señalan en sus primeros puntos los resultados, tanto de la prueba de aleatoriedad como del análisis de patrones (puntos 1 y 2).

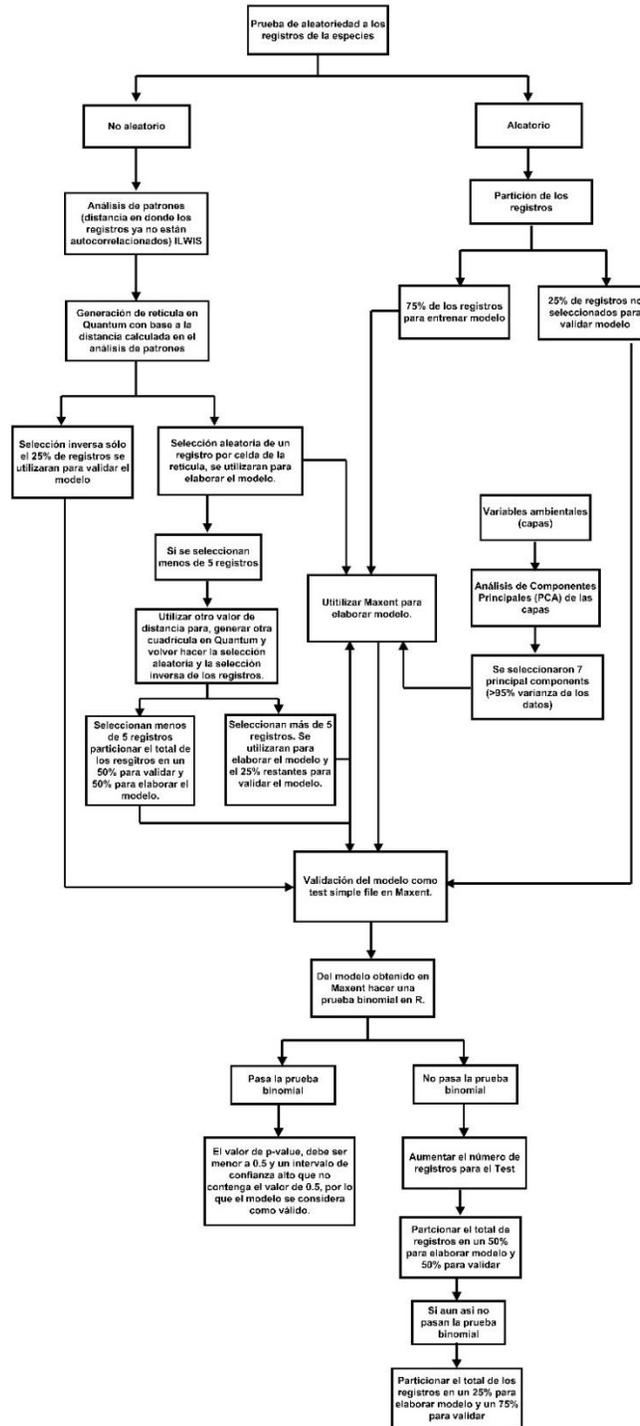
#### **4. Método de modelación.**

La figura 2 muestra de manera resumida todo el proceso seguido durante el proyecto para la generación de los modelos de distribución potencial. El algoritmo utilizado fue el de Máxima Entropía, implementado en el programa Maxent 3.3.3e (Phillips et al., 2006; Phillips y Dudik, 2008). El propósito de Maxent es estimar la distribución potencial o desconocida de un objetivo (en este caso especies), a través de la distribución de probabilidad de máxima entropía (cercana a la uniforme), delimitada por un conjunto de restricciones que representan información incompleta sobre la distribución objetivo. Algunas de las ventajas de Maxent son: 1) requiere datos de sólo presencia e información ambiental de toda el área de estudio; 2) se pueden emplear tanto datos categóricos como continuos; 3) el sobreajuste de los modelos se puede minimizar mediante la regularización; 4) los datos de salida son continuos, lo que permite hacer una clasificación de áreas con base en la probabilidad de distribución potencial de la especie.

#### **5. Parámetros utilizados en la modelación.**

Se empleó la configuración establecida por default en el programa Maxent 3.3.3e (Phillips y Dudik, 2008), excepto que desactivamos la opción “Extrapolate” y “Do clamping” (por recomendación de A. T. Peterson). El formato de salida del modelo fue logístico (la salida de los datos dado por probabilidades de ocurrencia) y se usaron 10,000 puntos de “background” (equivalentes a pseudo-ausencias y utilizadas para representar la variedad de las condiciones ambientales presentes). Para la regularización (transformación de variables originales para permitir un mejor ajuste del modelo) y el tipo de rasgo o “features” (conjunto de ecuaciones con las cuales se realiza la transformación de las variables originales), se seleccionó la opción automática. El umbral de convergencia fue de  $10^{-5}$  (criterio para detener la simulación cuando la convergencia fue por debajo de este número) y el número máximo de iteraciones fue de 500 (número de iteraciones para optimizar el algoritmo), de acuerdo a lo propuesto por Phillips y Dudik (2008). En el parámetro “Samples” de Maxent, se emplearon los registros seleccionados mediante la prueba de aleatoriedad que ya no muestran

**Figura 2. Diagrama de flujo que explica el procedimiento empleado para generar los modelos de distribución potencial de las especies exclusivas o casi exclusivas del Bosque Húmedo de Montaña (BHM) en México.**



autocorrelación espacial. En el parámetro “Test sample file” (en la pestaña Basic de la configuración), se incluyeron 25% de los registros no seleccionados en la prueba de aleatoriedad; este conjunto de datos se empleó con el fin de validar estadísticamente el modelo mediante una prueba binomial que se describirá más adelante. Es importante reiterar que, además de los cambios señalados anteriormente, no se hizo otra modificación a la configuración por default de Maxent, pues dicha configuración ha demostrado su utilidad con diferentes conjuntos de datos, desde pocos a muchos registros y en extensiones geográficas reducidas o amplias (Philips y Dudik, 2008).

La cobertura de distribución potencial obtenida de cada una de las especies modeladas, se transformó a un capa booleana para determinar la superficie de distribución. Para esto se empleó el criterio de 10% de error de omisión (Liu et al., 2005) y los píxeles iguales o superiores a este valor se reclasificaron como 1 y los restantes como 0; este criterio mantiene una alta proporción de presencias correctamente estimadas cuando se compara con el “umbral de presencia más bajo” (Pearson et al., 2007).

## **6. Evaluación de los modelos.**

Debido a que los mapas de distribución potencial de las especies que se generaron son de tipo booleano, es decir, mapas donde sólo se registra la presencia (1) o la ausencia (0) de la especie, la evaluación de su precisión se realizó con una prueba binomial. Dicha validación estadística consistió en considerar si el modelo obtenido era mejor que cualquiera escogido al azar ( $p > 0.5$ ). El número de éxitos se obtuvo cuantificando los registros de validación que tuvieron un valor de probabilidad de predicción mayor al umbral definido (Baldwin y Bender, 2008). Las fichas técnicas (Anexo 5) reportan para cada especie los resultados de esta prueba binomial.

El Cuadro 5 presenta un resumen de los resultados de esta prueba binomial sobre los modelos de distribución potencial generados. La mayoría de los modelos (194) pasó la prueba binomial, lo que indicó como resultado que tales modelos evaluados resultaron mejor que cualquier modelo al azar. Para cuatro especies (*Ageratina ovilla*, *Ocotea standleyi*, *Rubus philyrophyllus* y *Schizocarpum dieterleae*), la prueba estimó que los modelos no eran distintos que cualquiera al azar y para otras dos

especies (*Disocactus phyllanthoides* y *Quercus nixoniana*) no se pudo realizar esta prueba de validación de sus modelos por los pocos registros en total (6 y 7 respectivamente); por recomendación de los taxónomos expertos (Dres. Héctor Hernández y Susana Valencia), decidimos generar los modelos con todos los registros como datos de entrenamiento, careciendo en consecuencia de datos para validación.

**Cuadro 5. Resumen de los resultados de la prueba binomial aplicada a los 200 modelos de distribución potencial transformados a modelos booleanos.**

Resultado de la prueba binomial	Especies
Modelo mejor que al azar	194
Modelo no mejor que al azar	4
Datos insuficientes	2

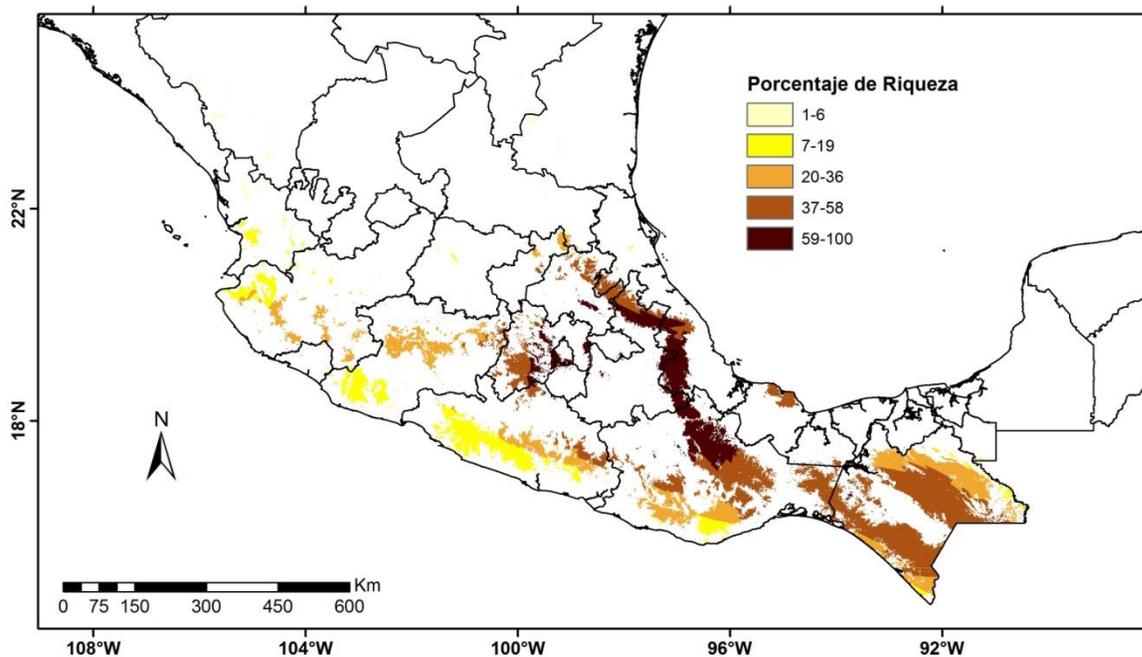
Otra evidencia considerada para evaluar los modelos fue su coincidencia con la distribución potencial estimada para el BHM por Cruz-Cárdenas et al. (2012). Dicho modelo considera que la extensión del bioma es 7% del territorio nacional, a diferencia de propuestas anteriores que sugieren que su extensión apenas alcanza 1% (Rzedowski, 1996).

## **7. Mapa de riqueza florística del Bosque Húmedo de Montaña (BHM) en México.**

La Figura 3 muestra un mapa de riqueza florística potencial del BHM que considera la riqueza conocida de plantas vasculares (en valores porcentuales). Para generarlo se utilizó el método de interpolación Kriging el cual usa combinaciones lineales de las ponderaciones en puntos conocidos, para estimar el valor en puntos desconocidos. Las ponderaciones están en función de la relación entre la varianza y la distancia descrita por un semivariograma (Goovaerts, 1999; Cristobal et al., 2008; Cruz-Cárdenas et al., 2013); para obtenerlas, se utilizó la información sobre el número de especies conocido con base en el polígono del BHM obtenido por Cruz-Cárdenas et al. (2012) dividido en cuadros de 1° x 1° de latitud y longitud (81 cuadros). El mapa resultante se clasificó en cinco grupos empleando el método propuesto por Jenks (1967), el cual crea una clasificación donde cada grupo o clase incluye valores similares

de riqueza entre sí y a la vez las clases tratan de ser lo más diferentes posible entre sí. La figura 3 muestra dos zonas principales de máxima riqueza. La primera comprende la porción sur de la Sierra Madre Oriental (Hidalgo, Puebla, Veracruz), extendiéndose hacia las montañas del norte de Oaxaca. La segunda región la constituye un archipiélago de sitios en la porción central del Eje Volcánico Transversal (Distrito Federal, México, Morelos, Puebla).

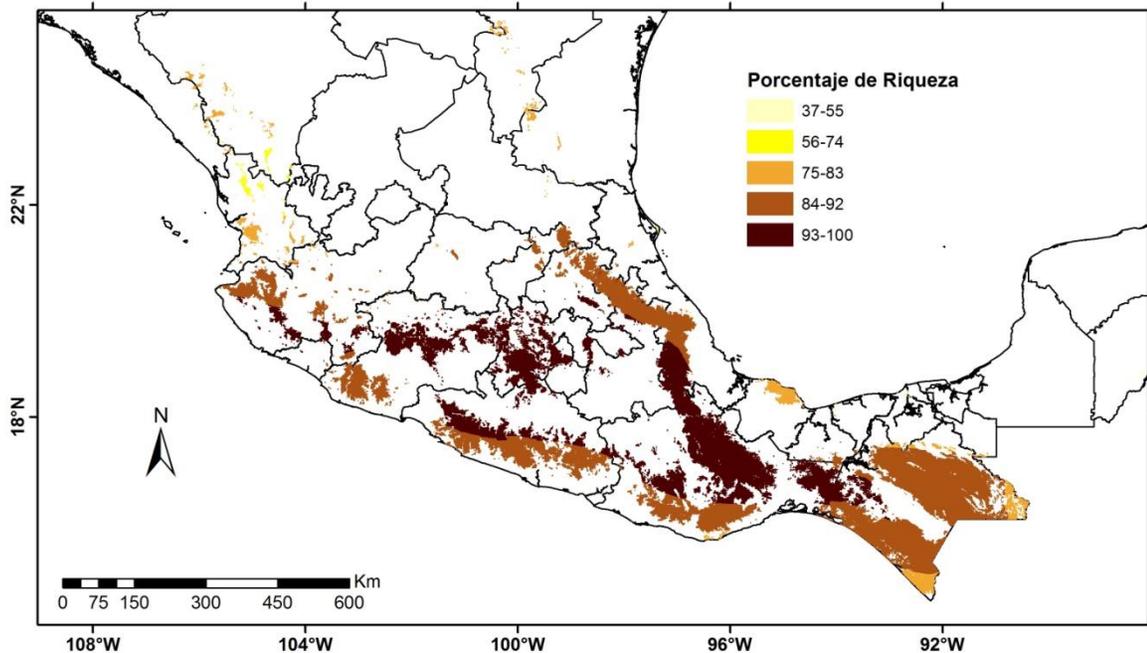
**Figura 3. Mapa de la riqueza conocida del BHM (en valores porcentuales) interpolado mediante el método Kriging.**



Por otra parte, el mapa de la Figura 4 combina los 200 modelos y expresa los resultados en valores porcentuales. No existe un solo pixel que sume los 200 modelos; la densidad máxima obtenida es de 158 especies en un solo pixel; por tal razón, en la Figura 4 se representa como 100% este valor máximo de 158 especies. Para los mismos 81 cuadros de 1° de latitud y longitud, se interseccionaron los modelos de distribución potencial de las 200 especies analizadas en este proyecto. Utilizando un Sistema de Información Geográfica (SIG), se obtuvo el valor máximo de especies por cuadro y con ello se generó un segundo mapa interpolado también utilizando Kriging.

Este mapa de porcentaje de riqueza (Figura 4) también se clasificó en cinco grupos utilizando el método de Jenks (1967).

**Figura 4. Mapa de la riqueza potencial del BHM (en valores porcentuales) interpolado mediante el método Kriging utilizando los modelos de distribución potencial de 200 especies.**

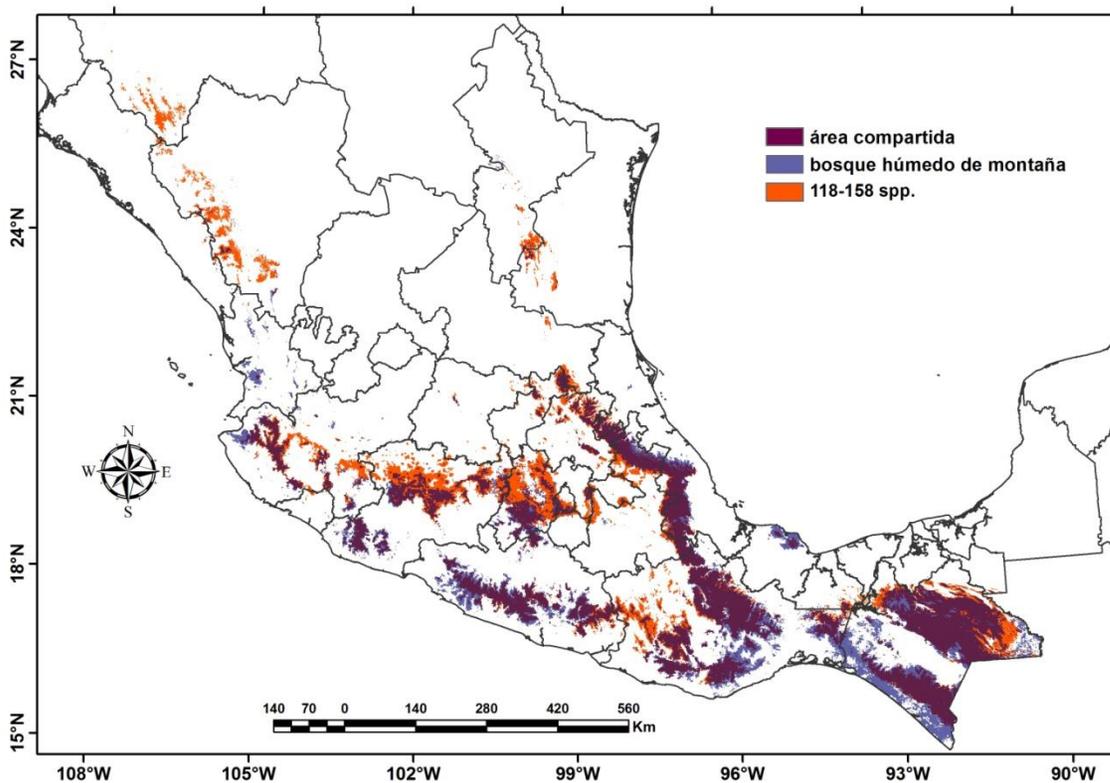


La Figura 4 muestra que para las 200 especies modeladas, la máxima riqueza se extiende en una amplia franja que va desde los límites de Chiapas y Oaxaca, pasando por la Sierra Norte de Oaxaca hasta la porción sur de la Sierra Madre Oriental (Puebla, Veracruz). Sin embargo, también se extiende a las regiones de sotavento en la Sierra Madre del Sur y Cuenca del Balsas, además de distribuirse a lo largo del Eje Volcánico Transversal.

El mapa de riqueza potencial se comparó (Figura 5) con el polígono generado por Cruz-Cárdenas et al. (2012), que propone la distribución potencial del BHM y que contempla una superficie mayor que la cartografía convencional (INEGI, 2005; Rzedowski, 1990). Utilizando la combinación máxima de los 200 modelos, el BHM abarca una superficie constituida por 180,658 píxeles, lo que equivale a 150,967 km<sup>2</sup>.

Comparando esta superficie con el polígono del BHM reportado por Cruz-Cárdenas et al. (2012), que reporta una superficie de 139,405 km<sup>2</sup>, se tiene que entre ambos polígonos se comparten 102,275 km<sup>2</sup>, mientras que la superficie que no comparten es de 48,692 km<sup>2</sup>. Dicha cantidad representa 34.9% de diferencia entre ambos resultados; tal diferencia sugiere entonces que el BHM está ocupando una superficie mayor a la estimada por Cruz-Cárdenas et al. (2012) y muy superior a la considerada en evaluaciones previas (Rzedowski, 1996). Rzedowski (1996) consideró 1% el territorio ocupado; Cruz-Cárdenas et al. (2012) incrementaron su superficie a 7% y en este trabajo la estimación eleva a 8% del territorio nacional la superficie potencialmente ocupada por el BHM.

**Figura 5. Distribución conjunta de los modelos de distribución generados para estimar la distribución potencial del bosque húmedo de montaña (BHM). En color naranja se muestra la combinación máxima obtenida de la suma de modelos (118-158), el color azul muestra el bosque húmedo de montaña obtenido por Cárdenas et al. (2012) y de color morado se muestra la correspondencia entre ambos modelos.**



## 8. Conclusiones y recomendaciones.

La prueba de aleatoriedad que utilizamos para evaluar si los sitios de recolecta se distribuían al azar solamente fue aprobada por dos especies de las 200 analizadas. Tales resultados hacen patente la fuerte agregación espacial de los sitios de recolecta y por consiguiente una importante autocorrelación espacial entre ellos. Son diversas las posibles explicaciones que pueden ofrecerse sobre esta agregación espacial de los sitios de recolecta. Una muy importante es que los recolectores botánicos por lo general buscan sitios mejor conservados para llevar a cabo la recolecta; desafortunadamente cada vez son menos tales sitios y reiteradamente son visitados. Otra es la ubicación del BHM a lo largo de las cadenas montañosas, ocupando sitios con fuerte pendiente o a lo largo de cañadas de difícil acceso; con mucha frecuencia el acceso a los manchones de BHM solamente es posible por unas cuantas rutas, mismas que son reiteradamente utilizadas por los recolectores o estudiosos de este bioma. Una explicación adicional es el trabajo de inventario en diversos sitios con BHM, que realizaron trabajo de exploración y recolecta más intensivo pero restringido a una pequeña superficie. Por ejemplo, en la Sierra Madre Oriental se han registrado alrededor de 20 inventarios florísticos (Villaseñor, datos no publicados), muchos de ellos comprendiendo BHM en la superficie estudiada, la cual varía desde poco más de 13 km<sup>2</sup> (Mayorga et al., 1998) hasta casi 4,000 km<sup>2</sup> (Arreguín-Sánchez y Fernández, 2004).

Los análisis de patrón llevados a cabo (Hengl, 2007; Cruz-Cárdenas et al., 2014) permitieron determinar la escala a la cual seleccionar registros libres de autocorrelación espacial. Sin embargo, debido a la pobreza de registros para las especies exclusivas o casi exclusivas del bioma, tales análisis redujeron considerablemente el número potencial de registros accesibles para generar los modelos de distribución potencial. Por tal motivo, para varias especies no fue posible aplicar esta técnica y los registros totales se fraccionaron directamente para definir los juegos de puntos para entrenamiento y validación. Las fichas técnicas entregadas (Anexo 5) describen para cada especie si se contó con los suficientes puntos para llevar a cabo este análisis de patrón o no. Consideramos que queda pendiente por explorar qué sería mejor, si determinar la autocorrelación espacial (proceso seguido en este trabajo) o la autocorrelación ambiental (los ambientes semejantes entre los diferentes sitios de recolecta), pues en

este bioma seguramente a distancias espaciales muy cortas, se observa una marcada heterogeneidad ambiental no tomada en cuenta al hacer los análisis de la autocorrelación espacial.

Originalmente se discutió que el número máximo de localidades por especie sería de 50 para evitar un sobreajuste del modelo (Hernández et al., 2006) y que los otros registros (si se tenían) serían posteriormente utilizados para evaluar la precisión del modelo. Sin embargo, solamente 12 especies de 200 analizadas contaron inicialmente con más de 50 registros (ver Anexo 1); todas ellas redujeron substancialmente el número de registros utilizados para generar el modelo después de llevar a cabo el análisis de patrón (ver Anexo 1). Por ejemplo, *Cuphea graciliflora* Koehne (familia Lythraceae) fue la especie que más registros tuvo originalmente (133), pero después de evaluar la agregación de dichos registros, solamente se utilizaron 14 de ellos para elaborar el modelo y de los 119 registros restantes, 25% de ellos se seleccionaron de manera aleatoria para la validación del modelo y todos los demás se ubicaron sobre el polígono definido por Maxent como la distribución potencial de la especie, los cuales sirvieron para corroborar el modelo como datos externos. Consideramos entonces que la mayoría de los modelos cumplieron con la premisa de utilizar un número adecuado de registros para evitar un posible sobreajuste.

La prueba binomial aplicada a los modelos de distribución potencial obtenidos permite concluir que los resultados obtenidos presentan alto grado de confiabilidad en cuanto a los resultados estadísticos de validación. Solamente cuatro de 200 modelos no cumplieron satisfactoriamente con dicha prueba, seguramente debido al escaso número de registros para validarlos, aun cuando Siegel (1956) argumenta que esta prueba es adecuada aún para tamaños de muestras pequeños. Seguramente el resultado de la prueba está fuertemente influenciado por el número de registros empleado, ya que a medida que se disminuye el tamaño de la muestra, aumenta la posibilidad de cometer errores de tipo II (falsos negativos), es decir, calificar un registro verdadero como falso. Nuestra conclusión es que debemos obtener una mayor cantidad de registros para reevaluar mediante esta prueba dichos modelos.

La suma de los modelos de distribución potencial de las especies analizadas permitió generar una interpolación que identifica las zonas del BHM que concentran la

mayor densidad de especies (Figura 4). Dichos sitios de alta riqueza podrán en un futuro ser comparados con las áreas naturales protegidas o las regiones prioritarias para la conservación y así evaluar posibles tasas de correlación entre tales zonas y los valores de diversidad obtenidos.

Las técnicas geoestadísticas, como es el caso de Kriging utilizado en este trabajo, permiten evaluar los patrones de continuidad y dependencia espacial de muchos fenómenos naturales, como es el patrón de diversidad espacial de especies vegetales (Rossi et al., 1992). Aunque rara vez utilizado con datos de plantas vasculares, su eficiencia ha sido demostrada por ejemplo en estimaciones de riqueza de crustáceos (Freire et al., 1992), escarabajos (Georgakarakos y Kitsiou, 2008) o peces (Turčáni y Hlásny, 2007). Al parecer el trabajo de Cruz-Cárdenas et al. (2014) es el primero que intenta aplicar este tipo de análisis en la flora de México.

Como ya ha sido comentado, muy probablemente las zonas identificadas como de alta riqueza conocida (Figura 3) correspondan también a sitios con una más rica historia de exploración y estudio de su riqueza florística. El Valle de México, donde se asientan las islas de riqueza en la porción central del Eje Volcánico Transversal, es de las zonas del país mejor exploradas; es notable, sin embargo, los pocos sitios que han documentado allí la presencia de BHM. De igual manera, el BHM de la porción central de Veracruz (mejor conocidos allí como bosques caducifolios o de neblina) cuenta con un amplio acervo de información, tanto ecológica como florística). Por otra parte, la región montana del norte de Oaxaca, aunque incompleta todavía en su inventario, es de las regiones mejor exploradas del estado y que contienen grandes extensiones de BHM.

El mapa de riqueza potencial (Figura 4) identifica las mismas zonas de riqueza conocida (figura 3), pero incrementa substancialmente las zonas con una importante riqueza estimada. Los resultados sugieren que existen partes de la Sierra Madre del Sur en el occidente de Oaxaca y el estado de Guerrero, así como en la zona limítrofe de Chiapas y Oaxaca y la porción occidental del Eje Volcánico Transversal con altos porcentajes de riqueza de especies de este bioma. Tales regiones deberían ser mejor exploradas para verificar los resultados obtenidos en nuestro estudio.

Una conclusión importante del estudio, que apoya los resultados ya discutidos previamente por Cruz-Cárdenas et al. (2012), es que el BHM abarca una superficie mucho mayor de la estimada previamente. Considerando una superficie mayor como la aquí discutida, es posible entonces realmente entender cómo este bioma ocupa el segundo lugar en biodiversidad vegetal, ya con más de 7,000 especies registradas (Villaseñor, datos no publicados). Por su riqueza florística, Villaseñor y Ortiz (2014) lo ubicaron en el tercer sitio, después de los bosques templados y los matorrales xerófilos; sin embargo, revisión de material herborizado y consulta de literatura recientemente publicada, ha incrementado substancialmente el número de adiciones al bioma.

Es importante subrayar que una tarea pendiente, la cual no debe soslayarse, es determinar las asociaciones o comunidades vegetales que constituyen este bioma. Gran parte de la dificultad en delimitar especies características del bioma, es el nivel de confusión que existe en la delimitación precisa de las comunidades que constituyen el bioma. Un mismo sitio, por ejemplo la cañada húmeda ampliamente visitada en el Municipio de Tlalmanalco, estado de México, cerca de San Rafael, citada por Rzedowski (1969) como bosque mesófilo de montaña, ha sido además referida en colecciones botánicas realizadas en la misma zona como bosque de encino, bosque de pino-abeto o bosque de pino-encino, todos estos últimos considerados componentes del bioma templado (Villaseñor y Ortiz, 2014). Otro caso son algunos sitios con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, por ejemplo las regiones de Lolotla o Molocotlán, referidas indistintamente como bosques mesófilos o encinares (Mayorga et al., 1998; Luna-Vega et al., 2006, Ponce-Vargas et al., 2006).

Muchos bosques de pino son comunidades secundarias asentadas en lo que anteriormente con seguridad fueron bosques húmedos de montaña (fenómeno de “pinarización”, como lo llama del Dr. Mario González-Espinosa del Ecosur). Los bosques de *Pinus-Liquidambar* de diversas regiones del país son difícil de catalogar como del bioma templado o del bioma húmedo de montaña; de igual manera, muchos encinares húmedos deberían ser considerados parte del bioma húmedo de montaña, pero por la dominancia fisonómica del género *Quercus*, son incluidos dentro de los bosques templados para efectos de clasificación. La generación de modelos de distribución potencial, como los llevados a cabo en este proyecto, ayudarán a

caracterizar y precisar de mejor manera la ubicación y composición de las comunidades vegetales propias del bosque húmedo de montaña.

Creemos que la propuesta llevada a cabo en este proyecto incorpora ideas interesantes para ser exploradas en futuros trabajos, lo que permitirá evaluar con estudios de caso adicionales o con inferencias más teóricas, la validez o refutación tanto de los resultados empíricos reportados, como de las propuestas teórico-metodológicas implementadas.

Los resultados obtenidos aportan información más detallada sobre la distribución conocida y potencial del BHM en México. Se hace evidente que la modelación de la distribución potencial de especies (o biomas como lo sugieren Franklin (2009) o los resultados de Cruz-Cárdenas et al., 2002) constituye una herramienta valiosa para evaluar patrones de distribución de las especies en este o cualquier otro bioma, ecoregión, provincia florística o país.

Finalmente, consideramos que el proyecto cumplió con los productos esperados por la Conabio, pues las especies seleccionadas provienen de una amplia muestra de la diversidad taxonómica y filogenética (ver Anexo 1) encontrada en el BHM. Por otra parte, la selección de especies con diversas formas de crecimiento, permitió también evaluar la distribución potencial del BHM considerando miembros de los distintos estratos que conforman la estructura y vegetación de diferentes asociaciones vegetales que constituyen al bioma.

## **8. Referencias**

Araujo, M. B. y A. Guisan. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modeling. *Journal of Biogeography* 33: 1677-1688.

Araujo, M. B. y P. H. Williams. 2000. Selecting areas for species persistence using occurrence data. *Biological Conservation* 96: 331–345.

Arreguín-Sánchez, M. de la L. y R. Fernández N. 2004. Flora de la Sierra Gorda, Querétaro. Páginas 193-214 en: Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa (editores). *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de

Ciencias, U. N. A. M. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F.

Baldwin, R. A. 2009. Use of Maximum Entropy modeling in wildlife research. *Entropy* 11: 854-866.

Baldwin A. y L. C. Bender. 2008. Den-site characteristics of black bears in Rocky Mountain National Park, Colorado. *Journal of Wildlife Management* 72: 1717-1724.

Bivand, R., E. Pebesma y V. Gómez-Rubio. 2008. *Applied spatial data analysis with R*. Springer, New York.

Bourg, N. A., W. J. McShea y D. E. Gill. 2005. Putting a CART before the search: successful habitat prediction for a rare forest herb. *Ecology* 86: 2793–2804.

Bubb, P. 1991. The current situation of the cloud forest in northern Chiapas, Mexico. Informe para Ecosfera, Pronatura y The Fauna and Flora Preservation Society.

Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México, D. F.

Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn. 1995. *Biodiversity and conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, New York.

CONABIO. 2010. El bosque mesófilo de montaña en México: amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. México.

Cristobal, A. D., S. M. E. Alvarez, A. E. Hernandez, T. R. Maldonado, G. M. Pérez y B. R. Castro 2008. Variabilidad espacial de propiedades químicas del suelo y su uso en el

diseño de experimentos. *Terra Latinoamericana* 26: 317-324.

Cruz-Cárdenas, G., J. L. Villaseñor, L. López-Mata y E. Ortiz. 2013. Distribución espacial de la riqueza de especies de plantas vasculares en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 1189-1199.

Cruz-Cárdenas, G., L. López-Mata, J. L. Villaseñor y E. Ortiz. 2014. Potential species distribution modeling and the use of principal component analysis as predictor variables. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 189-199.

Cruz-Cárdenas, G., J. L. Villaseñor, L. López-Mata y E. Ortiz. 2012. Potential distribution of Humid Mountain Forest in Mexico. *Botanical Sciences* 90: 331-340.

Delgadillo, C., J. L. Villaseñor y E. Ortiz. 2012. The potential distribution of *Grimmia* (Grimmiaceae) in Mexico. *The Bryologist* 115: 12-22.

Elith, J. y R. Leathwick. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40: 677–697.

Engler, R., A. Guisan y L. Rechsteiner. 2004. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *Journal of Applied Ecology* 41: 263–274.

Ferrier, S., G. Watson, J. Pearce y M. Drielsma. 2002. Extended statistical approaches to modeling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. I. Species-level modeling. *Biodiversity and Conservation* 11: 2275–2307.

Ferrusquía-Villafranca, L. 1990. Provincias biogeográficas con base en rasgos morfotectónicos. Mapa IV. S.10. Atlas Nacional de México. Vol. III. Instituto de Geografía, UNAM. México.

Franklin, J. 2009. Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge University Press. Cambridge.

Freire, J., E. Gonzalez-Gurriar e I. Olaso. 1992. Spatial distribution of *Munida intermedia* and *M. sarsi* (Crustacea: Anomura) on the Galician Continental Shelf (NW Spain): applications of geostatistical analysis. Estuarine, Coastal and Shelf Science 35: 637-648.

Georgakarakos S. y D. Kitsiou. 2008. Mapping abundance distribution of small pelagic species applying hydroacoustics and Co-Kriging techniques. Hydrobiologia 612: 155–169.

Goovaerts, A. 1999. Geostatistics in soil science: state-of-the-art and perspectives. Geoderma 89: 1-45.

Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letter 8: 993-1009.

Hamilton, L. S., J. O. Juvik y F. N. Scatena. 1995. Tropical Montane Cloud Forests. East-West Center, Program on Environment, Honolulu. Hawai'i. U. S. A.

Hengl, T. 2007. A practical guide to geostatistical mapping of environmental variables. European Commission, Joint Research Centre, Institute for Environment and Sustainability. Italy.

Hernandez, P. A., C. H. Graham, L. L. Master y D. L. Albert. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. Ecography 29: 773–785.

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

INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2005. Mapa de uso de suelo y vegetación 1:250 000. México.

Jenks, G.F. 1967. The data model concept in statistical mapping. *International Yearbook of Cartography* 7: 186-190.

Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm. *Ecology* 74: 1659-1673.

Lennon, J. J. 2000. Red-shifts and herrings in geographical ecology. *Ecography* 23: 101-113.

Liu, C., P. M. Berry, T. P. Dawson y R. G. Pearson. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28: 385-393.

Loiselle, B.A., C. A. Howell, C. H. Graham, J. M. Goerck, T. Brooks, K. G. Smith y P. H. Williams. 2003. Avoiding pitfalls of using species distribution models in conservation planning. *Conservation Biology* 17: 1591–1600.

Luna-Vega, I., O. Alcántara-Ayala, C. A. Ruíz-Jiménez y R. Contreras-Medina. 2006. Composition and structure of humid montane oak forests at different sites in central and eastern Mexico. Páginas 101-112 en: Kapelle, M. (editor). *Ecology and conservation of Neotropical montane Oak forests*. Springer-Verlag. New York.

Mayorga S., R., I. Luna V. y O. Alcántara A. 1998. Florística del bosque mesófilo de montaña de Molocotlán, Molango-Xochicoatlán, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad*

Botánica de México 63: 101-119.

Pearson, R. G., J. C. Raxworthy, M. Nakamura y A. T. Peterson. 2007. Predicting species distribution from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102–117.

Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, R. P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura y M. Bastos-Araújo. 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press. Princeton.

Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling* 190: 231-259.

Phillips, S. y M. Dudik. 2008. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.

Ponce-Vargas, A., I. Luna-Vega, O. Alcántara-Ayala y C. A. Ruiz-Jiménez. 2006. Florística del bosque mesófilo de montaña de Monte Grande, Lolotla, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77: 177-190.

Radosavljevic, A. y R. P. Anderson. 2013. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*. 41: 629-643.

Ramírez-Marcial, N. 2002. *Disturbio humano y la diversidad de árboles y arbustos del Bosque Mesófilo en las montañas del norte de Chiapas*. Tesis, Doctorado. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz. México.

Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa y G. Williams-Linera. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. *Forest*

Ecology and Management 154: 311-326.

Raxworthy, C. J., E. Martinez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G. E. Schneider, M. A. Ortega-Huerta y A. T. Peterson. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* 426: 837–841.

Rossi, R. E., D. J. Mula, A. G. Journel y E. H. Franz. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* 2: 277–314.

Rzedowski, J. 1969. Nota sobre el bosque mesófilo de montaña en el Valle de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México* 18: 91-106.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México D. F., México.

Rzedowski, J. 1990. *Vegetación Potencial*. IV.8.2. Atlas Nacional de México. Vol II. Escala 1:4000000. Instituto de Geografía, UNAM. México.

Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botanica Mexicana* 35: 25–44.

Siegel, S., 1956. *Non-parametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill.

Soberón, J. 2010. Niche and área of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography* 33: 1-9.

Soberón, J. y A. T. Peterson. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.

Solano, E. y T. P. Feria. 2007. Ecological niche modeling and geographic distribution of the genus *Polianthes* L. (Agavaceae) in Mexico using niche modeling to improve

assessments of risk status. *Biodiversity and Conservation* 16: 1885–1900.

Téllez-Valdés, O., Dávila-Aranda, P. y Lira-Saade, R. 2006. The effects of climate change on the long-term conservation of *Fagus grandifolia* var. *mexicana*, an important species of the Cloud Forest in eastern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15: 1095–1107.

Téllez -Valdés, O. y P. Dávila-Aranda. 2003. Protected areas and climate change: a case study of the Cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, México. *Conservation Biology* 17: 846-853.

Thuiller, W. 2003. BIOMOD—optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology* 9: 1353–1362.

Turčáni, M. y T. Hlásny. 2007. Spatial distribution of four spruce bark beetles in north-western Slovakia. *Journal of Forest Science* 53: 45–52.

Vázquez-García, J. A. 1995. Cloud forests archipelagos: Preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. Páginas 315-332 en: Hamilton, L. S., J. O. Juvik y F. N. Scatena (eds.). *Tropical Montane Cloud Forests*. East-West Center Program on Environment, Honolulu. Hawai'i. U. S. A.

Villaseñor, J. L. 2010. El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. (incluye un disco compacto).

Villaseñor, J. L. y M. Gual-Díaz. 2014. El bosque mesófilo de montaña en México y sus plantas con flores. Páginas 221-236 en Gual-Díaz, M. y A. Rendón-Correa (comps.). *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

Villaseñor, J. L. y E. Ortiz. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: S134-S142.

Villaseñor, J. L., E. Ortiz, J. Cadena R. y A. S. Estrada M. 2013. Patrones de riqueza florística en el estado de Jalisco: La tribu Senecioneae (Asteraceae) como estudio de caso. *Ibugana* 4: 63-78.

Villaseñor, J. L. y O. Téllez -Valdés. 2004. Distribución potencial de las especies del género *Jefea* (Asteraceae) en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 75: 205-220.

Whittaker, R. J., K. J. Willis y R. Field. 2003. Climatic-energetic explanations of diversity: a macroscopic perspective. Páginas 107-129 en: Blackburn, T.M. y K. J. Gaston (editores). *Macroecology, concepts and consequences: the 43rd Annual Symposium of The British Ecological Society*. Blackwell Sci. Ltd.

## **Lista de Anexos entregados junto con este informe.**

**Anexo 1.** Lista de especies exclusivas o casi exclusivas del Bosque Húmedo de Montaña (BHM) analizadas (Formato: Word).

**Anexo 2.** Publicación: Cruz-Cárdenas, G., L. López-Mata, J. L. Villaseñor y E. Ortiz. 2014. Potential species distribution modeling and the use of principal component analysis as predictor variables. Revista Mexicana de Biodiversidad 85: 189-199 (Formato: PDF).

**Anexo 3.** Las 7 capas predictoras obtenidas con el Análisis de Componentes Principales utilizadas para generar los modelos de distribución potencial (Formato: Raster).

**Anexo 4.** Manual que explica la metodología de modelación utilizada en el proyecto (Formato: PDF).

**Anexo 5.** Fichas técnicas de las 200 especies para las cuales se generó un modelo de distribución potencial (Formato: PDF).