

Historical and current spatial modeling of the sacred fir (*Abies religiosa* [Kunth] Schltdl. & Cham.) in the Trans-Mexican Volcanic Belt

Modelado espacial histórico y actual del oyamel (*Abies religiosa* [Kunth] Schltdl. & Cham.) en la Faja Volcánica Transmexicana

Ulises Manzanilla-Quiñones*; Cristian A. Martínez-Adriano; Óscar A. Aguirre-Calderón

Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Forestales.

Carretera Nacional kilómetro 145. C. P. 67700. Linares, Nuevo León, México.

*Corresponding author: ulisesmanza@gmail.com, tel.: +52 (997) 111 5223

Abstract

Introduction: Climatic conditions in the Trans-Mexican Volcanic Belt during the middle Holocene were different from today's conditions, which may have an effect on the historical distribution areas of the sacred fir (*Abies religiosa* [Kunth] Schltdl. & Cham.).

Objective: To determine whether the environmental requirements that delimit the current distribution of the sacred fir in the Trans-Mexican Volcanic Belt have changed since 6,000 years ago.

Materials and methods: *A. religiosa* records were obtained from the Niche Toolbox platform. The WorldClim version 2.0 variables for the current (1970-2000) and middle Holocene (CNRMCM5 and MIROC_ESM models) periods were downloaded. The distribution models were generated in MaxEnt using 75 % of the data for training and 25 % for validation. The most important variables of each period were determined with the Jackknife test.

Results and discussion: The estimated sacred fir areas were similar in both periods. Approximately 86.5 % of the sacred fir potential distribution is found in protected natural areas of the zone. The limiting environmental variables of its distribution are: elevation, annual precipitation, summer precipitation, annual mean temperature and diurnal temperature oscillation. Nevado de Toluca and Mexico City had larger sacred fir areas (+2 658.4 ha and +20 129.7 ha, respectively) during the Middle Holocene. Annual precipitation was 80 to 224 mm higher than the current level and the temperature was 1 °C colder.

Conclusion: The most important environmental variables for sacred fir distribution are similar to those reported in the literature, indicating similarity between the current and historical ecological niche of *A. religiosa*.

Resumen

Introducción: Las condiciones climáticas en la Faja Volcánica Transmexicana durante el Holoceno medio fueron diferentes de las actuales, lo que pudo tener un efecto en las áreas de distribución histórica del oyamel (*Abies religiosa* [Kunth] Schltdl. & Cham.).

Objetivo: Determinar si los requerimientos ambientales que delimitan la distribución actual del oyamel en la Faja Volcánica Transmexicana han cambiado desde hace 6 000 años.

Materiales y métodos: Los registros de *A. religiosa* se obtuvieron de la plataforma Niche Toolbox. Se descargaron las variables WorldClim versión 2.0 para los periodos actual (1970-2000) y Holoceno medio (modelos CNRMCM5 y MIROC_ESM). Los modelos de distribución se generaron en MaxEnt utilizando 75 % de los datos para entrenamiento y 25 % para validación. Las variables más importantes de cada periodo se determinaron con la prueba de Jackknife.

Resultados y discusión: Las superficies estimadas de oyamel fueron similares en ambos periodos. Aproximadamente, 86.5 % de la distribución potencial del oyamel se encuentra en áreas naturales protegidas de la zona. Las variables ambientales limitantes de su distribución son: altitud, precipitación anual, precipitación de verano, temperatura media anual y oscilación diurna en temperatura. El Nevado de Toluca y la Ciudad de México presentaron superficies mayores de oyamel (+2 658.4 ha y +20 129.7 ha, respectivamente) durante el Holoceno medio. La precipitación anual era 80 a 224 mm mayor que la actual y la temperatura 1 °C más fría.

Conclusión: Las variables ambientales de mayor importancia para la distribución del oyamel son similares a las reportadas en la literatura, lo que indica similitud entre el nicho ecológico actual e histórico de *A. religiosa*.

Keywords: Ecological niche; environmental variables; fir; Middle Holocene; potential distribution.

Palabras clave: Nicho ecológico; variables ambientales; abeto; Holoceno medio; distribución potencial.

Introduction

Today, species distribution models have become a useful tool for biodiversity management and conservation that, when integrated with geographic information systems, enable the construction of potential distribution models. With these models it is possible to delimit, estimate, and predict whether the distribution of species changes or remains the same in an environmental geographic space (Manzanilla et al., 2019; Martínez-Méndez, Aguirre-Planter, Eguiarte, & Jaramillo-Correa, 2016; Monterrubio-Rico et al., 2016). In addition, these models allow us to anticipate possible effects of climate change on the distribution of species (Gutiérrez & Trejo, 2014; Peterson, 2011a; Sáenz-Romero, Rehfeldt, Ortega-Rodríguez, Marín-Togo, & Madrigal-Sánchez, 2015).

Climate changes during the past have modified the distribution and abundance of plant species (Caballero, Lozano-García, Vázquez-Selem, & Ortega, 2010). Since the last glacial maximum (21000 years ago), the planet's climate has varied from very cold periods (glacial -8 °C) to warm periods (interglacial), where the temperature was 2 to 3 °C warmer than today (Svensson et al., 2008). It is estimated that the climatic conditions in the Trans-Mexican Volcanic Belt during the Middle Holocene (6 000 years ago) were 2 °C warmer than today (Ferrusquía-Villafranca, 1998; Svensson et al., 2008). These climate changes modified the composition and structure of vegetation in temperate and cold zones (Lozano-García & Vázquez-Selem, 2005), including the distribution of coniferous forests (Caballero et al., 2010).

Potential distribution modeling has been used to delimit and predict the current and future distribution of coniferous species (Pinaceae) in Mexico (Manzanilla et al., 2019; Martínez-Méndez et al., 2016; Moreno-Letelier, Ortíz-Medrano, & Pinero, 2013; Sáenz-Romero et al., 2015; Sáenz-Romero, Rehfeldt, Duval, & Lindig-Cisneros, 2012). However, it has been little used to reconstruct historical distributions of species of this family (Moreno-Letelier et al., 2013), including the genus *Abies* Mill. According to fossil record data, the genus *Abies* originated between the late Cretaceous period and the early Eocene (Xiang, Wei, Shao, Wang, & Zhang, 2015). At present, there are species of the genus with boreal and temperate affinity, distributed in North America and Eurasia, although some taxa are found in the mountainous and humid areas of Mesoamerica (Farjon & Filer, 2013; Madrigal, 1967; Rzedowski, 2006).

In Mexico, the genus *Abies* is represented by 10 species (Martínez-Méndez et al., 2016) delimited by morphological characters and with a disjunct and restricted distribution towards the high and humid parts of the main mountain ranges (Madrigal, 1967;

Introducción

En la actualidad, los modelos de distribución de especies se han convertido en una herramienta útil para el manejo y conservación de la biodiversidad que, al integrarse con los sistemas de información geográfica, permiten construir modelos de distribución potencial. Con estos modelos es posible delimitar, estimar y predecir si la distribución de las especies cambia o se mantiene en un espacio geográfico ambiental (Manzanilla et al., 2019; Martínez-Méndez, Aguirre-Planter, Eguiarte, & Jaramillo-Correa, 2016; Monterrubio-Rico et al., 2016). Además, dichos modelos permiten anticipar posibles efectos del cambio climático en la distribución de las especies (Gutiérrez & Trejo, 2014; Peterson, 2011a; Sáenz-Romero, Rehfeldt, Ortega-Rodríguez, Marín-Togo, & Madrigal-Sánchez, 2015).

Los cambios del clima durante el pasado modificaron la distribución y abundancia de las especies de plantas (Caballero, Lozano-García, Vázquez-Selem, & Ortega, 2010). A partir del último máximo glacial (hace 21000 años), el clima del planeta ha variado de periodos muy fríos (glaciales -8 °C) a periodos cálidos (interglaciales), donde la temperatura fue de 2 a 3 °C más cálida que la actual (Svensson et al., 2008). Se estima que las condiciones climáticas en la Faja Volcánica Transmexicana durante el Holoceno medio (hace 6 000 años) fueron 2 °C más cálidas que las actuales (Ferrusquía-Villafranca, 1998; Svensson et al., 2008). Estos cambios en el clima modificaron la composición y estructura de la vegetación de las zonas templadas y frías (Lozano-García & Vázquez-Selem, 2005), incluyendo la distribución de los bosques de coníferas (Caballero et al., 2010).

El modelado de la distribución potencial se ha usado para delimitar y predecir la distribución actual y futura de especies de coníferas (Pinaceae) en México (Manzanilla et al., 2019; Martínez-Méndez et al., 2016; Moreno-Letelier, Ortíz-Medrano, & Pinero, 2013; Sáenz-Romero et al., 2015; Sáenz-Romero, Rehfeldt, Duval, & Lindig-Cisneros, 2012). Sin embargo, ha sido poco usado para reconstruir distribuciones históricas de especies de esta familia (Moreno-Letelier et al., 2013), incluyendo al género *Abies* Mill. De acuerdo con los datos del registro fósil, el género *Abies* se originó entre el periodo Cretácico tardío y el Eoceno temprano (Xiang, Wei, Shao, Wang, & Zhang, 2015). En la actualidad, existen especies del género con afinidad boreal y templada, distribuidas en Norteamérica y Eurasia, aunque algunos taxones se encuentran en las zonas montañosas y húmedas de Mesoamérica (Farjon & Filer, 2013; Madrigal, 1967; Rzedowski, 2006).

En México, el género *Abies* está representado por 10 especies (Martínez-Méndez et al., 2016) delimitadas a partir de caracteres morfológicos y con una distribución

Martínez-Méndez et al., 2016; Rzedowski, 2006). Sacred fir forests occupy about 144 000 ha (0.5 % of the national area) and constitute the fourth largest timber resource in Mexico (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO], 2010; Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales [SEMARNAT], 2007). Of the 10 species reported, *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. & Cham. is the most widely distributed fir (Martínez-Méndez et al., 2016). The populations of this species are small and isolated, located mainly in the high and humid areas of central Mexico. Despite that, it is thought that during the Middle Holocene these forests occupied a larger area than today. Against this background, the following research question was posed: Have the environmental requirements that delimit the current distribution of sacred fir in the Trans-Mexican Volcanic Belt changed in 6 000 years? In order to answer this question, the following particular objectives were formulated: 1) to delimit and compare the historical and current distribution of *A. religiosa* forest in the Trans-Mexican Volcanic Belt using potential distribution modeling, 2) to determine and compare the environmental variables that delimit the ecological niche of the species in both periods, and 3) to estimate the historical and current sacred fir forest area in the protected natural areas of the study area.

Based on the climatic changes that occurred between the current and historical (middle Holocene) periods, and according to the ecological niche conservatism theory (Peterson, 2011b), it could be predicted that the potential distribution of *A. religiosa* in the Trans-Mexican Volcanic Belt is similar for both periods.

Materials and methods

Study area

The Trans-Mexican Volcanic Belt is located at coordinates 17° 30' and 20° 25' N, and 96° 20' and 105° 20' W (Ferrusquía-Villafranca, 1998) (Figure 1); it has elevations ranging from 256 to 5 650 m (Instituto Nacional de Estadística y Geografía e Informática [INEGI], 2018). The area's topography is rugged and steep in the mountains (Ferrusquía-Villafranca, 1998). The dominant climate is temperate (humid and sub-humid) with an annual mean temperature of 12 to 18 °C and annual precipitation of 600 to 1 500 mm (García, 1998).

Species description

Abies religiosa is a monoecious, evergreen tree, with a height of up to 60 m and maximum diameters of 1.80 m. The tree has the following characteristics: greyish, rough and cracked bark 18-25 mm thick; cross-shaped branches; simple and alternate leaves 15-35 mm long by 1.5 mm wide; and solitary cones 8-16 cm long

disyunta y restringida hacia las partes altas y húmedas de las principales cadenas montañosas (Madrigal, 1967; Martínez-Méndez et al., 2016; Rzedowski, 2006). Los bosques de oyamel ocupan alrededor de 144 000 ha (0.5 % de la superficie nacional) y constituyen el cuarto recurso forestal maderable de México (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO], 2010; Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales [SEMARNAT], 2007). De las 10 especies reportadas, *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. & Cham. es el abeto u oyamel con mayor distribución (Martínez-Méndez et al., 2016). Las poblaciones de esta especie son pequeñas y aisladas, ubicadas principalmente en las zonas altas y húmedas del centro de México. No obstante, se piensa que, durante el Holoceno medio, dichos bosques ocuparon una superficie mayor que la actual. Bajo este trasfondo se planteó la siguiente pregunta de investigación: ¿Los requerimientos ambientales que delimitan la distribución actual del oyamel en la Faja Volcánica Transmexicana han cambiado en 6 000 años? Para responder esta cuestión se formularon los siguientes objetivos particulares: 1) delimitar y comparar la distribución histórica y actual del bosque de *A. religiosa* en la Faja Volcánica Transmexicana mediante el modelado de distribución potencial, 2) determinar y comparar las variables ambientales que delimitan el nicho ecológico de la especie en ambos periodos y 3) estimar la superficie boscosa de oyamel histórica y actual en áreas naturales protegidas del área de estudio.

Con base en los cambios climáticos ocurridos entre los periodos actual e histórico (Holoceno medio), y de acuerdo con la teoría del conservadurismo del nicho ecológico (Peterson, 2011b), se podría predecir que la distribución potencial de *A. religiosa* en la Faja Volcánica Transmexicana es similar para ambos periodos.

Materiales y métodos

Área de estudio

La Faja Volcánica Transmexicana se localiza en las coordenadas 17° 30' y 20° 25' LN, y 96° 20' y 105° 20' LO (Ferrusquía-Villafranca, 1998) (Figura 1); presenta altitudes de 256 a 5 650 m (Instituto Nacional de Estadística y Geografía e Informática [INEGI], 2018). La topografía de la zona presenta relieve accidentado y con mucha pendiente en las montañas (Ferrusquía-Villafranca, 1998). El clima dominante corresponde al tipo templado (húmedo y subhúmedo) con una temperatura media anual de 12 a 18 °C y una precipitación anual de 600 a 1 500 mm (García, 1998).

Descripción de la especie

Abies religiosa es un árbol monoico, perennifolio, con altura de hasta 60 m y diámetro máximo de 1.80 m.

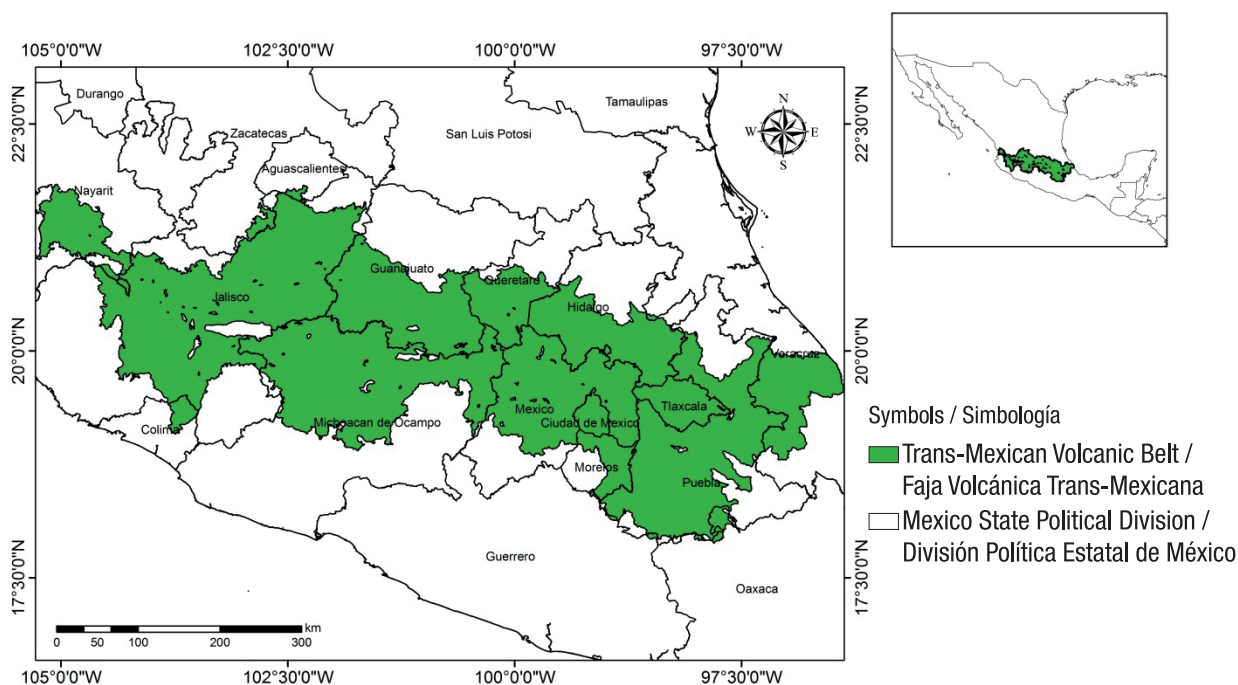


Figure 1. Geographic location of the Trans-Mexican Volcanic Belt.

Figura 1. Ubicación geográfica de la Faja Volcánica Transmexicana.

and 4-6 cm wide (Protectora de Bosques [PROBOSQUE], 2007; Rzedowski, 2006).

In Mexico, the species is located in Morelos, Estado de Mexico, Hidalgo, Puebla, Michoacán, Jalisco, Colima, Guerrero, Tlaxcala, Veracruz and Mexico City (Martínez-Méndez et al., 2016) (Figure 2). In the Trans-Mexican Volcanic Belt, *A. religiosa* is distributed in an altitudinal gradient from 2 400 to 3 500 m and is the dominant species of the vegetation type known in Mexico as *oyamel* (sacred fir) forest (Madrigal, 1967; Rzedowski, 2006).

Abies religiosa records

A total of 1 042 *A. religiosa* records were downloaded from the Niche Toolbox platform (Osorio-Olvera, Vijay, Narayani, Soberón, & Falconi, 2017). In order to avoid spatial autocorrelation and overfitting of the models (Monterrubio-Rico et al., 2016; Peterson & Nakazawa, 2008), duplicate, poorly georeferenced, and close coordinates (distance <1 km) were removed, leaving one record for each cell of 1 km². At the end of the depuration process, 341 records of *A. religiosa* distributed in the study area were obtained. These were used to generate the potential distribution models for the current and historical periods.

Current and historical bioclimatic information

Table 1 shows the 19 bioclimatic variables available in WorldClim version 2.0 for the current period

El árbol tiene corteza grisácea, áspera y agrietada con grosor de 18 a 25 mm; ramas en forma de cruz; hojas simples y alternas de 15 a 35 mm de longitud por 1.5 mm de ancho; y conos solitarios de 8 a 16 cm de largo y 4 a 6 cm de ancho (Protectora de Bosques [PROBOSQUE], 2007; Rzedowski, 2006).

En México, la especie se localiza en Morelos, Estado de México, Hidalgo, Puebla, Michoacán, Jalisco, Colima, Guerrero, Tlaxcala, Veracruz y Ciudad de México (Martínez-Méndez et al., 2016) (Figura 2). En la Faja Volcánica Transmexicana, *A. religiosa* se distribuye en un gradiente altitudinal de 2 400 a 3 500 m y es la especie dominante del tipo de vegetación conocida en México como bosque de *oyamel* (Madrigal, 1967; Rzedowski, 2006).

Registros de *Abies religiosa*

Se descargaron 1 042 registros de *A. religiosa* de la plataforma Niche Toolbox (Osorio-Olvera, Vijay, Narayani, Soberón, & Falconi, 2017). Con el objetivo de evitar la autocorrelación espacial y el sobreajuste de los modelos (Monterrubio-Rico et al., 2016; Peterson & Nakazawa, 2008), se suprimieron las coordenadas duplicadas, mal georeferenciadas y cercanas entre sí (distancia <1 km), dejando un registro por cada celda de 1 km². Al final del proceso de depuración, se obtuvieron 341 registros de *A. religiosa* distribuidos en el área de estudio, con los cuales se generaron los modelos de distribución potencial para los periodos actual e histórico.

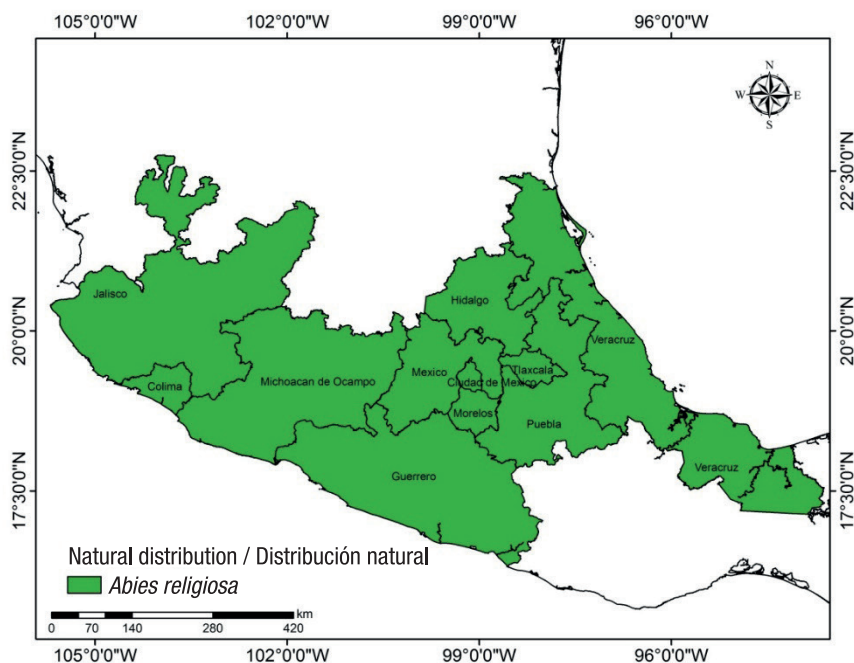


Figure 2. Natural distribution of *Abies religiosa* in Mexico.

Figura 2. Distribución natural de *Abies religiosa* en México.

(1970-2000) (Fick & Hijmans, 2017) and the global circulation models (GCMs) CNRMCM5 (National Center for Meteorological Research of France) and MIROC_ESM (Institute of Oceanic and Atmospheric Research, National Institute of Environmental Studies and the Japanese Agency for Marine-Earth Science and Technology) for the Middle Holocene. The latter were generated from the CMIP5 (Coupled Model Intercomparison Project Phase 5, 2013) Regional Models of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). All variables had a spatial resolution of 1 km² and were in Geotiff (TIF) format. In addition, the variables soil type (SUE; scale 1: 25000) and elevation (DEM; digital elevation model, 90-m resolution) were included, which were downloaded in vector and raster format from the INEGI platform (INEGI, 2014, 2018). At the end, all variables were homogenized to ASCII format with a scale of 1 km².

Selection of variables

Spatial autocorrelation was eliminated through a multicollinearity analysis (Monterrubio-Rico et al., 2016; Peterson & Nakazawa, 2008), where those variables with a correlation coefficient ≥ 0.85 (Manzanilla et al., 2019; Monterrubio-Rico et al., 2016) were discarded to maximize the contribution of variables in the distribution models (Martínez-Méndez et al., 2016; Monterrubio-Rico et al., 2016; Peterson & Nakazawa, 2008).

Delimitation of area M

Modeling area M is the environmental geographic space where a species has been reported or where it

Información bioclimática actual e histórica

En el Cuadro 1 se muestran las 19 variables bioclimáticas disponibles en WorldClim versión 2.0 para el periodo actual (1970-2000) (Fick & Hijmans, 2017) y de los modelos de circulación global (MCG) CNRMCM5 (Centro Nacional de Investigaciones Meteorológicas de Francia) y MIROC_ESM (Instituto de Investigaciones Oceánicas y Atmosféricas, Instituto Nacional de Estudios Ambientales y Agencia Japonesa para la Ciencia y Tecnología Marina y Terrestre) para el Holoceno medio. Estos últimos fueron generados a partir de Modelos Regionales del Proyecto CMIP5 (Coupled Model Intercomparison Project Phase 5, 2013) del Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC). Todas las variables tuvieron una resolución espacial de 1 km² y presentaron un formato Geotiff (TIF). Además, se incluyeron las variables tipo de suelo (SUE; escala 1: 25000) y altitud (DEM; modelo digital de elevación, resolución de 90 m), las cuales se descargaron en formato vectorial y ráster desde la plataforma del INEGI (INEGI, 2014, 2018). Al final, todas las variables se homogeneizaron a formato ASCII con escala de 1 km².

Selección de variables

La autocorrelación espacial se eliminó mediante un análisis de multicolinealidad (Monterrubio-Rico et al., 2016; Peterson & Nakazawa, 2008), donde se descartaron aquellas variables con coeficiente de correlación ≥ 0.85 (Manzanilla et al., 2019; Monterrubio-Rico et al., 2016), para maximizar la contribución de las variables en los modelos de distribución (Martínez-Méndez et

is supposed to be in accordance with the available biological knowledge (Martínez-Méndez et al., 2016; Soberón & Peterson, 2005). To delimit area M, the physiographic subprovinces were used where *A. religiosa* records were located: Plains and Sierras of Querétaro and Hidalgo, Chapala, Mil Cumbres, Lakes and Volcanoes of Anáhuac, Neovolcanica Tarasca and Volcanoes of Colima (INEGI, 2001). Area M was used to cut the variables to the same size and thus avoid the generation of overestimated distribution areas (Monterrubio-Rico et al., 2016).

Generation of distribution models

The distribution models were generated with the presence records of *A. religiosa* in CSV format and with the variables BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO12, BIO14, BIO15, BIO18, BIO19 in ASCII format (Table 1), soil type (SUE), and elevation (DEM).

al., 2016; Monterrubio-Rico et al., 2016; Peterson & Nakazawa, 2008).

Delimitación del área M

El área de modelamiento M es el espacio geográfico ambiental donde una especie se ha reportado o donde se supone que podría estar de acuerdo con el conocimiento biológico disponible (Martínez-Méndez et al., 2016; Soberón & Peterson, 2005). Para delimitar el área M se utilizaron las subprovincias fisiográficas donde se localizaban los registros de *A. religiosa*: Llanuras y Sierras de Querétaro e Hidalgo, Chapala, Mil Cumbres, Lagos y Volcanes de Anáhuac, Neovolcánica Tarasca y Volcanes de Colima (INEGI, 2001). El área M sirvió para recortar las variables a un mismo tamaño y con ello evitar la generación de áreas de distribución sobrestimadas (Monterrubio-Rico et al., 2016).

Table 1. Bioclimatic variables used in the generation of current and historical potential distribution models of *Abies religiosa* in the Trans-Mexican Volcanic Belt.

Cuadro 1. Variables bioclimáticas utilizadas en la generación de los modelos actuales e históricos de distribución potencial de *Abies religiosa* en la Faja Volcánica Transmexicana.

| Bioclimatic variables / Variables bioclimáticas | Key / Clave |
|--|-------------|
| Annual mean temperature (°C) / Temperatura promedio anual (°C) | BIO1 |
| Diurnal temperature oscillation (°C) / Oscilación diurna de la temperatura (°C) | BIO2 |
| Isothermality [(BIO2/BIO7)*100] / Isothermalidad [(BIO2/BIO7)*100] | BIO3 |
| Temperature seasonality (coefficient of variation, %) / Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación, %) | BIO4 |
| Mean maximum temperature of warmest period (°C) / Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C) | BIO5 |
| Mean minimum temperature of coldest period (°C) / Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C) | BIO6 |
| Temperature annual oscillation (°C) / Oscilación anual de la temperatura (°C) | BIO7 |
| Mean temperature of wettest quarter (°C) / Temperatura promedio del trimestre más lluvioso (°C) | BIO8 |
| Mean temperature of driest quarter (°C) / Temperatura promedio del trimestre más seco (°C) | BIO9 |
| Mean temperature of warmest quarter (°C) / Temperatura promedio del trimestre más cálido (°C) | BIO10 |
| Mean temperature of coldest quarter (°C) / Temperatura promedio del trimestre más frío (°C) | BIO11 |
| Cumulative annual precipitation (mm) / Precipitación acumulada anual (mm) | BIO12 |
| Precipitation of wettest period (mm) / Precipitación del periodo más lluvioso (mm) | BIO13 |
| Precipitation of driest period (mm) / Precipitación del periodo más seco (mm) | BIO14 |
| Precipitation seasonality (coefficient of variation, %) / Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación, %) | BIO15 |
| Precipitation of wettest quarter (mm) / Precipitación del trimestre más lluvioso (mm) | BIO16 |
| Precipitation of driest quarter (mm) / Precipitación del trimestre más seco (mm) | BIO17 |
| Precipitation of warmest quarter (mm) / Precipitación del trimestre más cálido (mm) | BIO18 |
| Precipitation of coldest quarter (mm) / Precipitación del trimestre más frío (mm) | BIO19 |

The variables were introduced into the maximum entropy program (MaxEnt), where 75 % of the species records were used to perform the training test and the remaining 25 % for the validation test of the models (Martínez-Méndez et al., 2016; Monterrubio-Rico et al., 2016; Phillips, Anderson, & Schaphire, 2006). An internal replication was applied by cross validation and the Extrapolate and Do clamping boxes were disabled to avoid overfitting of the models (Elith et al., 2011). The outputs of the models were of the logistic type, which represents an environmental probability index with values from 0 to 1. Values close to 0 indicate unsuitable environmental conditions, while values close to 1 suggest excellent environmental conditions for the growth and development of the species (Coitiño, Montenegro, Fallabrino, González, & Hernández, 2013; Phillips et al., 2006).

Five distribution models were generated and tested, in order to determine by means of ROC (analysis of the performance characteristics of the receiver of the area under the curve [AUC]), Partial Roc and Z tests, which model fitted the current distribution of the species (Table 2). The model with best statistical performance was overlapped on the federal protected natural areas shapefile decreed for the region (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas [CONANP], 2017). The current sacred fir area within the polygonal of the protected natural areas was estimated with ArcGIS 10.3 software (Environmental Systems Research Institute [ESRI], 2014).

The parameters of the current distribution model with the best statistical fit (Morrone & Escalante, 2016) were transferred to the maximum entropy (MaxEnt) program to generate distribution models in the past.

Generación de los modelos de distribución

Los modelos de distribución se generaron con los registros de presencia de *A. religiosa* en formato CSV y con las variables BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO12, BIO14, BIO15, BIO18, BIO19 en formato ASCII (Cuadro 1), tipo de suelo (SUE) y altitud (DEM).

Las variables fueron introducidas al programa de máxima entropía (MaxEnt), donde se utilizó 75 % de los registros de la especie para realizar la prueba de entrenamiento y el 25 % restante para la prueba de validación de los modelos (Martínez-Méndez et al., 2016; Monterrubio-Rico et al., 2016; Phillips, Anderson, & Schaphire, 2006). Se aplicó un replicado interno por validación cruzada y se desactivaron las casillas *Extrapolate* y *Do clamping* para evitar el sobreajuste de los modelos (Elith et al., 2011). Las salidas de los modelos fueron de tipo logística, la cual representa un índice ambiental de probabilidades con valores de 0 a 1. Los valores cercanos a 0 señalan condiciones ambientales no aptas, mientras que los valores cercanos a 1 sugieren condiciones ambientales excelentes para el crecimiento y desarrollo de la especie (Coitiño, Montenegro, Fallabrino, González, & Hernández, 2013; Phillips et al., 2006).

Se generaron y probaron cinco modelos de distribución con el fin de determinar por medio de las pruebas ROC (análisis de las características de funcionamiento del receptor del área bajo la curva [ABC]), Roc Parcial y Z, cuál modelo ajustaba con la distribución actual de la especie (Cuadro 2). Al modelo con mejor desempeño estadístico se sobrepuso el *shapefile* áreas naturales protegidas federales decretadas para la región (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas [CONANP], 2017). La superficie actual de oyamel dentro

Table 2. Parameters used in the generation of potential distribution models of *Abies religiosa* in the Trans-Mexican Volcanic Belt.

Cuadro 2. Parámetros utilizados en la generación de los modelos potenciales de distribución de *Abies religiosa* en la Faja Volcánica Transmexicana.

| Model/ Modelo | Internal replication/ Replicado interno | Threshold application rule/ Regla de aplicación de umbral | Replicates/ Réplicas |
|------------------|--|--|-------------------------|
| M1 | Cross validation/ Validación cruzada | Equal training sensitivity and specificity/ Sensibilidad y especificidad de entrenamiento iguales | 1 000 |
| M2 | Cross validation/ Validación cruzada | Maximum training sensitivity plus specificity/ Máxima sensibilidad de entrenamiento más especificidad | 1 000 |
| M3 | Cross validation/ Validación cruzada | Test of equal sensitivity and specificity / Prueba de sensibilidad y especificidad iguales | 1 000 |
| M4 | Cross validation/ Validación cruzada | Maximum test sensitivity plus specificity/ Prueba de máxima sensibilidad más especificidad | 1 000 |
| M5 | Cross validation/ Validación cruzada | No application of threshold rule/ Sin aplicación de regla de umbral | 500 |

Validation of the models

Models were evaluated using the AUC values of the ROC, where values between 0.7 to 0.9 are considered good and those greater than 0.9 are considered excellent (Coitiño et al., 2013; Peterson et al., 2011). Nevertheless, this type of validation has been questioned for not considering true absences (Lobo, Jiménez, & Real, 2008; Peterson, Papes, & Soberón, 2008), so it was necessary to perform a Partial Roc analysis in the Tool for Partial Roc version 1.0 software (Narayani, 2008) to counteract AUC shortcomings (Peterson et al., 2008).

The recommendations of Peterson et al. (2008) were followed by using 1000 replicates per bootstrap between presence and habitat suitability files and establishing a 5 % omission error. The test generates values from 1 to 2, where a value with an average ratios of 1.0 is equivalent to a random model (Garza-López et al., 2016; Lobo et al., 2008; Peterson et al., 2008). To determine whether the models were statistically valid, a Z test was performed between the AUC ratios of Partial ROC (Martínez-Méndez et al., 2016). The best model was chosen based on the highest value of the Partial ROC tests, lowest standard deviation, and a reliable Z value ($P < 0.01$).

The logistic output values of the models were reclassified into three habitat quality categories with equal intervals (low, moderate, and high), with the ArcMap 10.3 program reclassify tool (ESRI, 2014). The values of the high habitat quality category were used to transform the continuous models to binary models (suitable-unsuitable). Based on the reclassification, the potential distribution area of *A. religiosa* in the Trans-Mexican Volcanic Belt was estimated for both analyzed periods.

Projections of the models with the best statistical performance for each period were visualized and drawn in potential distribution maps with the ArcMap 10.3 program (ESRI, 2014). Finally, the most important variables of each analyzed period were determined with the Jackknife test, which allowed quantifying the contribution of the environmental variables in the distribution models (Phillips et al., 2006).

Results and discussion

The AUC results from the ROC test of the current models obtained values greater than 0.9 (training and validation data) for both tests, like the models for the middle Holocene. These values indicate that the performance of the models generated for both periods was excellent (>0.9 ; Coitiño et al., 2013; Monterrubio-Rico et al., 2016; Peterson et al., 2011); therefore, the distribution models were considered reliable.

de la poligonal de las áreas naturales protegidas se estimó con el programa ArcGIS 10.3 (Environmental Systems Research Institute [ESRI], 2014).

Los parámetros del modelo de distribución actual con el mejor ajuste estadístico (Morrone & Escalante, 2016) se transfirieron al programa de máxima entropía (MaxEnt), para generar los modelos de distribución en el pasado.

Validación de los modelos

Los modelos se evaluaron por medio de los valores del ABC de ROC, donde los valores entre 0.7 a 0.9 se consideran buenos y los mayores de 0.9 excelentes (Coitiño et al., 2013; Peterson et al., 2011). No obstante, este tipo de validación ha sido cuestionado por no considerar ausencias verdaderas (Lobo, Jiménez, & Real, 2008; Peterson, Papes, & Soberón, 2008), por lo cual fue necesario efectuar un análisis Roc Parcial en el programa *Tool for Partial Roc* versión 1.0 (Narayani, 2008), para contrarrestar las deficiencias del ABC (Peterson et al., 2008).

Se siguieron las recomendaciones de Peterson et al. (2008) usando 1000 réplicas por *bootstrap* entre los archivos de presencia e idoneidad de hábitat y estableciendo un error de omisión de 5 %. La prueba genera valores de 1 a 2, donde un valor con promedio de radio 1.0 equivale a un modelo al azar (Garza-López et al., 2016; Lobo et al., 2008; Peterson et al., 2008). Para determinar si los modelos eran válidos estadísticamente se hizo una prueba de Z entre las proporciones del ABC de Roc Parcial (Martínez-Méndez et al., 2016). El mejor modelo se eligió con base en el valor más alto de las pruebas de Roc Parcial, menor desviación estándar y un valor confiable de Z ($P < 0.01$).

Los valores de las salidas logísticas de los modelos se reclassificaron en tres categorías de calidad del hábitat con intervalos iguales (baja, moderada y alta). Con la herramienta *reclass* del programa ArcMap 10.3 (ESRI, 2014). Los valores de la categoría de calidad de hábitat alta se emplearon para transformar los modelos continuos a binarios (apto-no apto). Con base en la reclasificación, se estimó la superficie de la distribución potencial de *A. religiosa* en la Faja Volcánica Transmexicana para ambos periodos analizados.

Las proyecciones de los modelos con el mejor desempeño estadístico para cada periodo se visualizaron y plasmaron en mapas de distribución potencial con el programa ArcMap 10.3 (ESRI, 2014). Por último, las variables más importantes de cada periodo analizado con la prueba de Jackknife, la cual permitió cuantificar la contribución de las variables ambientales en los modelos de distribución (Phillips et al., 2006).

The performance of the five models was similar for the ROC test; however, when applying the Partial Roc test, the model with the best statistical fit and lowest standard deviation was model 2 (Table 3).

The models indicated that the current potential distribution (1970-2000) of *A. religiosa* in the Trans-Mexican Volcanic Belt is 194 387.3 ha. FAO (2010) and SEMARNAT (2007) report 144 000 ha, which indicates that, after 2000, there was a reduction of 50 387.3 ha of sacred fir forest area. In addition, it was found that 86.5 % (168 148 ha) of the current potential distribution of sacred fir is within protected natural areas of the Trans-Mexican Volcanic Belt. This result coincides with what was mentioned by Rzedowski (2006) and Martínez-Méndez et al. (2016), who suggest that *A. religiosa* is the only Mexican fir species that presents most of its distribution in the high and humid zones within natural areas of the Trans-Mexican Volcanic Belt, which has provided (in some measure) the legal protection to this species.

According to the results of the historical models, the estimated forest area of *A. religiosa* was 190 466.2 ha (CNRMCM5) to 193 563.2 ha (MIROC_ESM), which translates into 49 563.2 to 46 466.2 ha more than the current area reported by SEMANART (2007) and FAO (2010), respectively, but 824.1 ha (MIROC_ESM) and 3 921.1 ha (CNRMCM5) less than estimated in the present study (Figures 3 and 4). Based on the results of the binomial ROC, Partial ROC and Z tests ($P < 0.01$), we selected the CRNMCM5 model, which presented the best fit (Table 3), where values close to 2 indicated that the statistical fit of the model was reliable as mentioned by Garza-López et al. (2016), Narayani (2008) and Peterson et al. (2008).

Resultados y discusión

Los resultados del ABC de la prueba ROC de los modelos actuales obtuvieron valores mayores de 0.9 (datos de entrenamiento y validación) para ambas pruebas, al igual que los modelos para el Holoceno medio. Estos valores indican que el desempeño de los modelos generados para ambos periodos fue excelente (>0.9 ; Coitiño et al., 2013; Monterrubio-Rico et al., 2016; Peterson et al., 2011); por lo tanto, se consideró que los modelos de distribución fueron confiables.

El desempeño de los cinco modelos fue similar para la prueba de ROC; sin embargo, al aplicar la prueba de Roc Parcial, el modelo con el mejor ajuste estadístico y menor desviación estándar fue el modelo 2 (Cuadro 3).

Los modelos indicaron que la distribución potencial actual (1970-2000) de *A. religiosa* en la Faja Volcánica Transmexicana es de 19 387.3 ha. La FAO (2010) y SEMARNAT (2007) reportan 14 000 ha, lo cual indica que, posterior al año 2000, hubo una reducción de 50 387.3 ha de la superficie boscosa de oyamel. Además, se encontró que 86.5 % (168 148 ha) de la distribución potencial actual del oyamel se encuentra dentro de áreas naturales protegidas de la Faja Volcánica Transmexicana. Este resultado concuerda con lo mencionado por Rzedowski (2006) y Martínez-Méndez et al. (2016), quienes señalan que *A. religiosa* es la única especie de abeto mexicano que presenta la mayor parte de su distribución en las zonas altas y húmedas dentro de áreas naturales de la Faja Volcánica Transmexicana, lo cual ha proporcionado (hasta cierto punto) una protección legal a la especie.

De acuerdo con los resultados de los modelos históricos, la superficie boscosa estimada de *A. religiosa* fue de

Table 3. Partial ROC and Z results of the historical and current potential distribution models of *Abies religiosa* in the Trans-Mexican Volcanic Belt.

Cuadro 3. Resultados Roc Parcial y Z de los modelos de distribución potencial histórica y actual de *Abies religiosa* en la Faja Volcánica Transmexicana.

| Period analyzed/ Periodo analizado | Model/ Modelo | Partial ROC average ratios/ Promedio ratios Roc Parcial | Standard deviation/ Desviación estándar | Z test/ Prueba de Z |
|---------------------------------------|------------------|--|--|------------------------|
| Current/Presente | M1 | 1.494 | 0.129 | $P < 0.01$ |
| | M2 | 1.500 | 0.123 | $P < 0.01$ |
| | M3 | 1.494 | 0.128 | $P < 0.01$ |
| | M4 | 1.492 | 0.130 | $P < 0.01$ |
| | M5 | 1.475 | 0.134 | $P < 0.01$ |
| Historical/Histórico | CRNMCM5 | 1.551 | 0.114 | $P < 0.01$ |
| | MIROC-ESM | 1.496 | 0.138 | $P < 0.01$ |

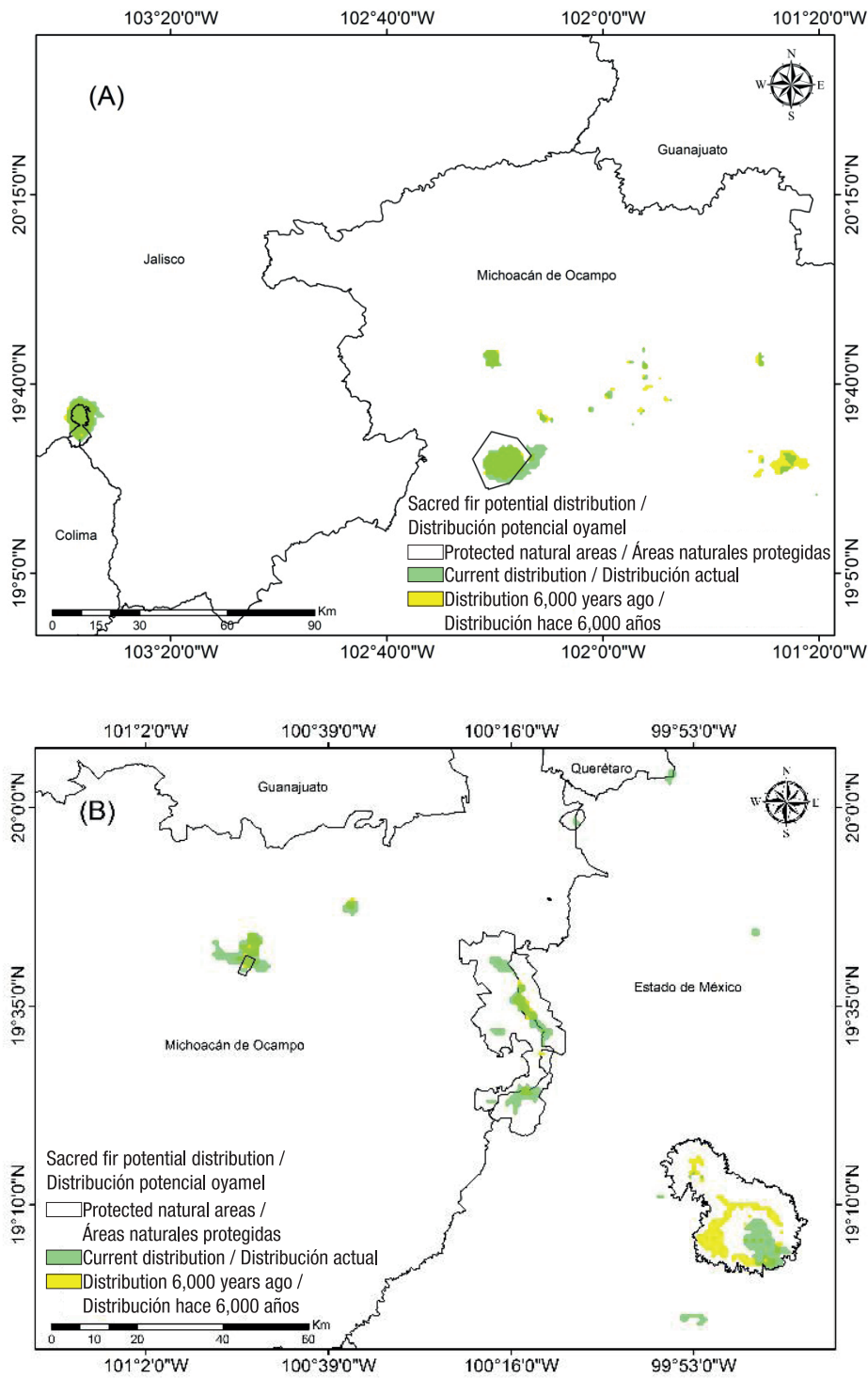


Figure 3. Current (1970-2000) and historical potential distribution of the sacred fir (*Abies religiosa*) in the Trans-Mexican Volcanic Belt: West zone (A) and Center I zone (B).

Figura 3. Distribución potencial actual (1970-2000) e histórica del oyamel (*Abies religiosa*) en la Faja Volcánica Transmexicana: zona Occidente (A) y Centro I (B).

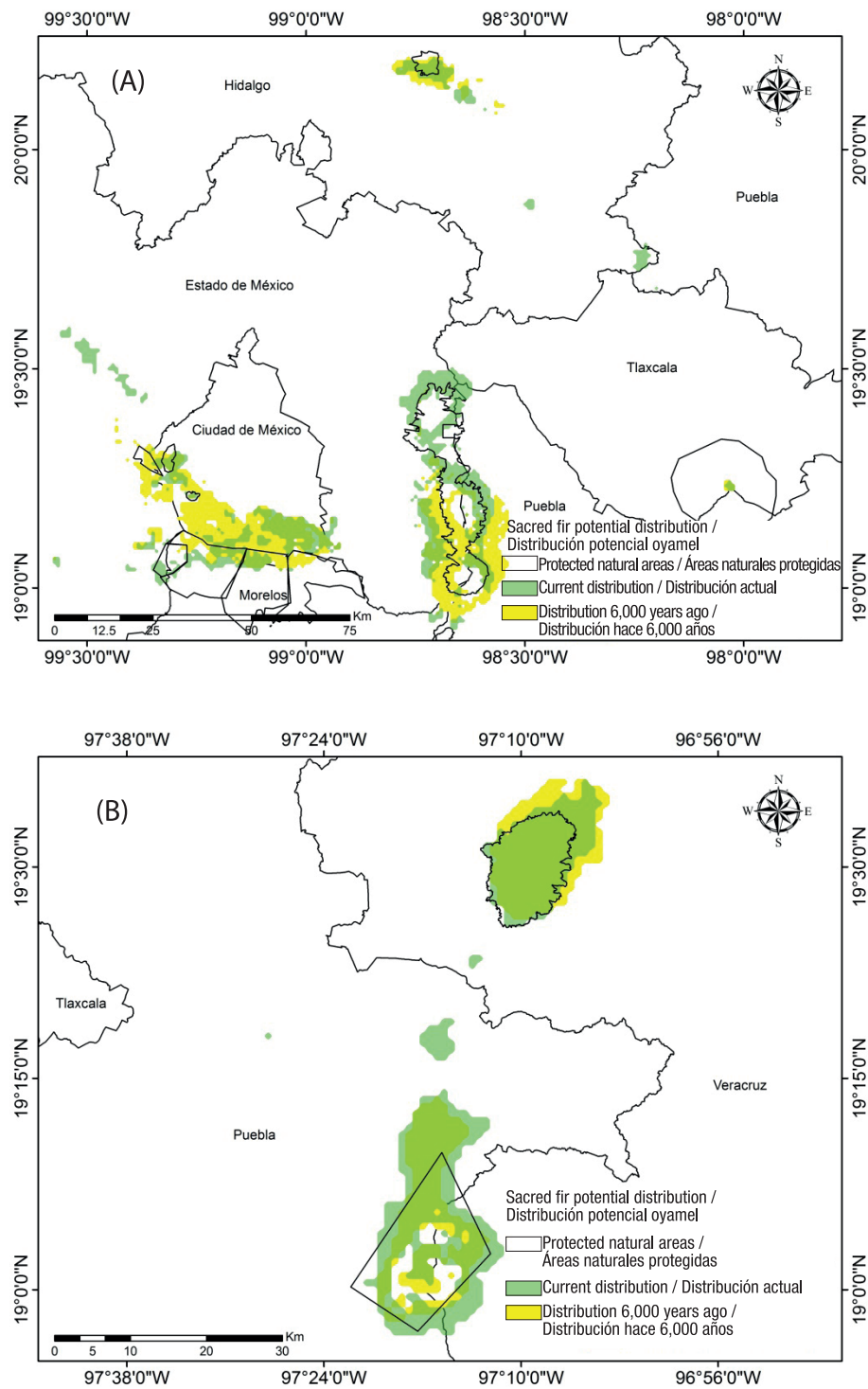


Figure 4. Current (1970-2000) and historical potential distribution of the sacred fir (*Abies religiosa*) in the Trans-Mexican Volcanic Belt: Center II zone (A) and East zone (B).

Figura 4. Distribución potencial actual (1970-2000) e histórica del oyamel (*Abies religiosa*) en la Faja Volcánica Transmexicana: zona Centro II (A) y Oriente (B).

Historical and current potential distribution

Given the recent diversification of the genus *Abies* in the world (Xiang et al., 2015), it is very likely that climatic conditions of 6 000 to 12 000 years ago were warmer (+2 °C) in North America's temperate and cold areas (Caballero et al., 2010; Svensson et al., 2008). This possibly delimited the distribution of coniferous forests to the temperate and cold zones of the Trans-Mexican Volcanic Belt (Caballero et al., 2010; Madrigal, 1967; Martínez-Méndez et al., 2016; Rzedowski, 2006).

According to the Jackknife test, the most important limiting environmental variables in the distribution of *A. religiosa* in the Trans-Mexican Volcanic Belt were the elevation (DEM with 56.5 %), cumulative annual precipitation (BIO12 with 18.4 %) and precipitation of the warmest quarter (BIO18 with 8.3 %). These three variables explained 83.2 % of the model variability. These results are similar to those found by Farjon and Filer (2013), Madrigal (1967), and Rzedowski (2006), who indicate that constant annual humidity and abundant rainfall in summer are essential for the distribution of this fir. The present study found that the ideal altitudinal gradient for the growth and development of *A. religiosa* was from 2 129 to 3 687 m. These results are similar to those reported in the literature, since previous studies mention that the distribution of *A. religiosa* ranges from 2 400 to 3 660 m (Calderón de Rzedowski & Rzedowski, 2001; Madrigal, 1967; Nieto de Pascual-Pola, 1995, Rzedowski, 2006). It should be noted that, according to the results of this study, the distribution of the sacred fir forest can be found 271 m below the minimum elevation and 27 m above the maximum elevation reported in the literature. Regarding cumulative annual precipitation, the current models estimated an average of 1 125 mm. This value was slightly higher than that reported by Madrigal (1967) and similar to that mentioned by Rzedowski (2006) (1000 mm and >1000 mm, respectively). Martínez-Méndez et al. (2016) and Sáenz-Romero et al. (2012) mention that precipitation during the summer months is a determining factor in the distribution of the species, which agrees with what was obtained in the present study. However, dendrochronological studies carried out for the species within the study area indicate that winter-spring precipitation is of high relevance for the growth of *A. religiosa* (Cerano-Paredes et al., 2014; Huante, Rincón, & Swetnam, 1991). This differs from what was obtained in this study, since the evaluated models did not consider the winter-spring precipitation as a key factor in sacred fir distribution. However, this variable could be of greater relevance than precipitation in the summer months during the radial growth stage of the species.

On the other hand, the most important variables in the prediction of historical distribution (MIROC_ESM

190466.2 ha (CNRMCM5) a 19 563.2 ha (MIROC_ESM), lo que se traduce en 49 563.2 a 46 466.2 ha más que la superficie actual reportada por SEMANART (2007) y FAO (2010), respectivamente, pero 824.1 ha (MIROC_ESM) y 3 921.1 ha (CNRMCM5) menores a lo estimado en el presente estudio (Figuras 3 y 4). Con base en los resultados de las pruebas binomiales de ROC, Roc parcial y Z ($P < 0.01$) se seleccionó el modelo CRNMCM5, el cual presentó el mejor ajuste (Cuadro 3), donde los valores cercanos a 2 indicaron que el ajuste estadístico del modelo fue confiable según lo mencionado por Garza-López et al. (2016), Narayani (2008) y Peterson et al. (2008).

Distribución potencial histórica y actual

Dada la diversificación reciente del género *Abies* en el mundo (Xiang et al., 2015) es muy probable que las condiciones climáticas de hace 6 000 a 12 000 años fuesen más cálidas (+2 °C) en zonas templadas y frías de Norteamérica (Caballero et al., 2010; Svensson et al., 2008). Esto posiblemente delimitó la distribución de los bosques de coníferas hacia las zonas templadas y frías de la Faja Volcánica Transmexicana (Caballero et al., 2010; Madrigal, 1967; Martínez-Méndez et al., 2016; Rzedowski, 2006).

De acuerdo con la prueba de Jackknife, las variables ambientales limitantes con mayor importancia en la distribución de *A. religiosa* en la Faja Volcánica Transmexicana fueron altitud (DEM con 56.5 %), precipitación anual acumulada (BIO12 con 18.4 %) y precipitación del trimestre más cálido (BIO18 con 8.3 %). Estas tres variables explicaron 83.2 % de la variabilidad del modelo. Estos resultados son similares a los encontrados por Farjon y Filer (2013), Madrigal (1967) y Rzedowski (2006), quienes indican que la humedad anual constante y lluvias abundantes en verano son esenciales para la distribución de este abeto. En el presente estudio se observó que el gradiente altitudinal idóneo para el crecimiento y desarrollo de *A. religiosa* fue de 2 129 hasta 3 687 m. Estos resultados son similares a los que se reportan en la literatura, ya que trabajos previos mencionan que la distribución de *A. religiosa* oscila de 2 400 hasta 3 660 m (Calderón de Rzedowski & Rzedowski, 2001; Madrigal, 1967; Nieto de Pascual-Pola, 1995, Rzedowski, 2006). Cabe resaltar que, de acuerdo con los resultados de este estudio, la distribución del bosque de oyamel se puede encontrar 271 m por debajo de la altitud mínima y 27 m por encima de la altitud máxima reportada en la literatura. En cuanto a la precipitación anual acumulada, los modelos actuales estimaron un promedio de 1 125 mm. Este valor fue ligeramente mayor que el reportado por Madrigal (1967) y similar a lo mencionado por Rzedowski (2006) (1000 mm y >1000 mm, respectivamente). Martínez-Méndez et al. (2016) y Sáenz-Romero et al. (2012) mencionan que la precipitación de los meses de verano

model) were annual mean temperature (BIO1 with 65.9 %), cumulative annual precipitation (BIO12 with 18.6 %), and diurnal temperature oscillation (BIO2 with 4.6 %); these three variables accounted for 89.1 % of the model's variation. For the CNRMCM5 model, the most important variables were annual mean temperature (BIO1 with 62.4 %), cumulative annual precipitation (BIO12 with 16.2 %), and diurnal temperature range (BIO2 with 6.5 %), which contributed with 85.1 % of the model. The results of the present study agree with those of Madrigal (1967) and Rzedowski (2006), who mention that diurnal temperature range (11 to 16 °C) is a determining factor for the growth of *A. religiosa*. Therefore, it was corroborated that this variable has been a limiting factor for 6 000 years (10.6 to 17.2 °C) in the distribution of sacred fir in the Trans-Mexican Volcanic Belt. With respect to the annual mean temperature, the values between 4.6 and 15.7 °C are congruent with those reported by Rzedowski (2006), who mentions that they fluctuate between 7 and 15 °C. Otherwise, according to the climatic conditions estimated by the global circulation models, annual precipitation during the middle Holocene was 80 to 224 mm higher than today's and the annual mean temperature was 1 °C colder and not warmer as mentioned by Svensson et al. (2008) and Caballero et al. (2010).

Because the estimated areas and environmental conditions described in the literature and in this study showed similarities, it can be assumed that the potential distribution of *A. religiosa* has remained stable over time (according to the theory of ecological niche conservatism; Peterson, 2011b). Thus, the evidence found in this study seems to indicate that the distribution of the species in the Trans-Mexican Volcanic Belt has not changed in 6 000 years. This would prove (with the limitation that there are no palynological records) that the ecological niche of *A. religiosa* has been maintained during the evaluated periods. It should be noted that, added to the fact that the current and historical distribution did not change significantly, it was possible to determine that sites such as Nevado de Toluca and Mexico City had larger sacred fir areas during the past: +2 658.4 ha and +20 129.7 ha, respectively (Table 4; Figure 5A). Consequently, it can

es determinante en la distribución de la especie, lo que concuerda con lo obtenido en el presente estudio; sin embargo, los estudios dendrocronológicos realizados para la especie, dentro de la zona de estudio, indican que la precipitación de invierno-primavera es de alta relevancia para el crecimiento de *A. religiosa* (Cerano-Paredes et al., 2014; Huante, Rincón, & Swetnam, 1991). Lo anterior difiere con lo obtenido en este estudio, pues los modelos evaluados no consideraron a la precipitación de invierno-primavera como un factor clave en la distribución del oyamel. No obstante, dicha variable podría ser de mayor relevancia que la precipitación en los meses de verano, durante la etapa de crecimiento radial de la especie.

Por otro lado, las variables más importantes en la predicción de distribución histórica (modelo MIROC_ESM) fueron temperatura media anual (BIO1 con 65.9 %), precipitación anual acumulada (BIO12 con 18.6 %) la oscilación diurna en temperatura (BIO2 con 4.6 %); estas tres variables contribuyeron con el 89.1% en la variación del modelo). Para el modelo CNRMCM5, las variables de mayor importancia fueron la temperatura media anual (BIO1 con 62.4 %), la precipitación anual acumulada (BIO12 con 16.2 %) y la oscilación diurna en temperatura (BIO2 con 6.5%), las cuales contribuyeron con 85.1 % del modelo. Los resultados del presente estudio concuerdan con los de Madrigal (1967) y Rzedowski (2006), quienes mencionan que la oscilación diurna en la temperatura (11 a 16 °C) es determinante para el crecimiento de *A. religiosa*. Por lo tanto, se corroboró que esta variable ha sido un factor limitante desde hace 6 000 años (10.6 a 17.2 °C) en la distribución del oyamel en la Faja Volcánica Transmexicana. Con respecto a la temperatura media anual, los valores entre 4.6 y 15.7 °C son congruentes con lo reportado por Rzedowski (2006), quien menciona que fluctúan entre 7 y 15 °C. Por otra parte, según las condiciones climáticas estimadas por los modelos de circulación global, la precipitación anual durante el Holoceno medio fue de 80 a 224 mm mayor que la actual y la temperatura promedio anual fue 1 °C más fría y no más cálida como lo mencionan Svensson et al. (2008) y Caballero et al. (2010).

Debido a que las superficies estimadas y las condiciones ambientales descritas en la literatura y en este estudio

Table 4. Sites with the greatest historical potential distribution of *A. religiosa* forest in the Trans-Mexican Volcanic Belt. Cuadro 4. Sitios con mayor distribución potencial histórica de bosque de *Abies religiosa* en la Faja Volcánica Transmexicana.

| Site/ Sitio | Current potential distribution (ha)/ Distribución potencial actual (ha) | Past potential distribution (ha)/ Distribución potencial pasada (ha) | Change (%)/ Cambio (%) |
|----------------------------------|--|---|---------------------------|
| Nevado de Toluca | 6 847.8 | 9 506.2 | -28 |
| Mexico City/ Ciudad de México | 19 340.9 | 39 470.6 | -51 |

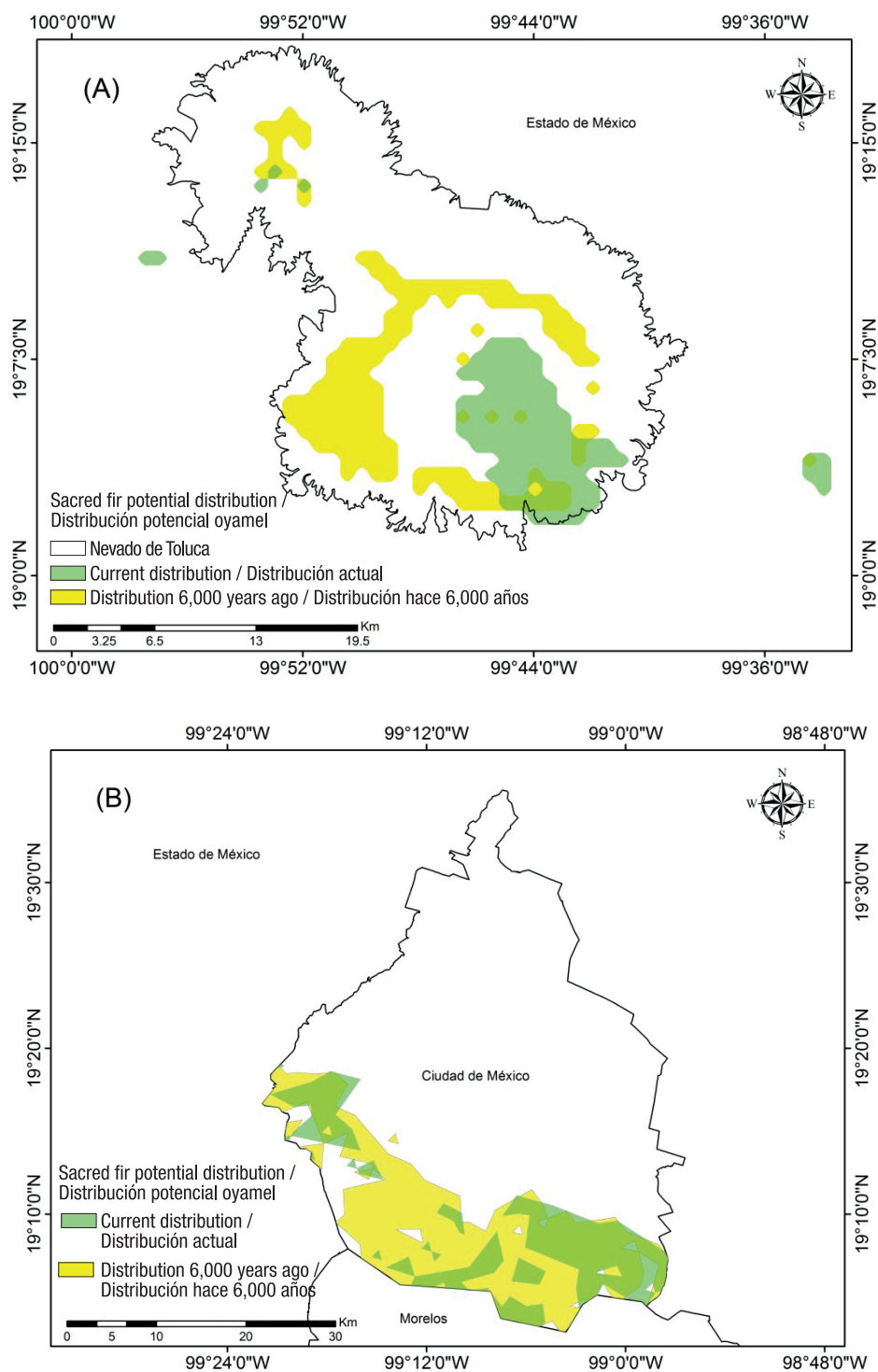


Figure 5. Potential distribution (current and historical) of the sacred fir (*Abies religiosa*) in Nevado de Toluca (A) and Mexico City (B).

Figura 5. Distribución potencial (actual e histórica) del oyamel (*Abies religiosa*) en el Nevado de Toluca (A) y la Ciudad de México (B).

be inferred that the climatic conditions of 6,000 years ago were colder and wetter in the temperate and cold mountainous areas of the Trans-Mexican Volcanic Belt, which caused the sacred fir distribution to remain there until the present (Madrigal, 1967; Martínez-Méndez et al., 2016; Ramírez-Barahona & Eguiarte, 2013; Rzedowski, 2006).

Conclusions

This study represents a first attempt at estimating the potential distribution of *Abies religiosa* 6 000 years ago in the Trans-Mexican Volcanic Belt. These results provide valuable information on the environmental variables (elevation, annual precipitation, summer precipitation, annual mean temperature, and diurnal temperature oscillation) that have limited the distribution of this species. Six thousand years ago, the climatic conditions corresponding to the distribution of the sacred fir within the Trans-Mexican Volcanic Belt were colder and wetter than today. Approximately 86.5 % of the distribution of *A. religiosa* is found within protected natural areas of the zone; however, this protection does not make it immune to natural and anthropogenic disturbances. Although the historical and current distribution of sacred fir in the Trans-Mexican Volcanic Belt was similar, sites such as Nevado de Toluca and Mexico City were found to have wider areas in the past.

Acknowledgments

The authors wish to thank the Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Forestales and the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) for supporting the first author with a postgraduate scholarship. Additionally, the anonymous reviewers are thanked for their comments and suggestions which helped improve the quality of this manuscript.

End of English version

References / Referencias

- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L., & Ortega, B. (2010). Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62(3), 359–377. Retrieved from <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=94319371005>
- Calderón de Rzedowski, G., & Rzedowski, J. (2001). *Flora fanerogámica del Valle de México* (2.ª ed.). Michoacán, México: Instituto de Ecología A. C. & Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Cerano-Paredes, J., Villanueva-Díaz, J., Cervantes-Martínez, R., Vázquez-Selem, L., Trucios-Caciano, R., & Guerra de la Cruz, V. (2014). Reconstrucción de precipitación

presentaron similitudes, se puede suponer que la distribución potencial de *A. religiosa* ha permanecido estable a través del tiempo (según la teoría del conservadurismo de nicho ecológico; Peterson, 2011b). Así, en el presente estudio, las evidencias encontradas por los modelos actual e histórico parecen indicar que la distribución de la especie en la Faja Volcánica Transmexicana no ha cambiado en 6 000 años. Esto probaría (con la limitante de que no se cuentan con registros palinológicos) que el nicho ecológico de *A. religiosa* se ha mantenido durante los periodos evaluados. Cabe resaltar que, aunado a que la distribución actual e histórica no cambió significativamente, se logró identificar que sitios como el Nevado de Toluca y la Ciudad de México presentaron superficies mayores del oyamel en el pasado: +2 658.4 ha y +20 129.7 ha, respectivamente (Cuadro 4; Figura 5). Por lo tanto, se puede inferir que las condiciones climáticas de hace 6 000 años fueron más frías y húmedas en las zonas montañosas templadas y frías de la Faja Volcánica Transmexicana, lo que provocó que la distribución del oyamel se mantuviera ahí hasta el presente (Madrigal, 1967; Martínez-Méndez et al., 2016; Ramírez-Barahona & Eguiarte, 2013; Rzedowski, 2006).

Conclusiones

El presente estudio representa una primera aproximación en la estimación de la distribución potencial de *Abies religiosa* hace 6 000 años en la Faja Volcánica Transmexicana. Estos resultados aportan información valiosa sobre las variables ambientales (altitud, precipitación anual, precipitación de verano, temperatura media anual y oscilación diurna en temperatura) que han limitado la distribución de esta especie. Hace 6 000 años, las condiciones climáticas correspondientes a la distribución del oyamel dentro de la Faja Volcánica Transmexicana fueron más frías y húmedas que las actuales. Aproximadamente, 86.5 % de la distribución de *A. religiosa* se encuentra dentro de áreas naturales protegidas de la zona; sin embargo, esta protección no la hace inmune a disturbios naturales y antropogénicos. Pese a que la distribución histórica y actual del oyamel en la Faja Volcánica Transmexicana fue similar, se detectó que sitios como el Nevado de Toluca y la Ciudad de México presentaron superficies más amplias en el pasado.

Agradecimientos

A la Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Forestales. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo de beca de posgrado al primer autor. A los revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias, los cuales ayudaron a mejorar la calidad del presente manuscrito.

Fin de la versión en español

- invierno-primavera para el Parque Nacional Pico de Tancítaro, Michoacán. *Boletín Investigaciones Geográficas*, 83, 42–55. doi: 10.14350/rig.35190
- Coitiño, H. I., Montenegro, F., Fallabrino, A., González, E. M., & Hernández, D. (2013). Distribución actual y potencial de *Cabassous tatouay* y *Tamandua tetradactyla* en el límite sur de su distribución: implicancias para su conservación en Uruguay. *Edentata*, 14(1), 23–34. doi: 10.5537/020.014.0104
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). (2017). Áreas Naturales Protegidas Federales de México. Archivo vectorial shapefile. Retrieved November 11, 2017 from http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/anpmay17gw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no
- Coupled Model Intercomparison Project Phase 5 (CMIP5). (2013). Retrieved January 15, 2017 from <http://www.worldclim.org/paleo-climate1>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x
- Environmental Systems Research Institute (ESRI). (2014). ArcGIS desktop, version 10.3. Redlands, California, Virginia, USA: Author.
- Farjon, A., & Filer, D. (2013). *An atlas of the world's conifers: An analysis of their distribution, biogeography, diversity, and conservation status*. Netherlands: Brill Academic Publishers.
- Ferrusquía-Villafranca, I. (1998). Geología de México: una sinopsis. In T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, & J. Fa. (Eds.), *Diversidad biológica de México* (pp. 3–108). México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- 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), 4302–4317. doi: 10.1002/joc.5086
- García, E. (1998). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. México: Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Garza-López, M., Ortega-Rodríguez, J. M., Zamudio-Sánchez, F. J., López-Toledo, J. F., Domínguez-Álvarez, F. A., & Sáenz-Romero, C. (2016). Calakmul como refugio de *Swietenia macrophylla* King ante el cambio climático. *Botanical Sciences*, 94(1), 43–50. doi: 10.17129/botsci.500
- Gutiérrez, E., & Trejo, I. (2014). Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(1), 179–188. doi: 10.7550/rmb.37737
- Huante, P., Rincón, E., & Swetnam, T. W. (1991). Dendrochronology of *Abies religiosa* in Michoacan, Mexico. *Tree-Ring Bulletin*, 51, 15–28. Retrieved from https://www.researchgate.net/publication/228116883_Dendrochronology_of_Abies_religiosa_in_Michoacan_Mexico
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía e Informática (INEGI). (2001). Conjunto de datos vectoriales fisiográficos. Continuo Nacional. Escala 1:1 000 000. Serie I. Subprovincias Fisiográficas de México. Archivo vectorial shapefile. Retrieved November 11, 2017 from <http://www.beta.inegi.org.mx/temas/mapas/fisiografia/>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía e Informática (INEGI). (2014). Conjunto de datos vectoriales edafológicos. Continuo Nacional. Escala 1:250 000. Serie II. Archivo vectorial shapefile. Retrieved November 11, 2017 from http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/eda250s2gw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía e Informática (INEGI). (2018). Continuo de Elevaciones Mexicano. Archivo ráster. Retrieved September 8, 2018 from <http://www.beta.inegi.org.mx/app/geo2/elevacionesmex/index.jsp>
- Lobo, J. M., Jiménez, V. A., & Real, R. (2008). AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2), 145–151. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x
- Lozano-García, M. S., & Vázquez-Selem, L. (2005). A high-elevation Holocene pollen record from Iztaccihuatl volcano, central Mexico. *The Holocene*, 15(3), 329–338. doi: 10.1191/0959683605hl814rp
- Madrigal, S. X. (1967). *Contribución al conocimiento de la ecología de los bosques de oyamel (Abies religiosa (HBK) Schl. & Cham.) en el Valle de México*. México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales.
- Manzanilla, Q. U., Delgado, V. P., Hernández, R. J., Molina, S. A., García, M. J. J., & Rocha, G. M. del C. (2019). Similaridad del nicho ecológico de *Pinus montezumae* y *P. pseudostrobus* (Pinaceae) en México: implicaciones para la selección de áreas productoras de semillas y de conservación. *Acta Botánica Mexicana*, 126, e1398. doi: 10.21829/abm126.2019.1398
- Martínez-Méndez, N., Aguirre-Planter, E., Eguiarte, E. L., & Jaramillo-Correa, J. P. (2016). Modelado de nicho ecológico de las especies del género *Abies* (Pinaceae) en México: algunas implicaciones taxonómicas y para la conservación. *Botanical Sciences*, 94(1), 5–24. doi: 10.17129/botsci.508
- Monterrubio-Rico, T. C., Charre-Medellín, J. F., Pacheco-Figueroa, C., Arriaga-Weiss, S., Valdez-Leal, J. D., Cancino-Murillo, R., ...Rubio-Rocha, A. (2016). Distribución potencial histórica y contemporánea de la familia Psittacidae en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 1103–1117. doi: 10.1016/j.rmb.2016.06.004
- Moreno-Letelier, A., Ortíz-Medrano, A., & Pinero, D. (2013). Niche divergence versus neutral processes: Combined environmental and genetic analyses identify contrasting patterns of differentiation in recently diverged pine species. *PLoS ONE*, 8(10), e78228. doi: 10.1371/journal.pone.0078228
- Morrone, J. J., & Escalante, T. (2016). *Introducción a la biogeografía* (1.ª ed.). México: Universidad Nacional Autónoma de México.

- Narayani, B. (2008). Tool for Partial ROC version 1.0. Lawrence, KS, USA: University of Kansas-CONABIO. Retrieved January 7, 2018 from <http://nicho.conabio.gob.mx/home/proposito-y-guia-del-usuario/validacion-del-modelo>
- Nieto de Pascual-Pola, M. C. (1995). Estudio sinecológico del bosque de oyamel de la cañada de Contreras, Distrito Federal. *Revista Ciencia Forestal en México*, 20, 3–34.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO). (2010). *Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010: Informe nacional, México*. Roma, Italia: Author. Retrieved from https://www.researchgate.net/publication/263274117_Evaluacion_De_Los_Recursos_Forestales_Mundiales_2010_Informe_Nacional_Mexico
- Osorio-Olvera, L., Vijay, B., Narayani, B., Soberón, J., & Falconi, M. (2017). Ntbox: From getting biodiversity data to evaluating species distributions models in a friendly GUI environment. R package version 0.2.5.4. Retrieved January 15, 2017 from <https://github.com/luismurao/ntbox>
- Peterson, A. T. (2011a). Paleoclimates: Understanding climate change past and present. *Quarterly Review of Biology*, 86(4), 342–343. doi: 10.1086/662496
- Peterson, A. T. (2011b). Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38(5), 817–827. doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x
- Peterson, A. T., & Nakazawa, Y. (2008). Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography*, 17(1), 135–144. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00347.x
- Peterson, A. T., Papes, M., & Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213(1), 63–72. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martinez-Meyer, E., Nakamura M., & Araujo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. USA: Princeton University Press.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schaphire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231–259. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Protectora de Bosques (PROBOSQUE). (2007). Manual de producción de planta forestal. Clima templado frío. Retrieved from http://www.earthgonomic.com/biblioteca/2007_SEDAGRO_Manual_de_Produccion_Forestal.pdf
- Ramírez-Barahona, S., & Eguiarte, F. L. E. (2013). The role of glacial cycles in promoting genetic diversity in the Neotropics. The case of cloud forests during the Last Glacial Maximum. *Ecology and Evolution*, 3(3), 725–738. doi: 10.1002/ece3.483
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México* (1.ª ed. digital). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).
- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G. E., Duval, P., & Lindig-Cisneros R. A. (2012). *Abies religiosa* habitat prediction in climatic change scenarios and implications for monarch butterfly conservation in Mexico. *Forest Ecology and Management*, 275, 98–106. doi: 10.1016/j.foreco.2012.03.004
- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G. E., Ortega-Rodríguez, J. M., Marín-Togo, M. C., & Madrigal-Sánchez, X. (2015). *Pinus leiophylla* suitable habitat for 1961-1990 and future climate. *Botanical Sciences*, 93(4), 709–718. doi: 10.17129/botsci.86
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). (2007). *Anuario estadístico de la producción forestal*. México: Autor. Retrieved from <https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/282952/2007.pdf>
- Soberón, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distribution areas. *Biodiversity Information*, 2, 1–10. doi: 10.17161/bi.v2i0.4
- Svensson, A., Andersen, K. K., Bigler, M., Clausen, H. B., Dahl-Jensen, D., Davies, S. M., ...Vinter, B. M. (2008). A 60 000 year Greenland stratigraphic ice core chronology. *Climate of the Past*, 4, 47–57. doi: 10.5194/cp-4-47-2008
- Xiang, Q. P., Wei, R., Shao, Z. Y., Wang, X. Q., & Zhang, X. C. (2015). Phylogenetic relationships, possible ancient hybridization and biogeography history of *Abies* (Pinaceae) based on data from nuclear, plastid and mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82(A), 1–14. doi: 10.1016/j.ympev.2014.10.008