

Revisión de las técnicas para el modelado de la distribución de las especies

Review of techniques for modeling species distribution

Becerra-López Jorge Luis^{1*}, Ulises Romero-Méndez², Aurelio Ramírez-Bautista¹ y Jesús Salvador Becerra-López³

¹Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carretera Pachuca-Tulancingo, Km. 4.5, Ciudad del Conocimiento, Colonia Carboneras, 42184 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. Teléfono (01 771) 71 72 000 y Fax: (52) (771) 71 72 112. ²Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez del Estado de Durango. Av. Universidad s/n, Fraccionamiento Filadelfia, 35010 Gómez Palacio, Durango, México. Tel. y Fax: 01 (871) 715 2077. ³Facultad de Agricultura y Zootecnia, Universidad Juárez del Estado de Durango, Carretera Gómez Palacio - Tlahhualilo k.m. 35. Apartado Postal 1-142. C.P. 35000. Teléfono: (871) 711-8918 y (871) 711-8875 y Fax: (871) 711-8876.

✉ Autor para correspondencia: biologo.jlbl@gmail.com

Recibido: 04/01/2016

Aceptado: 12/06/2016

RESUMEN

En los últimos años se ha generalizado una nueva herramienta que permite analizar objetivamente los patrones espaciales de presencia de organismos: los modelos de distribución de especies. Estos modelos se basan en procedimientos estadísticos y cartográficos que a partir de datos reales de presencia permiten inferir zonas potencialmente idóneas en función de sus características ambientales. Los datos de colecciones de historia natural pueden ser utilizados para este fin adquiriendo así una nueva utilidad. En este trabajo se hace una revisión sobre la variedad de métodos utilizables, sus potencialidades e inconvenientes y los factores limitantes que influyen en la interpretación de los modelos de distribución.

Palabras clave: patrones espaciales, modelos de distribución de especies.

ABSTRACT

In the last years a new tool has become widely used in ecological studies: species distribution models. These models analyze the spatial patterns of presence of organisms objectively, by means of statistical and cartographic procedures based on real data. They infer the presence of

potentially suitable areas according to their environmental characteristics. Data stored in natural history collections can be used for this purpose, which gives new opportunities to use to these types of data. In this paper we review the variety of methods used, their potential and weaknesses, and the limiting factors that influence the interpretation of species distribution models.

Keywords: spatial patterns, species distribution models.

INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas se ha despertado un enorme interés en el análisis de la relación entre las especies y su hábitat, y gracias al reciente desarrollo de los sistemas de información geográfica (SIG) y las técnicas estadísticas aplicadas se ha permitido la expansión de nuevas herramientas para la investigación en biología, lo que ha hecho posible que los estudios de selección de hábitat puedan extenderse a la realización de modelos que predicen la distribución de especies (Soberón & Nakamura, 2009).

Los modelos de distribución de especies están en pleno desarrollo y expansión con nuevos métodos y estrategias para su tratamiento e interpretación (Wilson *et al.*, 2005, Elith *et al.*, 2006, Ferrier & Guisan, 2006). Asimismo, son una de las áreas de investigación con mayor desarrollo en el campo de la biogeografía de la conservación (Richardson & Whittaker, 2010). Entendiendo este campo de estudios como la aplicación del conjunto de principios, teorías y análisis de la biogeografía a problemas concernientes a la conservación de la biodiversidad (Whittaker *et al.*, 2005). Por ejemplo, existe una gran cantidad de trabajos a diferentes escalas espaciales y temporales acerca de la distribución de las especies en ciertos grupos biológicos, donde se documentan los patrones, las formas, los tamaños y el solapamiento de dicha área (Maciel – Mata

et al., 2015); sólo por citar algunos ejemplos: Hall (1981) para mamíferos de Norteamérica, Smith & Taylor (1950) para los reptiles de México, Pennington & Sarukhán (2005) sobre los árboles tropicales de México y Orme *et al.* (2006) para las aves del mundo.

La capacidad predictiva de los modelos de distribución de especies tanto para proyectar el espacio geográfico-ecológico en el pasado y en el futuro, ha generado nuevas técnicas y herramientas, proporcionando dinamismo a la disciplina biogeográfica (Guisan & Thuiller, 2005). Como consecuencia, se han acumulado abundantes artículos con contribuciones metodológicas y teóricas significativas para la modelización de la distribución de especies.

En este trabajo sintetizamos la información más relevante sobre los modelos de distribución de especies, para ello se ha partido de las principales revisiones publicadas hasta la fecha, si se desea profundizar en la parte más técnica se puede consultar las principales revisiones publicadas hasta el momento (Guisan & Zimmermann, 2000; Elith, 2002; Rushton, *et al.*, 2004; Guisan & Thuiller, 2005; Soberon & Peterson, 2005; Araújo & Guisan, 2006; Peterson, 2006; Hirzel & Lay, 2008; Jiménez-Valverde, *et al.*, 2008; Elith & Leathwick, 2009; Mateo *et al.*, 2011; Zimmermann *et al.*, 2010).

El nicho ecológico y la distribución de especies

Las primeras ideas acerca de los parámetros que determinan la distribución de las especies fueron desarrolladas por Grinnell (1917) en dos publicaciones donde considera que los animales ocupan áreas definidas con rangos de variables acorde a las características corporales. Analizó el ambiente donde se desarrolla el “cuitlacoche californiano” o *California Thrasher* (*Toxostoma redivivum*) y argumentó que el nicho ocupado se basa en el comportamiento de este y la dependencia a tipos específicos de vegetación.

Para Elton (1927), en su libro “Animal ecology” la base de su teoría ecológica es que la ecología se debe de encargar de estudiar qué es lo que están haciendo los animales en su medio ambiente, su visión del nicho se orienta hacia como un organismo afecta al medio, ya sea consumiendo recursos o sirviendo como recurso para niveles tróficos mayores. De esta manera, para Elton el nicho es el lugar que ocupa un individuo en el medio biótico; considerando su relación con el alimento, competidores y depredadores.

Posteriormente Hutchinson (1957) describió el espacio donde se distribuye una especie al cual llamó nicho fundamental (NF) y lo formuló matemáticamente como el hipervolumen multidimensional que considera n variables (físicas y biológicas). Dedujo que los componentes del hipervolumen definen las propiedades ecológicas que permiten a las especie existir “indefinidamente”. En este sentido, la consideración de la “existencia indefinida” de la especie se tornaba ambigua.

Como una propuesta novedosa y basada en diversas concepciones del nicho ecológico, Soberón & Nakamura (2009)

definen dos tipos de nicho: Eltoniano y Grinnelliano. El primero refiere al espacio con interacciones ecológicas y consumo de recursos, mientras que el segundo está determinado por variables que no interactúan con otras y cambian poco (scenopoéticas). Estos autores proyectaron el nicho Grinnelliano en dos perspectivas, ambiental (A) y geográfica (B), y se apoyaron en la definición de Hutchinson sobre el NF (Figura 1). Aquí se encuentra un subconjunto de combinaciones ambientales que Jackson & Overpeck (2000) denominaron nicho potencial (NP), el cual es la intersección de las variables ambientales y el nicho fundamental ($A \cap NF$). Como parte del NP, el nicho realizado (NR) representa los sitios que las especies ocupan actualmente.

La distribución de especies se representa mediante el diagrama conocido como “BAM” (biotic, abiotic and movements; Figura 2). Este contempla las interacciones bióticas (B), ambientales o abióticas (A) y el movimiento (M) de una especie durante un intervalo de tiempo en el espacio geográfico (G). La región donde las condiciones biológicas son favorables es representada como la intersección de B y M e indica el área donde las especies tienen acceso de acuerdo con las capacidades de movilización y la estructura de las barreras del medio. La zona denotada como G_0 muestra el área de distribución actual para las especies y los puntos en esta representan los lugares donde se les ha encontrado. Finalmente, la distribución potencial (GI) es el área que puede ser ocupada si ocurren cambios en la dispersión poblacional (Soberón & Peterson, 2005; Soberón & Nakamura, 2009; Peterson *et al.*, 2011).

Bajo estos supuestos, la distribución potencial puede considerarse como el espacio geográfico con posibilidad de ser

ocupado por las especies cuando las condiciones ambientales y biológicas son idóneas y si ocurren cambios en la dispersión, la cual limita la distribución actual.

Modelado de nicho ecológico

En la bibliografía científica el modelado de nicho ecológico ha recibido denominaciones diferentes en función de su interpretación; por ejemplo, modelos de nicho (niche models), modelos de idoneidad (suitability models) o modelos predictivos del hábitat (predictive habitat distribution models). De acuerdo a Soberón y Nakamura (2009), todos estos son sinónimos de acuerdo a la utilidad, ya sea que predigan el hábitat de las especies o posibles áreas de distribución, tienen como propósito ubicar lugares adecuados para la supervivencia de las poblaciones por la identificación de los requerimientos ambientales. Al respecto, Mateo *et al.* (2011) menciona que últimamente se están unificando criterios y el término más frecuentemente utilizado es “modelos de distribución de especies” (species distribution models) que se reflejan cartográficamente en un mapa de idoneidad de hábitat o de hábitat potencial (habitat suitability maps).

Para llevar a cabo el modelo de distribución de una especie, es necesario el uso de registros geográficos, variable dependiente, obtenidos a partir de su distribución conocida. Esta variable dependiente puede ser dicotómica (presencia/ausencia), aunque algunos programas pueden trabajar solo con datos de presencia. De esta manera, se espera que con el uso de alguna variable independiente, las que pueden ser cuantitativas (por ejemplo, temperatura o elevación) o nominales (por ejemplo, litología o uso de suelo), más la variable dependiente se genere un valor

numérico para cada punto del terreno, dicho valor refleja directa o indirectamente la idoneidad de hábitat para la presencia de la especie en función de los valores locales de las variables independientes (Guisan & Zimmermann, 2000; Elith & Leathwick, 2009). De acuerdo a lo anterior, Kearney & Porter (2009) y Wiens *et al.* (2010) comentan que la idoneidad de hábitat no es más que la relación matemática o estadística entre la distribución real conocida y un conjunto de variables independientes que se usan como indicadores, estos indicadores pueden ser utilizados de manera individual o en combinación.

Variables dependientes

Las principales fuentes para obtener localidades de presencia de las especies son colecciones científicas de especímenes biológicos y redes de información sobre biodiversidad (Soberón & Nakamura, 2009; Soberón, 2012). Estos datos suelen presentar algunos inconvenientes: (1) solo registran datos de presencia y no de ausencia; (2) Un porcentaje variable pero significativo presenta errores de georreferenciación e identificación taxonómica (Margules & Pressey, 2000; Soberón & Peterson, 2004; Rowe, 2005; Edwards *et al.*, 2006; Papes & Gaubert, 2007); (3) Están colectados con diferentes fines y por diferentes recolectores, sin una estrategia común de muestreo, por lo que en muchas ocasiones son una representación sesgada de la distribución de la especie (Reddy & Dávalos, 2003; Soberón & Peterson, 2004; Papes & Gaubert, 2007; Schulman *et al.*, 2007). Por lo que se recomienda llevar a cabo una minuciosa depuración de los datos geográficos a fin de eliminar los registros potencialmente erróneos.

Se considera que mientras mayor sea el número de localidades, se amplía y precisa

el rango de variables, pues se ha documentado que cantidades altas de presencias aumenta la significancia de los datos tanto en el modelaje como en la validación (Peterson *et al.*, 2002; Peterson *et al.*, 2011). Sin embargo, Anderson (2003) (Citado por Phillips *et al.*, 2006) menciona que la intensidad y el método de muestreo varían a lo largo del área de estudio, lo que puede inducir a correlación espacial entre localidades del mismo sitio.

Variables independientes

Las variables independientes más comúnmente usadas son las variables climáticas, generadas normalmente a partir de la interpolación de datos de estaciones climatológicas y utilizando la elevación como covariable (Hijmans *et al.*, 2005; Soria-Auza *et al.*, 2010; Felicísimo *et al.*, 2011), e información sobre edafología, litología y geología, que representan la dependencia de la vegetación con el tipo de sustrato (Mateo *et al.*, 2011).

Las escalas de manejo de la información, en las coberturas ambientales para los modelos de nicho ecológico, se describen en el estudio de Mackey y Lindenmayer (2001). Estos autores mencionan que la utilización de coberturas climáticas como la precipitación y temperatura es adecuada en escalas globales y mesoescalas; la vegetación, la topografía y algunos regímenes de temperatura pueden influir de manera directa en la distribución de los animales en topoescalas y finalmente, consideran que las vegetaciones bien definidas tienen importante influencia en nanoescalas.

Técnicas de modelación

Se pueden distinguir cuatro grandes familias de técnicas de modelación de la

distribución geográfica de las especies: las relacionadas a modelos estadísticos de regresiones (Modelos Lineales Generalizados (GLM), Modelos Aditivos Generalizados (GAM)), los métodos de clasificación (Random Forest (RF), Boosted regression trees (BRT)), los métodos de “sobre” (BIOCLIM, ENFA) y aquellos basados en algoritmos específicos (GARP, MAXENT). Además, se puede incluir como un nuevo enfoque los programas que utilizan ensambles de técnicas para obtener modelos de consenso, buscando disminuir los sesgos y limitaciones propias del uso en forma individual de las técnicas estadísticas mencionadas.

Modelos estadísticos de regresiones. Los métodos basados en regresiones múltiples, necesitan datos de presencia y ausencia, han sido los más utilizados para modelar (Guisan *et al.*, 2002), ya que permiten establecer de forma clara el modelo estadístico que describe la relación entre las variables descriptivas y la presencia conocida de las especies. Además, en las evaluaciones comparativas entre técnicas de modelación, estos métodos han sido identificados como una de las técnicas de mejor resultado en la proyección sobre el espacio geográfico del modelo final (Elith *et al.*, 2006).

Métodos de clasificación. Estos métodos, necesitan datos de presencia y ausencia, se basan en clasificaciones basadas en reglas, donde se asigna una clase para cada combinación de las variables predictivas que generan el modelo de distribución (Guisan & Zimmermann, 2000), algunas de las técnicas que se encuentran dentro de esta categoría, por ejemplo Random Forest (Breiman, 2001), han sido identificadas como las de mejores resultados al momento de discriminar la importancia de las variables para la definición del modelo

final (Prasad *et al.* 2006), pero a su vez, la caracterización del conjunto de reglas que define el modelo final es muy compleja, por lo que se hace difícil de interpretar.

Métodos de “sobre”. Los métodos de “sobre”, solo necesitan datos de presencia, se basan en el establecimiento de combinaciones de rangos de valores mínimos y máximos, entre las variables utilizadas para la definición del nicho. Donde se define un espacio o “sobre” en que se da la combinación de valores deseada, dentro del espacio n-dimensional de las variables (Busby, 1991). Este es el enfoque más antiguo de modelación, pero se ha ido abandonando con el tiempo, debido a que ofrece una definición muy poco flexible del espacio ambiental, sin tomar en cuenta los distintos tipos de interacciones que se dan entre las variables (por ejemplo colinealidad) o el efecto de la distancia geográfica entre las presencias (autocorrelación espacial).

Algoritmos específicos para generar modelos de distribución. En los últimos años ha tomado fuerza el uso de técnicas basadas en algoritmos específicos (máxima entropía, algoritmos genéticos), necesitan datos de presencia y pseudoausencia. Han significado un aumento exponencial en el número de publicaciones y estudios asociados a la modelación de la distribución geográfica de las especies y ecosistemas, por la facilidad de su aplicación y la rapidez con que se pueden obtener resultados. En este contexto destaca el software MaxEnt (Phillips *et al.*, 2006; Elith *et al.*, 2011) que, usando un algoritmo de máxima entropía, logra resultados robustos en términos de la proyección espacial de la distribución, especialmente cuando se cuenta con pocos datos de presencias, sin embargo, la relevancia de las variables ambientales y su evaluación estadística se mantiene en discusión (Peterson *et al.*, 2007). Pese a ello

su uso se ha masificado en los últimos años, siendo utilizado en prácticamente todas las aplicaciones de modelos de distribución (Baldwin, 2009). Existen también algunos casos en que MaxEnt ha sido utilizado desde un enfoque de modelación de ecosistemas (Thuiller *et al.*, 2005; Deblauwe *et al.*, 2008; Riordan & Rundel, 2009).

Ensamblados de técnicas. Una reciente aproximación es utilizar “ensambles de técnicas” (Araujo & New, 2007; Marmion *et al.*, 2009), con el objetivo de disminuir las incertidumbres asociadas a los modelos de distribución, especialmente en relación a la validez estadística de los resultados. BIOMOD (Thuiller, 2009) es un ejemplo de ensamble de técnicas, que permite aplicar a la vez nueve técnicas de modelación. Es un software programado en el lenguaje estadístico R que ha sido utilizado principalmente para analizar proyecciones de la distribución actual bajo escenarios de cambio climático, análisis del nivel de protección actual y futuro de especies con problemas de conservación (Le Maître *et al.*, 2008; Barbet - Massin *et al.*, 2009; Parviainen *et al.*, 2009; Marini *et al.*, 2010).

Validación del modelo

El estadístico más empleado en la bibliografía es el AUC o área bajo la curva ROC, el cual es la representación gráfica de la capacidad discriminativa de un modelo para todos sus posibles puntos de corte, y necesita que los datos que se evalúan sean de presencia/ausencia. El eje de ordenadas representa el error de omisión, ya que corresponde a la sensibilidad o casos positivos bien clasificados, y el de abscisas al error de comisión, ya que representa el complementario de la especificidad (1-especificidad), o falsos positivos. El estadístico derivado es el área bajo la curva ROC o AUC en su acrónimo inglés, que es

equivalente al estadístico U de Mann-Whitney ya que, en realidad, corresponde a la probabilidad de que, tomado al azar un par de casos, uno presencia y otro ausencia (o pseudo-ausencia), el modelo adjudique a la presencia un valor mayor de idoneidad o probabilidad, y esto para todos los posibles pares en la muestra. El valor de AUC está comprendido entre 0-1; un valor de 1 indica que todos los casos se han clasificado correctamente y uno de 0.5 que el modelo no es diferente de clasificar los casos al azar; valores menores a 0.5 indican que el modelo es poco predictivo, ya que clasifica erróneamente más casos que el azar. Las mayores ventajas del AUC son: (1) la posibilidad de usarlo para comparar cualquier método, sea cual sea el tipo de valores de salida (probabilidad, idoneidad, puntuaciones, etc.), debido a que no depende de presupuestos paramétricos, y sólo necesita que las distribuciones de estos valores sean monotónicas; (2) sus resultados son independientes de la prevalencia; y (3) es una medida independiente del punto de corte, ya que su valor se genera utilizando todos los posibles puntos de cortes (Mateo *et al.*, 2011).

Algunas de las limitaciones de la curva ROC y su estadístico derivado, el AUC, necesitan que los datos de entrada sean de presencia/ausencia, y en número mayor a las 15-20 presencias únicas, ya que con valores menores puede incrementar artificialmente la consistencia del modelo (Veloz, 2009 citado en Mateo *et al.*, 2011). Para juegos de datos en los que contamos con muy pocas presencias, una alternativa es utilizar un test binomial para calcular la probabilidad de que un número determinado de presencias esté incluido en la proporción de área predicha. Con este método tenemos el inconveniente de que los modelos originales –cuyos valores de idoneidad son continuos– deben ser transformados a

modelos de presencia/ausencia utilizando un punto de corte; la elección de éste debe ser decidida por el investigador, y la elección del que normalmente se utiliza por defecto (i.e. 0.5) no es adecuada. Un punto de corte que puede resistir cualquier crítica es aquel que deja fuera un porcentaje determinado de presencias (p.ej., entre el 5 y el 10 %) y que se obtiene fácilmente solo con interceptar las presencias con los valores de idoneidad del modelo. Una vez transformado el modelo original a uno de presencia/ausencia, el test binomial calculará si la probabilidad de clasificar correctamente las presencias consideradas es menor o igual que si lo hubiéramos hecho al azar teniendo en cuenta la proporción de área predicha por el modelo (Mateo *et al.*, 2011).

CONCLUSIONES

De la revisión realizada podemos ver que los modelos de distribución de especies representan información que sintetiza relaciones entre especies y variables ambientales que serían difíciles de interpretar o incluso de apreciar por otros medios. Es una técnica en evolución y en creciente desarrollo que está aportando nuevas herramientas para abordar preguntas asociadas a la distribución espacial y temporal de las especies. En este sentido, la biogeografía se ha visto beneficiada por estas técnicas, desarrollando el enfoque predictivo de la disciplina tanto en términos de proyecciones hacia el pasado, actuales y futuras.

La capacidad de construir modelos más realistas está limitada por nuestra comprensión de los sistemas ecológicos y por los datos disponibles, siempre insuficientes. En este contexto, Peterson *et al.* (2002; 2011) señalan que cantidades altas de puntos geográficos de presencias aumenta la significancia de los datos tanto en el

modelaje como en la validación. Al respecto, surgen diferentes debates acerca de si el filtrado en el número de registros geográficos de presencia de una especie reduce los efectos del sesgo de muestreo favoreciendo el rendimiento del modelado de nicho. En este sentido, Boria *et al.* (2014) menciona que, en el trabajo realizado con *Microgale cowani*, el filtrado espacial de los conjuntos de datos de ocurrencia condujo a una reducción y un aumento en el rendimiento del modelado de nicho. Sin embargo, Varela *et al.* (2014) menciona que el filtro geográfico no aumenta el rendimiento del modelo e incluso lo disminuye en algunas circunstancias. La posible explicación a las discrepancias de los autores podría deberse a que al utilizar el filtro geográfico se descartan puntos con información climática (no repetitiva) relevante, y los puntos geográficos seleccionados para el análisis de modelado tienden a tener condiciones climáticas similares. En consecuencia, el filtro geográfico podría ser conveniente en ambientes climáticos homogéneos, lo que permitiría eliminar la redundancia de información climática similar evitando caer en un error de colinealidad. De esta manera, las especies que viven en entornos climáticos heterogéneos podrían verse afectados negativamente por el uso de este tipo de filtro. Por otra parte, Varela *et al.* (2014) menciona que el filtro de las variables climáticas mejora los resultados del modelado de nicho. Este resultado indica que, al menos en algunas circunstancias, los investigadores pueden ser capaces de aumentar el rendimiento del modelo llevando a cabo el filtrado de las variables ambientales.

En conclusión, a pesar de estas limitaciones, un elevado número de estudios han demostrado la utilidad del modelado de nicho ecológico en campos en los que pocas

técnicas nos pueden brindar ayuda para entenderlos, como predecir la presencia de especies aún no descritas (Raxworthy *et al.*, 2003) o para modelar la distribución de especies en el pasado (Martínez-Meyer & Peterson 2006). Por lo tanto, estos modelos deben considerarse como un acercamiento útil y mejorable y como una herramienta aplicable a otros problemas actuales como, por ejemplo, la previsión de los potenciales impactos del cambio climático en la distribución de las especies (Pearson & Dawson 2004). Esto sin perder de vista que el rendimiento del modelado dependerá de la técnica empleada, así como de su interpretación, la cual debe ser aplicada en función a las características de la especie y de su hábitat.

LITERATURA CITADA

- Anderson, R. 2003. Real vs. srtefactual absences in species distributions: tests for *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae) in Venezuela. En: Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Phillips, S., R. Anderson & R. Schapire. 2006. Ecological Modelling, 190: 231 - 259.
- Araújo, M. B. & A. Guisan. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. Journal of Biogeography, 33:1677-1688. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.>
- Araujo, M. B. & M. New. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. Trends in Ecology and Evolution, 22: 42-47. <https://doi.org/10.1016/j.t>
- Baldwin, R. A. 2009. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. Entropy, 11: 854-866. <https://doi.org/10.3390/e11040854>
- Barbet-Massin, M., B. A. Walther, W. Thuiller, C. Rahbek & F. Jiguet. 2009. Potential impacts of climate change on the winter distribution of

- Afro-Palearctic migrant passerines. *Biology Letters*, 23: 248-251.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0>
- Boria, R. A., L. E. Olson, S. M. Goodman & R. P. Anderson. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling*, 275: 73–77.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel>.
- Breiman, L. 2001. Random forest. *Machine Learning*, 45: 5-32.
- Busby, J. R. Bioclim A. bioclimate analysis and prediction system. In: Margules, C. R. & Austin, M. P. (eds.). *Nature conservation: cost effective biological surveys and data analysis*. Canberra: CSIRO, 1991, p. 64-68.
- Deblauwe, V., N. Barbier, P. Coueron, O. Lejeune & J. Bogaert. 2008. The global biogeography of semi-arid periodic vegetation patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 17:715-723. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8>
- Edwards, J. T. C., D. R. Cutler, N. E. Zimmermann, L. Geiser & G. G. Moisen. 2006. Effects of sample survey design on the accuracy of classification tree models in species distribution models. *Ecological Modelling*, 199: 132-141.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel>.
- Elith, J. & J. Leathwick. 2009. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Reviews for Ecology, Evolution and Systematics*, 40:677-697.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecol>
- Elith, J. 2002. Quantitative methods for modeling species habitat: Comparative performance and an application to Australian plants. In S. Ferson and M. Burgman (Eds.), *Quantitative methods for conservation biology*, 39–58. New York: Springer-Verlag.
<https://doi.org/10.1007/0-387-22648>
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. S. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz & N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151. <https://doi.org/10.1111/j.200>
- Elith, J., S. Phillips, T. Hastie, M. Dudik, Y. Chee & C. A. Yates. 2011. Statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17: 43-57.
<https://doi.org/10.1111/j.1472-4642>.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. Sedgwick and Jackson, London.
- Felícísimo A. M., J. Muñoz, C. Villalba & R. G. Mateo. 2011. Análisis de impactos y vulnerabilidad de la flora y vegetación españolas ante el cambio climático. Oficina Española de Cambio Climático, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, Madrid, España. 530 pp.
- Ferrier, S. & Guisan, A. 2006 Spatial modelling of Biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*, 43: 393–404.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2664>.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk*, 34: 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Guisan, A. & N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
<https://doi.org/10.1016/S0304-3800>
- Guisan, A. & W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248>.
- Guisan, A., J. R. Edwards & T. Hastie. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of

- species distribution: Setting the scene. *Ecological Modelling*, 157: 89-100. <https://doi.org/10.1016/S030>
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*. New York: John Wiley and Sons.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25:1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1>
- Hirzel, A. H. & G. L. Lay. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45 1372-1381. <https://doi.org/10.1111>
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*, 22: 415–427. <https://doi.org/10.1101>
- Jackson, S. T. & J. T. Overpeck. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the Late Quaternary. *Paleobiology*, 26:194-220. <https://doi.org/10.1017/S0> [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(200](https://doi.org/10.1666/0094-8373(200)
- Jiménez-Valverde, A., J. M. Lobo & J. Hortal. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 14:885-890. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4>
- Kearney, M. & W. P. Porter. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12: 334–350. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248>.
- Le maître, D. C., W. Thuiller & L. Schonegevel. 2008. Developing an approach to defining the potential distributions of invasive plant species: a case study of *Hakea* species in South Africa. *Global Ecology and Biogeography*, 17:569-584. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.200>
- Maciel-Mata, C. A., N. Manríquez-Morán, P. Octavio-Aguilar & G. Sánchez-Rojas. 2015. El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta Universitaria*, 25: 3-19. <https://doi.org/10.15174/au.2015>
- Mackey, B. & D. Lindenmayer. 2001. Towards a hierarchical framework for modelling the spatial distribution of animals. *Journal of Biogeography*, 28: 1147 – 1166. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699>.
- Margules, C. R. & R. L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nature*, 405: 243-252. <https://doi.org/10.1038/35012251>
- Marini, M. A., M. Barbet-Massin, J. Martínez, N. P. Prestes & F. Jiguet. 2010. Applying ecological niche modelling to plan conservation actions for the Red-spectacled Amazon (*Amazóna pretrei*). *Biological Conservation*, 143:102-112. <https://doi.org/10.1016/j.biocon>
- Marmion, M., M. Parviainen, M. Luoto, R. K. Heikkinen & W. Thuiller. 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 15:59-69. <https://doi.org/10.1111/j>.
- Martínez-Meyer, E. & A. T. Peterson. 2006. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography* 33: 1779-1789. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699>
- Mateo, R. G., A. M. Felicísimo & J. Muñoz. 2011. Modelos de distribución de especies: una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84:217-240. <https://doi.org/>
- Orme, C. D. L., R. G. Davies, V. A. Olson, G. H. Thomas, T. S. Ding, P. C. Rasmussen, R. S. Ridgely, A. J. Stattersfield, , Bennett, P. M., I. P. F. Owens, T. M. Blackburn & J. K. Gaston. 2006. Global patterns of geographic range size in Birds. *PLoS Biology*, 4:1276-1283. <https://doi.org/10.1371/journal> **185**

- Papes, M. & P. Gaubert. 2007. Modelling ecological niches from low numbers of occurrences: Assessment of the conservation status of poorly known viverrids (Mammalia, Carnivora) across two continents. *Diversity and Distributions*, 13: 890-902. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642>.
- Parviainen, M., M. Luoto & R. K. Heikkinen. 2009. The role of local and landscape level measures of greenness in modelling boreal plant species richness. *Ecological Modeling*, 220: 2690- 2701. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel>.
- Pearson R. G. & T. P. Dawson. 2004. Bioclimate envelope models: What they detect and what they hide - response to Hampe. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 469-476. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X>.
- Pennington, T. & J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. México: Fondo de Cultura Económica.
- Peterson, A. T. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics*, 3:59-72. <https://doi.org/10.17161/bi.v3i0.29>
- Peterson, A. T., J. Soberón, R. Pearson, R. Anderson, E. Martínez - Meyer, M. Nakamura & M. Bastos. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. New Jersey: Princeton University Press. U. S. A. 316. <https://doi.org/10.23943/princet>
- Peterson, A. T., M. Pape & M. Eaton. 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: A comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, 30:550-560. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7>
- Peterson, A. T., V. Sanchez-Cordero, C. Ben Beard & J. M. Ramsey. 2002. Ecologic niche modeling and potential reservoirs for Chagas disease, Mexico. *Emerging Infectious Diseases*, 8:662-667. <https://doi.org/10.3201/eid0807>
- Phillips, S. J., R. P. Anderson & R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling*, 190:231-259. <https://doi.org/10.101>
- Prasad, A. M., L. R. Iverson & A. Liaw. 2006. Newer classification and regression tree techniques: Bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems*, 9:181-199. <https://doi.org/10.1007/s10021-005->
- Raxworthy, C. J., E. Martinez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G. E. Schneider *et al.* 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature Biotechnology* 426: 837-841. <https://doi.org/10.103>
- Reddy, S. & L. M. Dávalos. 2003. Geographical sampling bias and its implications for conservation priorities in Africa. *Journal of Biogeography*, 30: 1719-1727. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699>.
- Richardson, D. M. & R. J. Whittaker. 2010. Conservation biogeography- foundations, concepts and challenges. *Diversity and Distributions*, 16: 313-320. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642>.
- Riordan, E. C. & P. W. 2009. Rundel. Modelling the distribution of a threatened habitat: the California sage scrub. *Journal of Biogeography*, 36: 2176-2188. <https://doi.org/10.111>
- Rowe, R. J. 2005. Elevational gradient analyses and the use of historical museum specimens: A cautionary tale. *Journal of Biogeography*, 32:1883-1897. <https://doi.org/10.111>
- Rushton, S. P.; S. J. Ormerod & G. Kerby. 2004. New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology*, 41:193-200. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901>.
- Schulman, L., T. Toivonen & K. Ruokolainen. 2007. Analysing botanical collecting effort in Amazonia and correcting for it in

- species range estimation. *Journal of Biogeography*, 34:1388-1399. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.1365-2699>.
- Smith, H. M. & E. H. Taylor. 1950. An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico exclusive of the snakes. *Bulletin of the United States National Museum*, 199: 1-253. <https://doi.org/10.5479/si.03629236>.
- Soberón, J. & A. T. Peterson. 2004. Biodiversity informatics: Managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 359: 689-698. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.0149>.
- Soberón, J. & A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2:1-10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Soberón, J. & M. Nakamura. 2009. *Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions*. *PNAS*. 106: 19644 – 19650. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901631106>
- Soberón, J. 2012. Nichos y Áreas de Distribución. CONABIO. <https://sites.google.com/site/nichesa/ndareasofdistribution/sobre-losautores/jorge-soberon> (Mayo de 2012).
- Soria-auza, R. W., M. Kessler, K. Bach, P. M. Barajas-Barbosa, M. Lehnert *et al.* 2010. Impact of the quality of climate models for modelling species occurrences in countries with poor climatic documentation: A case study from Bolivia. *Ecological Modelling*, 221: 1221-1229. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmod.2010.07.016>
- Thuiller, W., B. Lafourcade, R. Engler & M. Araujo. 2009. BIOMOD a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32:369-373. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.01600-0>
- Thuiller, W., D. M. Richardson, P. Pysek, G. F. Midgley, G. O. Hughes & M. Rouget. 2005. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, 11:2234-2250. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01111.x>
- Varela S., R. P. Anderson, R. García-Valdés & F. Fernández-González. 2014. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*, 37:1084–1091. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2014.01600.x>
- Veloz, S. D. 2009. Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models. *Journal of Biogeography*, 36: 2290-2299. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02111.x>
- Whittaker, R. J., M. B. Araújo, P. Jepson, R. J. Ladle, J. E. M. Watson & K. J. Willis. 2005. Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11: 3-23. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2005.00281.x>
- Wiens J. J., D. D. Ackerly, A. P. Allen, B. L. Anacker, L. B. Buckley, H. V. Cornell, E. I. Damschen, T. J. Davies, J. A. Grytnes, S. P. Harrison *et al.* 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13: 1310–1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01461-0248>.
- Wilson, K. A., M. I. Westphal, H. P. Possingham & J. Elith. 2005. Sensitivity of conservation planning to different approaches to using predicted species distribution data. *Biological Conservation*, 122: 99-112. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.07.016>
- Zimmermann, N. E., T. C. Edwards, C. H. Graham, P. B. Pearman & J. C. Svenning. 2010. New trends in species distribution modelling. *Ecography*, 33:985-989. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.01600-0587>

Copyright (c) 2016 Jorge Luis Becerra López, Ulises Romero Méndez,

Aurelio Ramírez Bautista y Jesús Salvador Becerra López



Este texto está protegido por una licencia [Creative Commons 4.0](#)

Usted es libre para Compartir —copiar y redistribuir el material en cualquier medio o formato— y Adaptar el documento —remezclar, transformar y crear a partir del material— para cualquier propósito, incluso para fines comerciales, siempre que cumpla la condición de:

Atribución: Usted debe dar crédito a la obra original de manera adecuada, proporcionar un enlace a la licencia, e indicar si se han realizado cambios. Puede hacerlo en cualquier forma razonable, pero no de forma tal que sugiera que tiene el apoyo del licenciante o lo recibe por el uso que hace de la obra.

[Resumen de licencia](#) - [Texto completo de la licencia](#)