

Distributional analysis of the stingless bee *Scaptotrigona mexicana* (Apidae: Meliponini) in Mexico: Baseline information for Veracruz

Análisis distribucional de la abeja sin aguijón *Scaptotrigona mexicana* (Apidae: Meliponini) en México: Información de referencia para Veracruz

Sánchez-Tolentino, Luis A.¹; Pérez-Sato, Juan A.¹; Trejo-Téllez, Libia I.²; Sánchez-Páez, Ricardo¹; Contreras-Oliva, Adriana¹; Hernández-Cázares, Aleida S.¹; Gómez-Merino, Fernando C.^{2*}

¹Colegio de Postgraduados Campus Córdoba. Carretera Córdoba-Veracruz km 348, Congregación Manuel León, Amatlán de los Reyes, Veracruz, México. C. P. 94946. ²Colegio de Postgraduados Campus Montecillo. Carretera México-Texcoco km 36.5, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. C. P. 56230.

*Autor para correspondencia: fernandg@colpos.mx

ABSTRACT

Objective: To obtain the specific geographic distribution based on the stingless bee *Scaptotrigona mexicana* in Mexico and the state of Veracruz.

Design/methodology/approach: 2202 coordinates of the Gbif database were filtered using a spocc database manager in the programming language R. Subsequently, 55 coordinates were obtained with which multiple models of maximum entropy were calibrated with nine predictive environmental variables of 19 initials in MaxEnt 3.3.3 in ENMeval. The best performing model (AUC>0.897 and AICc=0) was reclassified into 5 categories of climatic suitability with the k-means clustering technique.

Results: The specific geographic distribution pattern was obtained based on the climatic suitability of *S. mexicana* in Mexico and Veracruz, which was classified into five categories: very low or zero, low, medium, high and very high. Here we show two large zones of climatic suitability in Mexico for *S. mexicana*, which could be divided by the geographical barrier of the Isthmus of Tehuantepec, the first zone is located in the Sierra Norte de Puebla and Veracruz influenced by the Transversal Mountain System and the Sierra Madre Oriental and the second in the south of the country in the South Pacific Coast, Chiapas and Guatemala. The variables that determine this pattern is the seasonality of temperature and precipitation in the wettest and driest quarter. In Veracruz, 52 municipalities were divided into two large groups with potential for the exploitation and conservation of *S. mexicana*, the first in the North zone and the second in the Central Zone of the state.

Limitations of the study/implications: The incorporation of environmental variables of greater spatial and temporal resolution is necessary, in order to extend the accuracy of the pollination pattern of *S. mexicana* at local scales.

Findings/conclusions: The incorporation of environmental variables of greater spatial and temporal resolution is necessary to extend the accuracy of the pollination pattern of *S. mexicana* at local scales.

Keywords: Meliponini, *Scaptotrigona mexicana*, distribution pattern, Species Distribution Models (SDMs), MaxEnt, climate suitability, Veracruz.

Agroproductividad: Vol. 12, Núm. 8, agosto. 2019. pp: 67-72.

Recibido: enero, 2019. **Aceptado:** junio, 2019.

RESUMEN

Objetivo: Obtener la distribución geográfica específica con base en la abeja sin aguijón *Scaptotrigona mexicana* en México y el estado de Veracruz.

Diseño/metodología/aproximación: Se filtraron 2202 coordenadas de la base de datos Gbif utilizando un gestor de base de datos spocc en el lenguaje de programación R. Posteriormente se obtuvieron 55 coordenadas con las que se calibraron múltiples modelos de máxima entropía con nueve variables ambientales predictivas de 19 iniciales en MaxEnt 3.3.3 en ENMeval. El modelo con mejor rendimiento ($AUC > 0.897$ y $AICc = 0$) se reclasificó en cinco categorías de idoneidad climática con la técnica de clustering k-means.

Resultados: Se obtuvo el patrón de distribución geográfico específico basado en la idoneidad climática de *S. mexicana* en México y Veracruz, el cual se clasificó en 5 categorías: muy baja o nula, baja, media, alta y muy alta. Aquí mostramos dos grandes zonas de idoneidad climática en México para *S. mexicana*, las cuales podrían estar divididas por la barrera geográfica del Istmo de Tehuantepec, la primera zona se localiza en la Sierra Norte de Puebla y Veracruz influenciada por el Sistema Montañoso Transversal y la Sierra Madre Oriental y la segunda al sur de país en la Costa del Pacífico Sur, Chiapas y Guatemala. En Veracruz se encontraron 50 municipios divididos en dos grandes grupos con potencial para el aprovechamiento y conservación de *S. mexicana*, el primero en la zona Norte y el segundo en la Zona Centro del estado.

Limitaciones del estudio/implicaciones: Es necesario la incorporación de variables ambientales de mayor resolución espacial y temporal, para ampliar la precisión del patrón de polinización de *S. mexicana* a escalas locales.

Hallazgos/conclusiones: Existen dos grandes zonas de distribución de *S. mexicana* en el país, localizadas en zona norte y la zona sur delimitados claramente por el Istmo de Tehuantepec. En Veracruz hay un total de 50 municipios distribuidos en la zona norte y centro que se benefician de forma potencial por el patrón de distribución *S. mexicana*, con medio, alto y muy alto para el aprovechamiento de la misma.

Palabras clave: Meliponini, *Scaptotrigona mexicana*, patrón de distribución, Modelos de Distribución de Especies (SDM's), MaxEnt, idoneidad climática, Veracruz.

les (Winfrey et al., 2009; Garibaldi et al., 2014). El rubro agrícola y apícola ya han evaluado dichas pérdidas en millones de dólares, puesto que las afectaciones son principalmente por la disminución de la polinización en cultivos y de baja productividad de miel (Isaacs et al., 2017). Sin embargo, a pesar de estos problemas, el conocimiento de la distribución específica de abejas nativas de todo el mundo aún es limitado. En el neotrópico, la diversidad y distribución de abejas nativas de la tribu Meliponini (abejas sin aguijón o meliponas) es muy importante, ya que debido a su comportamiento poliléctico y de anidación perenne o constante, son claves en el mantenimiento de los ensamblajes de vegetación y cultivos productivos (Slaa et al., 2006). En México y Sudamérica el aprovechamiento de la miel y cerumen de estas especies es conocido como meliponicultura, y fue consolidada desde tiempos procolombinos por culturas importantes como los Mayas (Ayala et al., 2013; Hrnir et al., 2016). De las 46 especies de abejas sin aguijón registradas para México resalta *Scaptotrigona mexicana*, la cual ha sido ampliamente valorada, puesto que su miel tiene una gran demanda en los mercados de alimentos orgánicos debido principalmente a sus propiedades medicinales. Por otro lado, el manejo y producción de las colonias es relativamente fácil (Ayala, 1999; Gutiérrez et al., 2002). Sumado a lo anterior, se sabe que esta especie también es importante en la polinización de cultivos tropicales como café, vainilla, cacao y mango (Ayala et al., 2013). Sin embargo, a pesar de la clara relevancia cultural y económica de *S. mexicana* en la meliponicultura y la agricultura mexicanas, hasta ahora no se habían generado mapas que demuestren el patrón

INTRODUCCIÓN

Conocer la idoneidad climática del patrón de la distribución geográfico específico de las especies útiles para la alimentación humana es fundamental, puesto que permite la integración adecuada de enfoques como la conservación, la agricultura y el aprovechamiento sustentable de las mismas. Actualmente debido a la variación climática, al cambio de uso de suelo y el uso inadecuado de pesticidas, especies de importancia productiva como las abejas nativas experimentan declives en su abundancia y diversidad a escalas regionales y globa-

específico de la distribución geográfica basada en la idoneidad climática de *S. mexicana*. Actualmente el número de colonias manejadas de *S. mexicana* y otras abejas sin aguijón han disminuido constantemente desde el siglo XVI en México, debido principalmente al consumo de azúcar refinada de caña y miel de *Apis mellifera* (Gutiérrez et al., 2002). Por lo tanto, es apremiante y urgente dar a conocer el patrón geográfico específico basado en la idoneidad climática de *S. mexicana* a escalas nacionales y estatales. Este enfoque permite la aproximación de decisiones óptimas encaminadas al aprovechamiento sustentable y conservación de este valioso recurso natural y cultural. El presente estudio utilizó un enfoque de Modelos de Distribución de Especies SDM's (SDM's, por sus siglas en inglés) para mapear el patrón de distribución geográfico específico basado en idoneidad e idoneidad climática de *Scaptotrigona mexicana*, para consecuentemente determinar en Veracruz los municipios que tienen un potencial medio, alto y muy alto para el aprovechamiento de la misma. Particularmente utilizamos el algoritmo MaxEnt de máxima entropía, el cual ha mostrado ser altamente eficiente en la generación de mapas de idoneidad en especies de abejas (Serra et al., 2012; Polce et al., 2013; Makori et al., 2017; Yurrita et al., 2017).

MATERIALES Y MÉTODOS

El algoritmo predictivo de la familia machine learning o de auto aprendizaje MaxEnt para el cálculo de SDM's, ha sido eficiente en la proyección de mapas de idoneidad climática de las especies. La entrada del modelo consisten básicamente en capas geográficas de información ambiental y la presencia de las especies (coordenadas), para desarrollar mapas probabilísticos en donde cada cuadrícula en el espacio geográfico representa un valor de idoneidad ambiental (Phillips et al., 2004). A continuación utilizamos un enfoque de SDM's para evaluar y mapear el patrón geográfico específico basados en la idoneidad climática de *Scaptotrigona mexicana* en México y el estado de Veracruz. La extracción de coordenadas y delimitación del extend geográfico en el que se calibró y evaluó nuestro modelo, se basó en las eco-regiones definidas en los estudios realizados para las especies la tribu Meliponini en el neotrópico por Ayala (1999) y Yáñez-Ordóñez et al. (2008).

Coordenadas de *Scaptotrigona mexicana*

Las coordenadas para la calibración del SDM's de *S. mexicana* fueron obtenidas cuidadosamente con ayuda del paquete spocc en el lenguaje R, específicamente haciendo uso de las funciones spocc (gbif) y "spocc_du-

plicate". Primero se depuraron un total de 2012 registros de *S. mexicana* en la base de datos GBIF y posteriormente se filtraron en una gradilla de 10 km en Qgis 3.4 Madeira. Finalmente se obtuvieron 56 coordenadas filtradas sin duplicación y geográficamente no relacionadas. Este paso es particularmente importante ya que de lo contrario se puede sesgar o también sobre estimar el modelo. Utilizamos spocc debido a que funciona como un gestor óptimo para acceder a bases de datos masivos de especies, incluidas GBIF, USGS BISON, iNaturalist, Berkeley Ecoinformatics Engine, eBird, iDigBio, VertNet, OBIS y ALA, por lo que ha sido muy útil en el desarrollo de SDMs (Chamberlain et al., 2018).

Variables ambientales predictivas

La primera aproximación del SDM's de *S. mexicana* se basó en 500 iteraciones con 19 variables climáticas ampliamente utilizadas para generar modelos de distribución de especies (tendencias anuales y estacionales de precipitación y temperatura). Éstas fueron obtenidas de la base de datos WorldClim (Hijmans et al., 2005) a 2.5 arcos de minuto (4.62 km) de resolución espacial. Posteriormente se cortaron con un archivo shape de países del neotrópico (México, Belice, Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica y Panamá) en donde puede existir *S. mexicana* (extend geográfico), ya que el extend geográfico es importante en la generación de SDMs precisos con MaxEnt. Las iteraciones en un primer modelo permitieron eliminar variables que no contribuyen a la idoneidad, para posteriormente realizar una segunda aproximación más precisa con aquellas que presentaron un mayor porcentaje de permutación.

Calibración y evaluación de la precisión del SDM's

Con ayuda de las librerías dismo 1.1.4 y ENMeval en un entorno de trabajo de R, se ejecutó automáticamente el algoritmo de MaxEnt 3.3.3 con múltiples configuración de multiplicadores de regularización: lineal, cuadrático, producto y hinge (Phillips et al., 2004). Estos parámetros ayudaron a identificar la configuración que equilibra la bondad de ajuste con la complejidad de cada mapa de salida. Se realizó un set de 20 modelos con 500 iteraciones con la función ENMevaluate de ENMeval entrenados con 56 coordenadas con 4 métodos de particionamiento (Jackknife, block, checkerboard1 y checkerboard2) y las nueve variables ambientales filtradas en el paso anterior. Para la generación de estadísticos que resumieron el rendimiento del modelo, utilizamos 10,000 puntos de background o datos aleatorios de fondo. Los modelos se evaluaron con la técnica de detección de señales ROC

(Receiver Operating Characteristic, por sus siglas en inglés), interpretado con el valor del área bajo la curva AUC (Area Under the Curve, por sus siglas en inglés). La selección del mejor modelo se basó en un valor de $AUC > 0.87$ (Yurrita *et al.*, 2017), delta $AICc = 0$ y menos parámetros de regularización (Muscarella *et al.*, 2014), el cual se reclasificó en cinco categorías con la técnica de clustering k-means con Mclus. Por último se realizó un corte con extend geográfico del estado de Veracruz.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Distribución geográfica específica basada en la idoneidad climática de *Scaptotrigona mexicana*

Se obtuvo el patrón de distribución geográfico específico de la idoneidad climática de *S. mexicana* en México y el estado de Veracruz. El mejor modelo fue un mapa georeferenciado en WGS84 y formato geotiff (disponible) el cual alcanzó un valor $AUC > 0.897$, un $AICc$ (Akaike Information Criteria) de 1212 y un $\Delta AICc = 0$. Estos resultados en general concuerdan con los trazos panbiográficos realizados por Ordoñez *et al.* (2008) para la tribu Meliponini. Sin embargo, no se había generado un modelo de distribución geográfica que mostrara mayor o menor intensidad del patrón de *S. mexicana*. Por consiguiente, la técnica de clustering k-means fue muy útil en la representación de la idoneidad en cinco categorías simples: muy baja o nula, baja, media, alta y muy alta (Figura 1).

Existen homologías biogeográficas que presentan distintos organismos con capacidades de dispersión diferentes (aves, mamíferos, reptiles e insectos) debido a que se han visto sometidos a los mismos procesos selectivos a través del tiempo. El

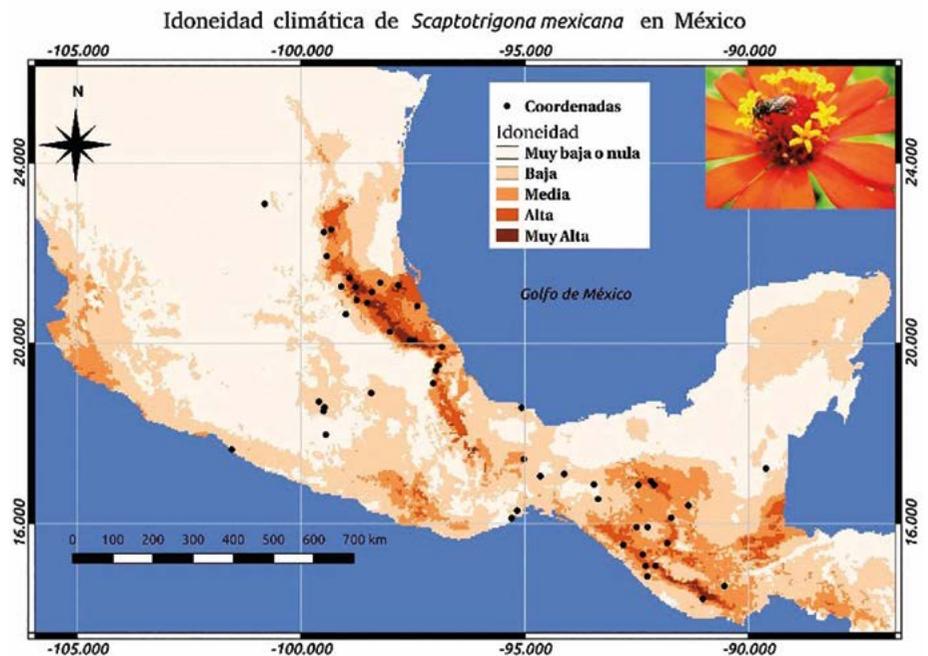


Figura 1. Distribución geográfica específica basada en la idoneidad climática de *Scaptotrigona mexicana* en México y Centroamérica.

patrón de *S. mexicana* se conforma de elementos con afinidades sudamericanas antiguas (pre-Eoceno) de América del Norte, como por elementos sudamericanos modernos (post-Plioceno) que se extienden por las tierras tropicales de México (Yañez-Ordóñez *et al.*, 2008). Las variables que mejor rescatan este patrón con base en la idoneidad es la estacionalidad de la temperatura con un mayor porcentaje de permutación y la precipitación del mes más húmedo con un mayor porcentaje de contribución (Figura 2).

Estos resultados coinciden con los porcentajes para la estacionalidad de la temperatura en los SDMs generados por Yurrita *et al.* (2017) para *Melipona yucatanica*. Sin embargo no se han realizado pruebas de identidad climática de *S. mexicana* y *M. yucatanica* que podrían corresponder a poblaciones genéticamente diferenciadas, puesto que estas dos especies de abejas sin aguijón son de amplia importancia para la meliponicultura en México.

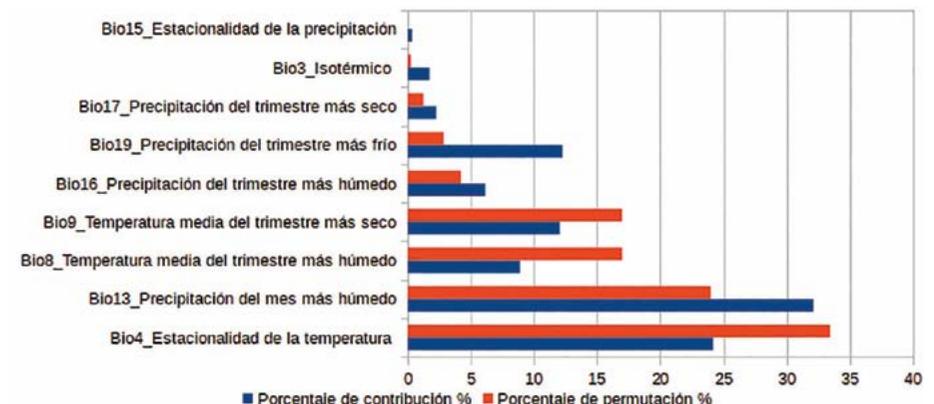


Figura 2. Variables climáticas que mejor reconstruyen el patrón de distribución de *Scaptotrigona mexicana* en México.

Idoneidad climática para el aprovechamiento de *Scaptotrigona mexicana* en el estado de Veracruz

La idoneidad clasificada en cinco categorías simples permitió identificar dos grupos de municipios con potencial medio, alto y muy alto para el aprovechamiento o la implementación conservación de *S. mexicana* en el estado de Veracruz (Figura 3).

El primer grupo se localiza en la zona norte (Recuadro 1 en Figura 3) y el segundo en la zona centro (Recuadro 2 en Figura 3). En zona 1 norte se encontraron 25 municipios con idoneidad media, alta y muy alta, mientras que en la zona 2 centro 25 con idoneidad media y alta con excepción de Atzacan, Altotonga y Acatlán los cuales presentan alta y muy alta idoneidad (Cuadro 1).

Aunque algunos municipios del norte de Veracruz ya desempeñan el aprovechamiento de *S. mexicana*, en algunos otros el potencial productivo se está perdiendo. Particularmente importantes son los municipios de Amatlán de los Reyes y Fortín pues aquí se han realizado estudios de la composición de polen para conocer los roles cruciales que desempeña esta especie de abeja sin aguijón en términos de seguridad alimentaria y agricultura (Contreras-Oliva et al., 2018).

CONCLUSIONES

Aquí mostramos dos grandes zonas de idoneidad climática en México para la presencia de poblaciones *S. mexicana*, las cuales están divididas claramente por la barrera geográfica del Istmo de Tehuantepec. La primera zona se localiza en la Sierra Norte de Puebla y Veracruz influenciada por el Sistema Montañoso Transversal y la Sierra Madre Oriental y la segunda al sur de país en la Costa del Pacífico Sur, Chiapas y Guatemala. Se identificaron 50 municipios del estado de Veracruz con potencial medio alto y muy alto para el aprovechamiento y también conservación de *S. mexicana*.

LITERATURA CITADA

Ayala, R. (1999). Revisión de las abejas sin aguijón de México (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Folia Entomológica Mexicana* 106: 1-123.

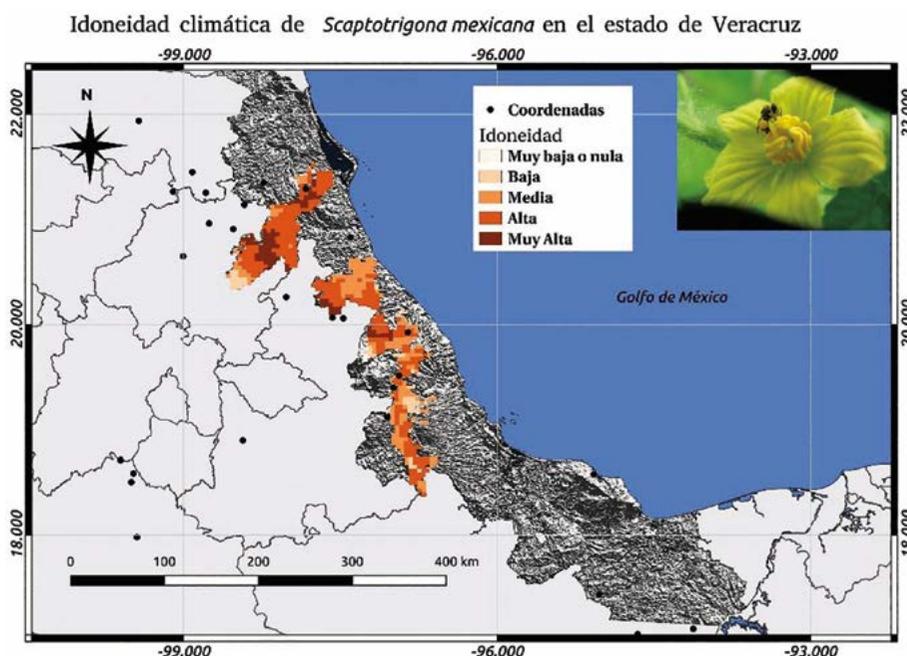


Figura 3. Idoneidad climática de *Scaptotrigona mexicana* dentro de los límites territoriales del estado de Veracruz, México.

- Ayala, R., González, V. H., & Engel, M. S. (2013). Mexican stingless bees (Hymenoptera: Apidae): Diversity, distribution, and indigenous knowledge. In Vit, P., Pedro, S. R. M., Roubik, D. (Eds.). *Pot-Honey: A legacy of stingless bees* (pp. 135-152). New York: Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4960-7_9
- Chamberlain, S., Karthik, R., & Ted, H. (2018). Spocc: Interface to Species Occurrence Data Sources (version 0.9.0). <https://CRAN.R-project.org/package=spocc>
- Contreras-Oliva, A., Pérez-Sato, J. A., Gómez-Merino, F. C., López-Garay, L. A., Villanueva, G., Crosby-Galván, M. M., & Trejo-Téllez, L. I. (2018). Characterization of *Scaptotrigona mexicana* pot-pollen from Veracruz, Mexico. In Vit, P., Pedro, S. R. M., Roubick, D. W. (Eds.). *Pot-Pollen in Stingless Bee Melittology* (pp. 325-337). Cham: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61839-5_23
- Garibaldi, L. A., Carvalheiro, L. C., Leonhardt S. D., Aizen, M. A., Blaauw B. R., Isaacs R., & Kuhlmann, M. (2014). Enhancing crop yield through wild pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12(8): 439-447. <https://doi.org/10.1890/130330>
- Gutiérrez, A., Obregón, F. H., & Jones, W. R. (2002). Optimum brood size for artificial propagation of the stingless bee, *Scaptotrigona mexicana*. *Journal of Apicultural Research* 41(1): 62-63. <https://doi.org/10.1080/00218839.2002.11101070>
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25(15): 1965-1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hrcncir, M., Jarau, S., Barth, F. G. (2016). Stingless bees (Meliponini). senses and behavior. *Journal of Comparative Physiology* 202(9-10): 597-601 <https://doi.org/10.1007/s00359-016-1117-9>
- Isaacs, R., James E., Pitts-Singer, T. L., Bommarco, R., & Vaughan M. (2017). Integrated crop pollination: Combining strategies to ensure stable and sustainable yields of pollination-dependent

Cuadro 1. Municipios de Veracruz con idoneidad climática para el aprovechamiento potencial de *S. mexicana*.

MUNICIPIOS ZONA 1 NORTE	IDONEIDAD CLIMÁTICA	MUNICIPIOS ZONA 2 CENTRO	IDONEIDAD CLIMÁTICA
Naranjos Amatlán	Alta y Muy alta	Acatlán	Alta y Muy alta
Benito Juárez	Alta y Muy alta	Altotonga	Alta y Muy alta
Cerro Azul	Alta y Muy alta	Amatlán de los Reyes	Media y alta
Citlaltépetl	Alta y Muy alta	Atzacan	Alta y Muy alta
Coahuatlán	Alta y Muy alta	Tlaltetela	Media y alta
Coatzacoatlán	Media y alta	Coacoatzacoatlán	Media y alta
Coxquihui	Alta y Muy alta	Coatepec	Media y alta
Coyutla	Media y alta	Córdoba	Media y alta
Chicontepec	Alta y Muy alta	Cosautlán de Carvajal	Media y alta
Chinampa de Gorostiza	Alta y Muy alta	Cuichapa	Media y alta
Chumatlán	Alta y Muy alta	Chiconquiaco	Media y alta
Espinal	Alta y Muy alta	Fortín	Media y alta
Huayacocotla	Alta y Muy alta	Huatusco	Media y alta
Ilamatlán	Alta y Muy alta	Ixhuatlán del Café	Media y alta
Ixhuatlán de Madero	Alta y Muy alta	Xalapa	Media y alta
Mecatlán	Alta y Muy alta	Jilotepec	Media y alta
Papantla	Media y alta	Landero y Coss	Media y alta
Tancoco	Alta y Muy alta	Miahuatlán	Media y alta
Tantima	Alta y Muy alta	Misantla	Media y alta
Tepetzintla	Alta y Muy alta	Naolinco	Media y alta
Texcatepec	Alta y Muy alta	Omealca	Media y alta
Tlachichilco	Alta y Muy alta	Sochiapa	Media y alta
Zacualpan	Alta y Muy alta	Tenampa	Media y alta
Zontecomatlán de López y Fuentes	Alta y Muy alta	Tenochtitlán	Media y alta
Zozocolco de Hidalgo	Alta y Muy alta	Teocelo	Media y alta

crops. Basic and Applied Ecology 22: 44–60. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.07.003>

Makori, D. M., Fombong A. T., Abdel-Rahman, E. M., Nkoba, K., Ongus, J., Irungu, J., Mosomtai, G., Makau, S., Mutanga, O., Odindi, J., Raina, S., & landmann, T. (2017). Predicting spatial distribution of key honeybee pests in Kenya using remotely sensed and bioclimatic variables: key honeybee pests distribution models. *International Journal of Geo-Information* 6(3). 66. <https://doi.org/10.3390/ijgi6030066>

Muscarella, R., Galante, P. J., Guardia, M. S., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., & Anderson, R. P. (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution* 5(11): 1198–1205. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>

Ordoñez Y., O., Trujano O., M., & Llorente B., J. (2008). Patrones de distribución de las especies de la tribu Meliponini (Hymenoptera: Apoidea: Apidae) en México. *Interciencia* 33: 41-45.

Phillips, J. S., Dudik, M., & Schapire, R. E. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings of the*

Twenty-First International Conference on Machine Learning 4: 655-662. <https://doi.org/10.1145/1015330.1015412>

Polce, C., Termansen, M., Gutiérrez, A. J., Boatman, D. N., Budge, G. E., Crowe, A., & Garratt, M. P. (2013). Species distribution models for crop pollination: A modelling framework applied to Great Britain. *PLOS One*. 8(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076308>

Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, P. D., LeBuhn, G., & Aizen, A. (2009). A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology* 90(8): 2068–2076. <https://doi.org/10.1890/08-1245.1>

Yáñez-Ordóñez, O., Trujano-Ortega, M., & Llorente-Bousquets, J. (2008). Patrones de distribución de las especies de la tribu Meliponini (Hymenoptera: Apoidea: Apidae) en México. *Interciencia* 33: 41–45.

Yurrita, C. L., Ortega Huerta, & Ayala, R. (2017). Distributional analysis of melipona stingless bees (Apidae: Meliponini) in Central America and Mexico: Setting baseline information for their conservation. *Apidologie* 48(2): 247–258. <https://doi.org/10.1007/s13592-016-0469-z>