

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/339181920>

Una breve introducción a los modelos de nicho ecológico

Chapter · December 2019

CITATIONS

3

READS

8,145

6 authors, including:



Claudio Mota-Vargas

Universidad Veracruzana

14 PUBLICATIONS 143 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Alondra Encarnación Luévano

Autonomous University of Aguascalientes

6 PUBLICATIONS 16 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



H. Mauricio Ortega-Andrade

Universidad Regional Amazónica IKIAM

52 PUBLICATIONS 462 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



David A. Prieto-Torres

Universidad Nacional Autónoma de México

51 PUBLICATIONS 383 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL ACTUAL Y BAJO ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO DE LAS TORTUGAS DE LA FAMILIA PODOCNEMIDIDAE [View project](#)



Actualización de la Lista Roja de Anfibios de Ecuador [View project](#)

Capítulo 3

Una breve introducción a los modelos de nicho ecológico

*Claudio Mota-Vargas¹, Alondra Encarnación-Luévano^{1,2},
H. Mauricio Ortega-Andrade^{1,3}, David A. Prieto-Torres^{1,4},
Alexander Peña-Peniche¹ y Octavio R. Rojas-Soto^{1,*}*

¹ *Laboratorio de Bioclimatología; Red de Biología Evolutiva,
Instituto de Ecología, A.C.*

² *Departamento de Biología;
Universidad Autónoma de Aguascalientes.*

³ *Universidad Regional Amazónica IKIAM, Ecuador.*

⁴ *Museo de Zoología, Facultad de Ciencias,
Universidad Nacional Autónoma de México.*

**Autor de correspondencia: octavio.rojas@inecol.mx*

Forma sugerida de citarse: Mota-Vargas C, Encarnación-Luévano A, Ortega-Andrade HM, Prieto-Torres DA, Peña-Peniche A, Rojas-Soto OR (2019) Una breve introducción a los modelos de nicho ecológico. En: Moreno CE (Ed) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México, pp. 39-63.

Resumen

En la actualidad, existe cada vez un mayor interés por conocer y aplicar modelos de nichos ecológicos para la solución de diversos problemas biológicos, lo que ha resultado en un incremento en el número de estudios que aplican este enfoque. Sin embargo, a la par también están sucediéndose avances teóricos y metodológicos vertiginosos en este campo, pero que con frecuencia no son considerados, ya que desgraciadamente se mantiene la idea errónea de pensar que los modelos de nichos ecológicos son “recetas” a seguir. Por ello, en este capítulo se presenta una serie de recomendaciones básicas para que sirvan de guía a lo largo de todo el proceso de modelado, así como discutir, en ocasiones, sus potenciales limitantes. Este capítulo está dividido en secciones que pretenden abarcar, en lo posible, algunos de los principales aspectos dentro del campo, como son los conceptos de nicho ecológico y área de distribución, la dualidad de Hutchinson, las diferencias y la reconstrucción *per se* de los nichos ecológicos y las distribuciones geográficas (que incluye el reconocimiento de las unidades de modelado, la importancia de los datos biológicos –presencias y ausencias– y las variables ambientales a utilizar), el diagrama BAM, el establecimiento del área de accesibilidad (M), algunos tipos de algoritmos y métodos de evaluación, las implicaciones en las transferencias espacio-temporales, así como algunas aplicaciones generales y perspectivas finales del modelado. Sin embargo, como dice el título del capítulo, este es sólo *un breve resumen* que está muy lejos de ser literatura especializada. Por ello, se recomienda la consulta de una serie de fuentes de información, tanto literatura general como especializada, así como el uso de material en línea y enlistado al final del capítulo, para profundizar en cada uno de los aspectos necesarios para la aplicación de buenas prácticas dentro del modelado de nichos ecológicos.

Introducción

La reconstrucción de los nichos ecológicos de las especies es posible mediante la correlación de los registros de presencia de una especie, con las condiciones ambientales asociadas a ellas utilizando algoritmos matemáticos. El establecimiento de estas relaciones permite definir dos aspectos: 1) el nicho ecológico de una especie y 2) la distribución potencial de una especie (Pulliam, 2000).

Durante las últimas dos décadas, el Modelado de Nicho Ecológico (MNE) se ha fortalecido a partir del desarrollo de tecnologías informáticas enfocadas al desarrollo de algoritmos, software y paqueterías de acceso. Además, se han ido fortaleciendo los fundamentos teóricos asociados a los conceptos y procesos utilizados para el desarrollo del MNE, así como de sus interpretaciones. Lo anterior ha permitido que este enfoque metodológico se esté utilizando ampliamente para abordar preguntas en diferentes campos de la biología (ver aplicaciones al final de este capítulo), lo que a su vez ha generado un crecimiento casi exponencial de publicaciones (Recuadro 3.1), así como de la cantidad y disponibilidad de bases de datos de información biológica y ambiental. Por ello, es necesario proveer de información básica sobre qué saber y cómo proceder, ante la inquietud o necesidad de aplicar esta herramienta para reconstruir el nicho ecológico o la distribución potencial de una especie. El objetivo de este capítulo es presentar una breve reseña sobre los aspectos conceptuales básicos y prácticos que deben considerarse para la implementación de los MNE, así como presentar un ejemplo del proceso de modelado a través de un caso de estudio.

Recuadro 3.1. Información complementaria recomendada.

Debido a lo limitado de este capítulo para un campo tan grande, a continuación, recomendamos algunos libros, páginas web, tutoriales en *youtube* y artículos de síntesis que se espera que sirvan para ampliar cada uno de los temas tratados y otros no abordados, pero igualmente importantes. Sin embargo, se invita a la lectura de los artículos científicos citados en este capítulo, así como a otros tantos que, por obvias razones, no se alcanzan a mencionar y también disponibles en diversas revistas especializadas.

Libros:

- Chase JM, Leibold MA (2003) *Ecological niches, linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago, 212 pp.
- Stockwell D (2006) *Niche modeling: predictions from statistical distributions*. Chapman and Hall/CRC. London, 197 pp.
- Franklin J (2009) *Mapping species distributions, spatial inference and prediction*. Cambridge University Press. New York, 319 pp.
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M, Araújo MB (2011) *Ecological niches and geographic distributions* (MPB-49). Princeton University Press. Princeton, 314 pp.
- Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE (2017) *Habitat suitability and distribution models*. Cambridge University Press. Cambridge, 478 pp.
- Humphries GR, Magness DR, Huettmann F (2018) *Machine learning for ecology and sustainable natural resource management*. Springer, Switzerland, 441 pp.

Artículos:

- Mateo RG, Felicísimo AM, Muñoz J (2011) Modelos de distribución de especies: una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural* 84:17–240.
- Peterson AT, Papeş M, Soberón J (2015) Mechanistic and correlative models of ecological niches. *European Journal of Ecology* 1:28–38.
- Kass JM, Vilela B, Aiello-Lammens ME, Muscarella R, Merow C, Anderson RP (2018) Wallace: A flexible platform for reproducible modeling of species niches and distributions built for community expansion. *Methods in Ecology and Evolution* 9:1151–1156.

Páginas WEB y videos en *Youtube*:

- <http://nicho.conabio.gob.mx/>
- <http://biodiversity-informatics-training.org/webinar-series/>
- <https://www.youtube.com/user/rosaytown/videos>
- <https://www.youtube.com/channel/UCzL78woonNYe3l-qmY-ZZEQ>
- <https://wallaceecomod.github.io/>

El concepto de nicho

Existe en la literatura una profunda revisión de los conceptos de nicho (e.g., Leibold, 1995, Chase y Leibold, 2003, Soberón, 2007); sin embargo, sólo se abordarán aquí superficialmente tres de los más importantes en el MNE. El primero de ellos fue propuesto por Grinnell (1917) quien definió al nicho ecológico como “*la unidad de distribución más pequeña, dentro de la cual, cada especie se mantiene debido a sus limitaciones instintivas y estructurales*”, la cual hace especial énfasis en que las condiciones ambientales son las que definen o delimitan el nicho de cada especie. Posteriormente, Elton (1927) propuso una definición alternativa de nicho ecológico como “*el lugar que ocupa la especie en el medio biótico; es decir, su relación con los recursos y su interacción con otras especies*”, la cual hace énfasis en que es la función que cumplen las especies en las comunidades la que define al nicho de cada una de ellas. Finalmente, Hutchinson (1957) propuso que el nicho ecológico es una propiedad directa de las especies y que representa “*todas aquellas condiciones óptimas en el hipervolumen n-dimensional (condiciones bióticas y abióticas) en las cuales la especie puede y podría lograr su desarrollo y subsistencia*”. Bajo esta perspectiva, Hutchinson distinguió dos tipos de nicho: (1) el nicho fundamental, representado por todas las condiciones abióticas en el que una especie potencialmente podría vivir, y (2) el nicho efectivo u observado, definido como aquella fracción del hipervolumen en la cual las especies realmente se restringen debido a la presencia de interacciones bióticas con otras especies. Cuando se analiza cuál de estos nichos descritos son los que se modelan, la respuesta no es sencilla, pero en la actualidad se considera que son aproximaciones limitadas de nichos fundamentales (descritos por Hutchinson) existentes en la geografía, con base en perspectivas ambientales (descritas por Grinnell, 1917; Soberón y Peterson, 2005; Soberón, 2007).

La dualidad de Hutchinson

Para entender el funcionamiento de los modelos de nicho ecológico, es necesario saber que estos modelos se desarrollan en dos espacios: 1) un espacio geográfico (bidimensional) y 2) un espacio ecológico o ambiental (multidimensional) (Figura 3.1; Soberón *et al.*, 2017). El primero determina la posición geográfica dentro del planeta (latitud y longitud) en la que se registra la presencia de las especies (i.e., localidades) así como las coberturas ambientales (i.e., clima, topografía, etc.) existentes en la geografía. Por su parte, el espacio ecológico es el espacio “n” dimensional representado por las variables ambientales; y es en este espacio en el que se establece la correlación con los registros de presencia para la reconstrucción del nicho ecológico. A la correspondencia existente entre los espacios geográficos y ambientales se conoce como la “dualidad de Hutchinson” (Colwell y Rangel, 2009; Figura 3.1), la cual establece que, en un tiempo dado, a cada punto representado en el espacio geográfico, le corresponde un punto equivalente en el espacio ambiental y viceversa, implicando que hay tantos elementos en el espacio geográfico, como en el espacio ecológico (<http://nicho.conabio.gob.mx/conceptos-y-teoria/concepts-and-theory>). Sin embargo, dependiendo de la resolución de la información ambiental y el número de variables usadas, puede ocurrir que, a un punto en el espacio ambiental, le correspondan varios puntos en el espacio geográfico (Soberón *et al.*, 2017) y, dependiendo de las ventanas temporales (anuales), puede suceder que a un punto en el espacio geográfico, le correspondan varios puntos en el espacio ambiental (Encarnación-Luévano *et al.*, 2013).

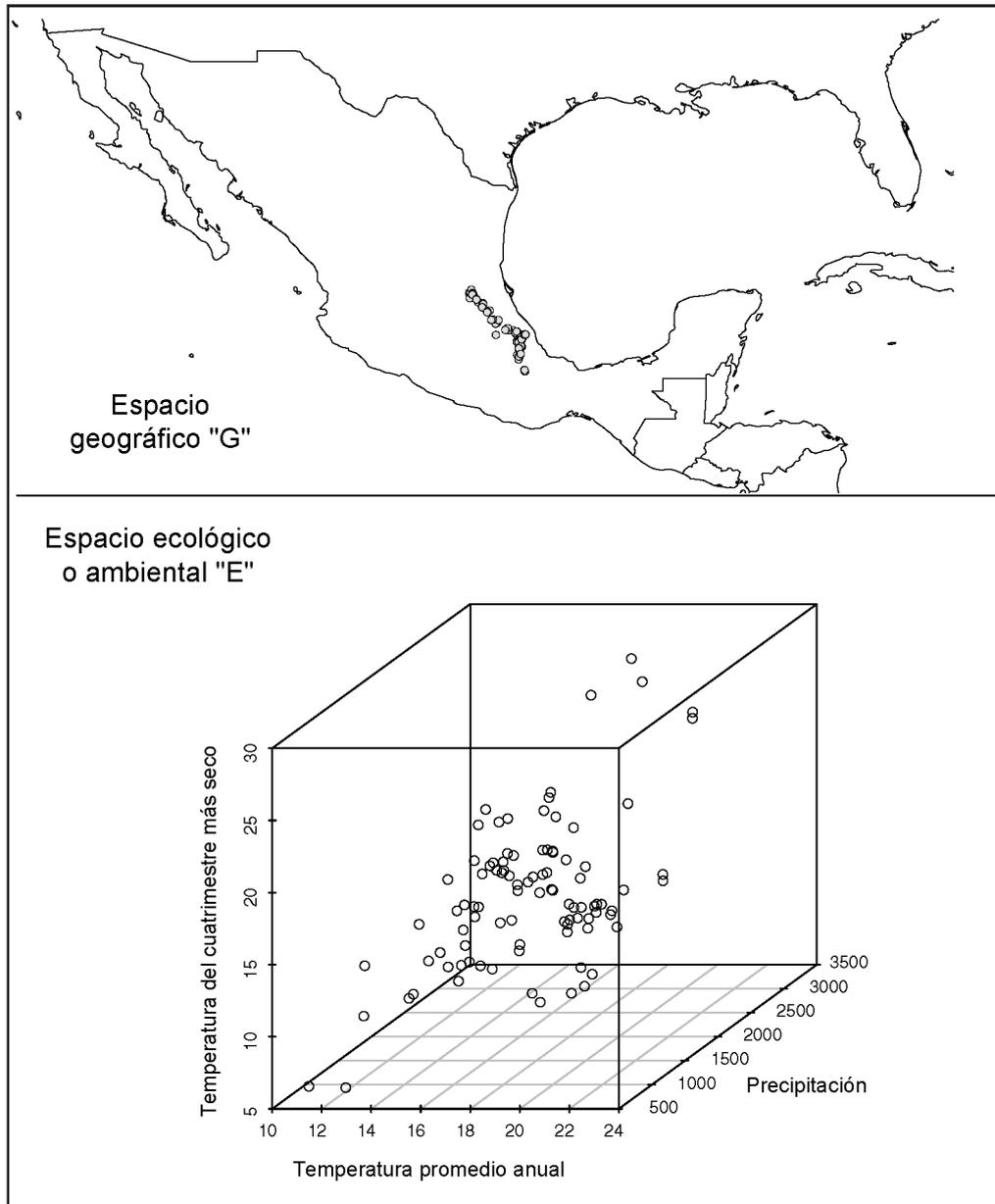


Figura 3.1. Representación de la dualidad de Hutchinson en donde se muestra cómo los puntos de registros de presencia de una especie en la geografía G (espacio bidimensional, panel superior) tienen una correspondencia con el espacio ambiental E (multidimensional, panel inferior) que en este caso es expresado en tres variables. Los registros corresponden a una perdiz llamada Chivizcoyo (*Dendrortyx barbatus*).

En este apartado vale la pena resaltar que en la literatura es común encontrar referencias a Modelos de Nicho Ecológico (MNE) así como a Modelos de Distribución de Especies (MDE) (Peterson y Soberón, 2012; Soberón *et al.*, 2017). Aunque ambos términos

en ocasiones se usan de manera indistinta, es importante destacar que los MNE están relacionados con las condiciones ambientales y bióticas asociadas a las especies; es decir, a los nichos ecológicos. En cambio, los MDE se refieren a partes de la geografía

del planeta donde se encuentran las condiciones ambientales para la presencia de una especie; es decir, a las distribuciones geográficas (Peterson y Soberón, 2012). No obstante, delimitar el área de distribución potencial de una especie implica tener conocimiento sobre su historia evolutiva y biogeográfica, sus interacciones bióticas y su capacidad de dispersión (ver más adelante *El diagrama BAM*).

El concepto de área de distribución

La unidad básica en biogeografía es el área de distribución (Zunino y Zullini, 2003); sin embargo, tanto el concepto como la delimitación empírica de las áreas de distribución son aún grandes retos, a pesar de los distintos métodos existentes (Mota-Vargas y Rojas-Soto, 2012). La definición de área de distribución ha sido controversial y existen muchos puntos de vista, de hecho, quizá la más usada coloquialmente es la de uso popular que se refiere a “*la región total dentro de la cual se presenta un taxón*”. Aunque esta definición carece de precisión, consideramos que puede cumplir funciones útiles como concepto y permite entender cuando hacemos referencia al área de distribución. Sin embargo, proponemos, como una definición un poco más formal la de “*el espacio geográfico que ha sido accesible a una especie y donde las condiciones e interacciones ecológicas a todas las escalas, favorecen la presencia de sus individuos*”.

Una de las primeras aplicaciones de los MNE fue la delimitación de las áreas potenciales de distribución de las especies; de ahí la distinción de llamarlos MDE, ya que estos métodos han surgido como una excelente alternativa metodológica para delimitar a las áreas potenciales de presencia de las especies (Mota-Vargas y Rojas-Soto, 2012).

Reconstruyendo los nichos ecológicos y las distribuciones geográficas

Como ya se ha mencionado anteriormente, es indispensable contar con dos tipos de datos de naturaleza

geográfica: las localidades de presencia de la especie de interés y las coberturas ambientales en formato digital (Figura 3.2). Es importante resaltar también que un proceso adecuado de reconstrucción del nicho en el espacio ecológico (a través de uno o varios de los diferentes algoritmos disponibles) depende directa y sustancialmente de la calidad y veracidad de los registros utilizados a través de las localidades de presencia, así como de la adecuada selección de variables para la caracterización del nicho ecológico. Una vez terminado este primer paso, se debe continuar con la selección del o de los algoritmos que serán utilizados para reconstruir el nicho ecológico y/o las distribuciones geográficas de las especies. Esta selección debe ser realizada considerando que los algoritmos tienen diferentes aproximaciones matemáticas y estadísticas que les hace tener requerimientos específicos de entrada y de operación (Ver más adelante “*Los tipos de algoritmos*”; Cuadro 3.1; Figura 3.2). Una vez reconstruidos los modelos, estos pueden ser proyectados y visualizados en la geografía (Figura 3.2A) utilizando alguno de los Sistemas de Información Geográfica (SIG); los cuales permiten tanto la visualización de las localidades de presencia, de las coberturas ambientales o la distribución potencial de una especie producto de algún ejercicio de modelado. Elegir uno u otro SIG, dependerá de la capacitación que tenga el usuario para su utilización, pero también de la capacidad económica para acceder a ellos. En la actualidad se han desarrollado algunos SIGs de acceso libre, como es el caso de QGIS (QGIS Development Team 2018), pero incluso existen diversas paqueterías en el programa R (R Core Team, 2018) desarrolladas para tal fin. A continuación, describimos con mayor detalle cada una de las características necesarias para la reconstrucción de los nichos ecológicos y las distribuciones geográficas, y en el Recuadro 3.2 se muestra un estudio de caso a manera de ejemplo.

Cuadro 3.1. Algunos algoritmos usados para el MNE y los MDE. Se da el nombre, el algoritmo matemático de soporte, el autor y el tipo de datos biológicos de entrada requeridos. Tomados de Qiao y colaboradores (2018).

Nombre	Algoritmo	Fuente	Datos Biológicos
BIOCLIM	Envolturas bioclimáticas	Busby (1991)	Presencias
ENFA	Análisis factorial del nicho ecológico	Hirzel <i>et al.</i> (2002)	Presencias
CONVEXHULL	Elipsoides de volumen	Guisan y Zimmermann, (2000)	Presencias
MVE	Elipsoides de volumen mínimo	Van Aelst y Rousseeuw (2009); Qiao <i>et al.</i> (2016)	Presencias
KDE	Estimación de la densidad de Kernell	Blonder <i>et al.</i> (2014)	Presencias
MA	Marble	Qiao <i>et al.</i> (2015b)	Presencias
DOMAIN	Distancia de Gower (disimilaridad entre ambientes)	Carpenter <i>et al.</i> (1993)	Presencias
GARP	Algoritmos Genéticos	Stockwell y Peters (1999)	Presencias/Entorno
MAXENT	Máxima Entropía	Phillips <i>et al.</i> (2006)	Presencias/Entorno
BRT	Árboles de regresión impulsado	Elith <i>et al.</i> (2008)	Presencias/Pseudoausencias
GLM	Modelos lineales generalizados	McCullag y Nelder (1989); Guisan <i>et al.</i> (2002)	Presencias/Pseudoausencias
GAM	Modelos Aditivos Generalizados	Hastie y Tibshirani (1990); Guisan <i>et al.</i> (2002)	Presencias/ Pseudoausencias

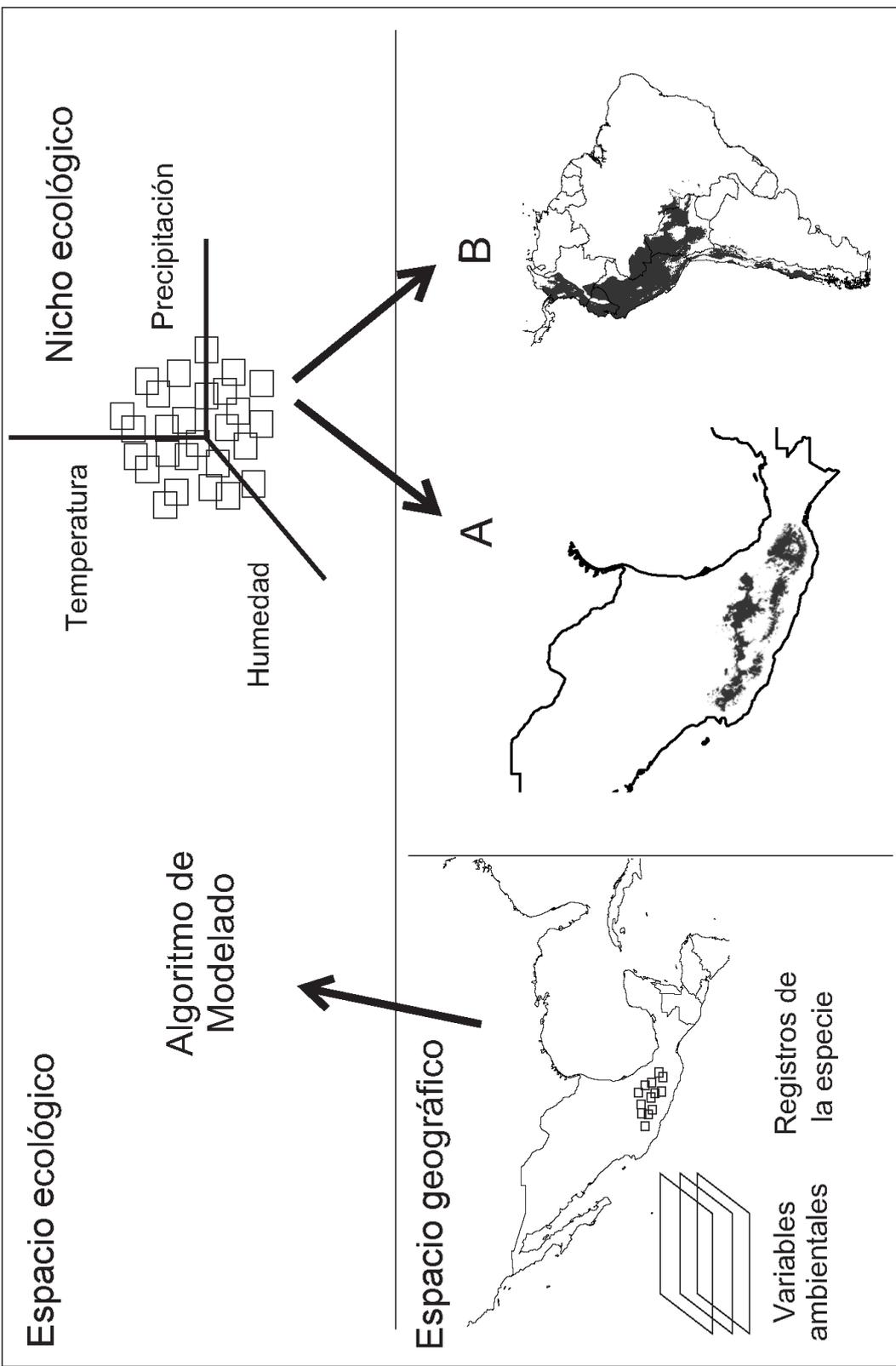


Figura 3.2. Representación gráfica de la construcción de MNE (modificado de Martínez-Meyer *et al.*, 2005). Dos fuentes de información en el espacio geográfico (registros de la especie y variables ambientales), se combinan mediante algoritmos matemáticos en un espacio ecológico o ambiental y posteriormente se proyectan nuevamente al espacio geográfico A, o bien, pueden ser proyectados en otro tiempo o espacio geográfico B.

Registros de presencia

Los registros de presencia, también llamados localidades de presencia, son coordenadas geográficas; es decir, datos puntuales de latitud y longitud en donde se ha registrado la presencia de la especie. Para su obtención existen diversas fuentes de información tales como: 1) la observación directa en campo; 2) la literatura especializada; 3) las colecciones científicas, que representan una de las principales y más confiables fuentes debido a que cuentan con ejemplares de respaldo; y finalmente 4) las bases de datos compiladas y disponibles en internet, entre las que destacan el portal de la Infraestructura Global de Información sobre Biodiversidad (GBIF, por sus siglas en inglés; disponible en <https://www.gbif.org/>); la Red Mundial de información sobre Biodiversidad (REMIB; disponible en http://www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remib_esp.html), o para el caso de México, el Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB disponible en <http://www.conabio.gob.mx/remib/doctos/snib.html>). No obstante, es importante considerar que existen igualmente bases de datos a nivel mundial para grupos taxonómicos específicos, por ejemplo: VertNet (<http://www.vertnet.org/>) para vertebrados, MaNIS (<http://manisnet.org/>) para mamíferos, HerpNET (<http://www.herpnet.org/>) para anfibios y reptiles, ORNIS (<http://www.ornisnet.org/>) para aves, FishBase (<http://www.fishbase.org/>) para peces, Tropicos (<http://www.tropicos.org/>) y la página del Missouri Botanical Garden (<http://www.missouribotanicalgarden.org/plant-science/plant-science/resources/herbarium.aspx>) para plantas; por citar algunas. Estas bases se caracterizan por facilitar el acceso a la información disponible en las colecciones científicas a nivel mundial, lo cual es sumamente importante considerando que, en la mayoría de los casos, existen diversas limitantes para realizar visitas a las colecciones y revisiones directas de los ejemplares ahí depositados.

El buen desempeño de los MNE dependerá en gran medida de la calidad de los registros

disponibles de las especies; por ello, es necesario hacer una revisión detallada de los registros y evitar el uso de aquellos datos erróneos o dudosos, ya sea por problemas taxonómicos, por ambigüedad en su geolocalización o por la falta de certeza temporal. Durante el proceso de depuración de los datos, a manera de una primera aproximación, se sugiere eliminar todos aquellos registros que estuviesen repetidos en más de una fuente de información, es decir, duplicados. Además se pueden utilizar como referencia mapas de la distribución conocida de las especies, de tal manera que sea posible revisar todos aquellos datos que se encuentren, a juicio del experto, lejanos o atípicos de la distribución conocida. Como segunda opción se recomienda considerar la biología de las especies; por ejemplo, verificar aquellos registros ubicados en altitudes fuera del intervalo conocido, o aquellos registros realizados fuera de los meses en los que se esperaría encontrarlas, como es el caso de las especies migratorias. Por otro lado, también es importante revisar la información climática asociada a los registros de presencia como análisis exploratorio de los datos (Figura 3.1); esto se logra fácilmente con ayuda de un SIG y con una gráfica de dispersión de puntos, donde aquellos registros que tiendan a alejarse notablemente del conjunto de la nube de la mayoría de los puntos, serían candidatos, a juicio del experto, a ser revisados y corregidos o eliminados. Finalmente, un último paso en el proceso de depuración, es el de eliminar los registros de presencia considerando su posición dentro de un mismo pixel de las coberturas ambientales y realizar un análisis de la auto-correlación espacial entre los puntos (Boria *et al.*, 2014) lo cual va a disminuir los efectos asociados a los sesgos de muestreos durante el desarrollo de los MNE.

Las ausencias

Hasta ahora se ha hablado de los registros de presencia de las especies; sin embargo, tanto los MNE como los MDE podrían verse verdaderamente favorecidos

para lograr sus objetivos, si se usaran datos tanto de presencia como datos de ausencia verdadera (Lobo *et al.*, 2010). Esto conlleva a un problema muy serio si consideramos que las ausencias son datos que muy rara vez pueden obtenerse (Mateo *et al.*, 2010). Por un lado, es difícil asegurar que una especie está ausente tan sólo porque no la registramos, ya que son múltiples las causas por las cuales podríamos NO registrar a una especie, por citar algunos ejemplos: 1) porque los métodos de muestreo no son los adecuados para su registro, 2) porque la época del año en que visitamos el sitio de estudio no corresponde con la actividad de las especies, 3) porque las condiciones meteorológicas de los días de muestreo afectan su detección, 4) porque la especie se extinguió localmente, 5) porque la especie se encuentra presente pero en muy bajas densidades, o 6) simplemente por azar. Estas múltiples causas hacen de las ausencias elementos muy difíciles de obtener. Si erróneamente pensamos que es fácil reconocer sitios donde verdaderamente la especie de interés no está (como pudieran ser los picos nevados de las montañas para una especie tropical, o las zonas cálidas y húmedas para especies asociadas a sitios templados y secos) hay que considerar que las ausencias realmente informativas para reconstruir nichos ecológicos son aquellas cercanas a los límites de los nichos de las especies (Anderson, 2003). Más adelante se retomará el papel de las ausencias en la validación de los modelos.

Las unidades de modelado

A la fecha existe un aspecto que ha sido ignorado (por olvido o quizá intencionalmente) dentro de la literatura del MNE y es la definición de la unidad a modelar, quizá porque pertenecen tradicionalmente al campo de la taxonomía y la sistemática. Sin embargo, la definición de la unidad a modelar es fundamental, ya que de ello dependerá “la selección” de los registros previos al modelado. A pesar de que usualmente se asume que la unidad nomenclatural a la que hace referencia es la *especie*, es importante hacer previamente una revisión exhaustiva de los

trabajos taxonómicos existentes del grupo que se desea modelar, para asegurar que la unidad seleccionada corresponde a una especie (linaje evolutivo) y no a un grupo probablemente mal definido, como puede ser el caso de los *complejos taxonómicos* o las *subespecies y variedades* (Ryder, 1986; Zink, 2004; Rojas-Soto *et al.*, 2010; Mota-Vargas & Rojas-Soto, 2016) y cuya falta de reconocimiento taxonómico, pueda cuestionar cualquier conclusión a la que se llegue producto del ejercicio de modelado (Mota-Vargas & Rojas-Soto, 2016).

Las variables ambientales

El conjunto de variables ambientales que se utilizan para la caracterización del nicho ecológico, corresponden con mapas de coberturas digitalizadas en formato raster o ASCII, que son matrices de filas y columnas que contienen información sobre las condiciones presentes y se encuentran conformadas por celdas o píxeles (unidades geográficas de este formato) que puede variar de resolución espacial; es decir, el tamaño de la celda: a un menor tamaño de celda, una mayor resolución espacial y viceversa, aunque ésta puede modificarse a través de diversos métodos de remuestreo. Las coberturas más frecuentemente utilizadas en el MNE tienen una resolución espacial de 30 segundos de grado (~1 km) pero pueden llegar a ser de una escala más fina o más gruesa, dependiendo de la escala y la extensión en la que se plantea la pregunta biológica a resolver (Pearson y Dawson, 2003).

Las coberturas describen diferentes aspectos de la superficie del planeta e incluyen áreas terrestres y marinas; en las primeras se resaltan la topografía, el clima (e.g., temperatura, precipitación, humedad, evapotranspiración, etc.); y las segundas incluyen la profundidad, la salinidad, la clorofila disuelta, entre otras. Dentro de las coberturas más utilizadas en la actualidad se encuentran las variables bioclimáticas generadas a partir de interpolaciones de estaciones climatológicas. Ejemplos de coberturas muy usadas son las del

proyecto WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005) o las recientemente publicadas del proyecto CHELSEA (Karger *et al.*, 2017), las cuales representan un resumen conglomerado de aspectos que son variantes de temperatura y precipitación para toda la superficie terrestre a diferentes resoluciones espaciales. Para México se cuenta con estas coberturas actualizadas a partir de un mayor número de estaciones bioclimáticas (Cuervo-Robayo *et al.*, 2014). Existen otros conjuntos de variables que pueden ser utilizados, dependiendo de la pregunta biológica a resolver, como son las topográficas, las oceanográficas, etc., aunque es posible el uso de otro tipo de fuentes de información, como las coberturas producto de imágenes de satélite y que son usualmente más finas espacial y temporalmente. En el ejemplo del Recuadro 3.2 se muestra una recopilación de información de diversas coberturas disponibles actualmente en internet.

Es necesario hacer énfasis que el tipo y la cantidad de las coberturas empleadas para reconstruir los nichos ecológicos dependerán directamente de la pregunta biológica a responder. También es importante considerar que, si se usan pocas variables, la tendencia de los modelos será a construir un espacio ambiental poco restrictivo, lo cual podría

producir una sobre-predicción de las áreas potenciales de distribución. Por el contrario, el uso de muchas variables hará que los modelos construyan nichos sobredimensionados (hay que recordar que cada variable representa una dimensión del nicho ecológico), generando combinaciones más restrictivas ambientalmente, lo que podría resultar en modelos potencialmente sobre-ajustados; es decir, áreas predichas únicamente en torno a los registros de presencia.

Si bien no existe una regla explícita para la selección del tipo y número de las variables, se recomienda considerar: 1) la relevancia de la variable para la biología de la especie, determinada por el conocimiento que se tenga de la misma; 2) el aporte de cada variable al modelo, que puede ser calculado, por ejemplo, mediante un análisis de Jackknife; y 3) la correlación espacial que exista entre las variables, tratando de evitar en lo posible el aporte de la misma información al modelo afectando con ello el rendimiento estadístico de los mismos. Para este último punto conviene explorar la covarianza entre las variables a través de análisis de componentes principales (ACP) o mediante el análisis de los coeficientes de correlación estadística, por ejemplo, un análisis de correlación.

Recuadro 3.2: Caso de estudio para visualizar paso a paso el procedimiento para realizar un MNE.

El estudio de caso es el de una perdiz comúnmente conocida como Chivizcoyo (*Dendrortyx barbatus*), que es endémica de la Sierra Madre Oriental en México y la cual se ha estudiado durante varios años (Mota-Vargas y Rojas-Soto, 2012; Mota Vargas *et al.*, 2013). Es una especie gregaria que habita principalmente en bosque mesófilo de montaña, bosque de pino, y pino-encino; y que se encuentra en peligro de extinción según la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT, 2010) y como vulnerable según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (<https://www.iucnredlist.org/>). El Chivizcoyo representa un buen modelo de estudio para este ejercicio de MNE ya que a pesar de ser una especie muy difícil de observar en campo (debido a su conducta y características crípticas), su canto es muy factible de escuchar, lo que ha permitido obtener registros confiables de presencia.

Obtención de registros

Se realizó una búsqueda de registros en diferentes fuentes de información que incluyeron referencias bibliográficas (ver Mota-Vargas y Rojas-Soto, 2012), trabajo de campo (Mota-Vargas *et al.*, 2013) y bases de datos disponibles en internet como: GBIF, Vertnet y Enciclovida (<http://enciclovida.mx/>). Todos los registros se recopilaron en una base de datos, en aquellos registros que no contaban con coordenadas (latitud y longitud), se georreferenciaron con la ayuda de un gacetero electrónico (<http://www.biodiversidad.gob.mx/region/georeferenciacion.html>), Google Earth (<https://earth.google.es/>) y un SIG. Durante todo este proceso previamente descrito se realizó la depuración de la base de datos como se describe en la sección de registros de presencia de este capítulo. La resolución de las coberturas fue de 30" (~1 km) debido a que es una especie con una distribución restringida a la Sierra Madre Oriental (SMO), por lo que los registros duplicados dentro de esta escala fueron eliminados, obteniendo un total de 98 registros únicos.

Variables ambientales

En un primer paso se descargaron las 19 coberturas bioclimáticas de WorldClim y utilizando un programa de SIG, se extrajeron los valores de las variables para cada uno de los 98 registros de presencia. Posteriormente, se eligieron las variables para correr el MNE con base en dos criterios: 1) un análisis de correlación para identificar cuáles variables estaban más correlacionadas entre sí y eliminar aquellas con un valor de r mayor a 0.8; y 2) seleccionando las variables importantes con base en el conocimiento biológico de la especie; por ejemplo, en este caso, la especie se distribuye en los bosques templados de la Sierra Madre Oriental y los cambios bruscos en los rangos de temperatura y precipitación sin duda influyen en la presencia de la misma. Por lo tanto, con base en ambos criterios, seleccionamos nueve variables, que incluyeron al promedio anual de la temperatura (Bio 01), los valores de estacionalidad de la temperatura (Bio 04), el promedio de la temperatura del trimestre más caliente (Bio 10), el promedio de la temperatura del trimestre más frío (Bio 11), los valores de precipitación anual (Bio 12), la precipitación del mes más húmedo (Bio 14), los valores de estacionalidad de la precipitación (Bio 15), la precipitación del trimestre más húmedo (Bio 16) y la precipitación del trimestre más caliente (Bio 18).

Delimitación del área de accesibilidad o “M”

En el caso del Chivizcoyo, el área de accesibilidad o “M” se delimitó con base en dos provincias biogeográficas, la Sierra Madre Oriental y Sierra Madre del Sur (Morrone, 2005, 2014). La restricción de la “M” al oriente del país se debe a que es la vertiente en la que se ha registrado a la especie; sin embargo, para no restringir la accesibilidad de la especie única y exclusivamente a estas dos provincias, se añadió un buffer de 50 km, con el fin de no ser tan restrictiva el área de interés (Figura 3.2.A-panel A). Una vez que delimitamos el polígono del área de accesibilidad o “M”, las nueve variables previamente descritas fueron recortadas con este polígono para lograr la caracterización del nicho ecológico.

Calibración del modelo

Para correr el MNE utilizamos el programa Maxent 4.1, el cual utiliza el principio de máxima entropía para calcular la distribución más probable de acuerdo con los valores de idoneidad ambiental de los puntos de presencia utilizados para cada una de ellas (Elith *et al.*, 2006). El algoritmo lleva a cabo un número de iteraciones que alcanza un límite de convergencia del modelado y produce un mapa que contiene los valores de idoneidad del hábitat que van desde cero (no apto) a uno (perfectamente apto y/o idóneo; Phillips *et al.*, 2006).

Primero se seleccionaron aleatoriamente dos conjuntos de datos de los 98 registros; el primero con 78 registros, se utilizó para generar el modelo y el segundo con 20 registros, se utilizó para validar el modelo de forma externa (con la prueba ROC parcial); es decir, después de generar el modelo. Para generar el MNE se le indicó al programa que utilizara el total de los registros de presencia de la especie (100%= 78 registros) como datos de entrenamiento o de *training*; es decir, para calibrar (construir) el modelo. Los parámetros establecidos fueron de un valor máximo de 1000 iteraciones, un límite de convergencia de 0.00001, un factor de regularización de 1 y una prevalencia de 0.5, que son parámetros establecidos por defecto; aunque también es sugerido analizar la complejidad del modelo (Warren y Seifert, 2011).

Evaluación del modelo

Para evaluar el modelo obtenido se utilizó el segundo conjunto de datos (los 20 registros previamente seleccionados) el archivo ASCII que representa el mapa producto del modelo y el software para correr la prueba de ROC parcial (Barve, 2008). El resultado de la evaluación del modelo con base en la ROC parcial fue de un AUC radio= 1.9, donde todo valor mayor a 1 y cercano a 2, indica que es buen modelo, con un valor de probabilidad significativo ($p < 0.05$).

Presentación del modelo final

Un paso posterior a realizar el modelo en Maxent es convertir a binario (0 = ausencia y 1 = presencia) el mapa resultante que posee valores de probabilidad de 0 a 1 (que indica los valores de idoneidad). En este caso y con base en la confianza que se tiene de la veracidad de los registros, decidimos usar un umbral de corte al 5 percentil. Para hacer esta transformación se extrajo de cada uno del total de registros (78) su valor de probabilidad correspondiente, e identificamos de menor a mayor, el valor correspondiente al 5% más bajo (0.15), esto con la finalidad de excluir aquellas áreas predichas que poseyeran valores menores a este umbral. Se obtuvo un modelo de presencia con una extensión de 19,036 píxeles (1 píxel $\sim 1\text{km}^2$; Figura 3.2.A-panel B).

Con base en el modelo obtenido se puede sugerir que los límites de la distribución de la especie hacia el este, el oeste y el norte, son climáticos. Para el caso del límite sur, debido a que el Chivizcoyo no se distribuye más allá del Río Santo Domingo (Mota-Vargas *et al.*, 2013, 2017), se sugiere que éste es o podría representar el límite donde se excluye competitivamente con su especie hermana (*Dendrotyx macroura*); es decir, B del diagrama de BAM; o bien podría ser una barrera biogeográfica (M) para la especie (Figura 3.2.A-panel B) y entonces habría que modificar la M original con la que calibramos el modelo.

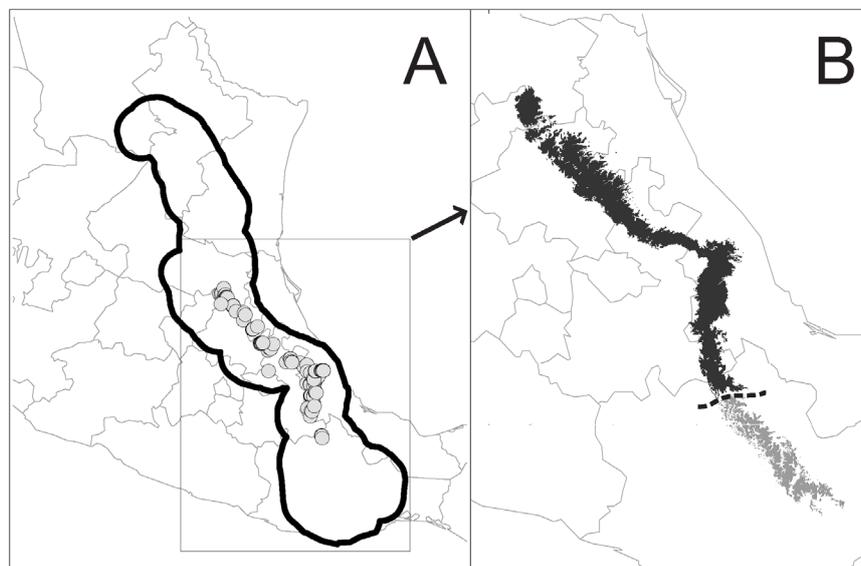


Figura 3.2.A. Puntos de registro y área de accesibilidad “M” (A). Modelo de *Dendrotyx barbatus* binario con un umbral de corte de 0.15 de probabilidad (que incluye al 5% de los registros de presencia); se muestra con una línea punteada al Río Santo Domingo, representando el límite sur de la distribución de la especie (B).

El diagrama BAM

Para entender la base teórica del funcionamiento de los MNE y los MDE, Soberón y Peterson (2005) desarrollaron un esquema conocido como el “diagrama BAM”, el cual se fundamenta en la intersección de tres subconjuntos o factores en la geografía (Figura 3.3). El primer factor se refiere a la presencia de las condiciones bióticas (“B”) necesarias para la especie, por ejemplo, interacciones con otras especies o la disponibilidad de recursos; el segundo factor corresponde con las condiciones abióticas (“A”); es decir, las variables ambientales; y finalmente, el tercer factor, que representa el área o espacio geográfico

que ha sido accesible para la especie (“M”) y sobre el cual ha tenido tiempo de explorar de acuerdo a sus capacidades de dispersión y movilidad en un período temporal dado. El área donde se interseccionan los tres subconjuntos corresponde al área teóricamente ocupada por la especie y se simboliza como G_0 ; por otro lado, el área de intersección entre las condiciones bióticas y abióticas adecuadas, pero no accesible para la especie, corresponde con un área de potencial de invasión y se simboliza como G_i ; donde la suma de G_0 y G_i corresponde con la geografía potencial o G_p (Figura 3.3).

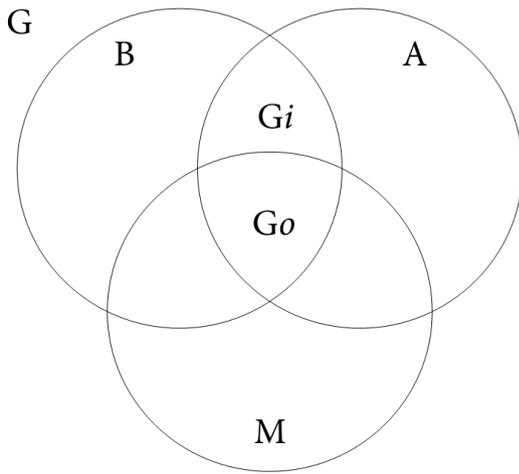


Figura 3.3. Diagrama BAM, modificado de Soberón (2010). El círculo B representa las condiciones bióticas, el círculo A las condiciones abióticas y el círculo M el área de accesibilidad geográfica para la especie. La intersección de los tres conjuntos G_o representa el área ocupada por la especie, mientras que G_i representa al área de potencial invasión; es decir, las condiciones bióticas y abióticas que son favorables para la especie pero que no son accesibles geográficamente

A pesar de la importancia teórica del diagrama BAM, es necesario reconocer que difícilmente se pueden incorporar a las interacciones ecológicas (B) en los ejercicios empíricos del MNE, esto por la complejidad de traducir espacialmente tales fenómenos; pero, por otro lado no es tan preocupante ya que B podría tener una relativa poca importancia de las interacciones ecológicas en la escala a la que usualmente se llevan a cabo los MNE, que usualmente implican escalas gruesas (Pearson y Dawson, 2003). De aquí se resalta que las interacciones bióticas influyen a escala fina y sólo raramente se manifestarán en efectos geográficos, que es lo que se conoce como “Hipótesis de ruido Eltoniano” (Soberón y Nakamura, 2009).

Por ello Saupe y colaboradores (2012) han propuesto que, en la práctica, es necesario ajustar el diagrama sólo a dos de sus componentes, la “A” y la “M”, resultando de ello tres configuraciones

básicas: 1) la clásica (donde la M y la A poseen la misma importancia), 2) la hutchinsoniana (donde la A es la que limita la presencia de la especie) y 3) la wallaceana (donde es la M la que limita a presencia de las especies). Para ejemplificar lo anterior, imaginemos que la limitante en la distribución de la especie de interés son las condiciones ambientales; es decir, la especie puede llegar a cualquier área (donde la M incluye totalmente a la A), en este caso aplicaría una configuración hutchinsoniana. Otro caso es donde la limitante en la distribución de la especie de interés es la accesibilidad a las áreas; es decir, la especie puede vivir bajo cualquiera de las condiciones ecológicas (donde la A incluye totalmente a la M), en este caso aplicaría una configuración wallaceana. La configuración clásica incluiría un intermedio entre las dos anteriores. Es necesario considerar estas configuraciones a la hora de hacer los MNE, ya que las conclusiones a las que se lleguen podrían contextualizarse como más confiables en las especies de tipo hutchinsonianas; ya que es en éstas donde los MNE tendrán mayor poder predictivo (Saupé *et al.*, 2012).

Los MNE tienen como fin, en sentido estricto, llegar a una estimación aproximada del nicho fundamental de la especie existente en la geografía; es decir G_p , si se considera al factor B, o simplemente el factor A si no se considera a B en el diagrama de BAM. De tal manera que, los MNE podrían predecir condiciones ambientalmente óptimas, incluyendo donde se encuentra la especie, más las regiones que históricamente no han sido accesibles, pero que potencialmente podría ocupar la especie. Ahora que si el interés es delimitar el área de distribución geográfica de una especie; es decir, aproximarse a G_o , como lo pretenden hacer los MDE, es necesario que el producto de salida del modelo se contextualice considerando tanto el área de accesibilidad, como quizá otros factores como el equilibrio climático (Araújo y Pearson, 2005) o el potencial cambio uso de suelo (e.g., Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2009).

Definiendo el área de accesibilidad “M”

Como se ha descrito anteriormente, tanto en los MNE como en los MDE, es necesario establecer una M o área de accesibilidad para generar los modelos, ya que un adecuado desempeño de los algoritmos está directamente relacionado con la extensión del área de calibración (Barve *et al.*, 2011). Por lo que es muy importante establecer la M previo al modelado, para mejorar la caracterización del nicho ecológico; y entonces, si así se requiere, como sería el caso de las especies con potencial de invasión, se sugiere posteriormente proyectar ese nicho calibrado en M, hacia las áreas de interés fuera de esta área de calibración (M).

Lo anterior implica que para la realización de MNE y MDE, el usuario debe tener conocimiento sobre aquellos aspectos históricos involucrados en la accesibilidad a las áreas, como son la existencia de barreras geográficas y las habilidades de dispersión de las especies. Debido a que se ha demostrado que la extensión geográfica del área donde se calibran los modelos de nicho ecológico influye directamente sobre el desempeño de los mismos (Barve *et al.*, 2011), la extensión de las coberturas utilizadas durante el procedimiento de modelado no debe ser establecido arbitrariamente; por el contrario, la delimitación y extensión de las coberturas debe apegarse a criterios históricos de accesibilidad y dispersión (en un período específico), que es la manera empírica para el establecimiento de la M. Para ello existen diversas propuestas metodológicas, todas basadas en la biología de las especies: 1) la utilización de las provincias biogeográficas (e.g., Morrone, 2005), asumiendo que estas provincias funcionan como una aproximación (*proxi*) de la historia biogeográfica de las especies, incluyendo la presencia de barreras geográficas y ecológicas; 2) el uso de las ecorregiones de los ecosistemas terrestres (e.g., Olson *et al.*, 2001), las cuales podrían representar el conjunto de condiciones ecológicas asociadas a la presencia de las especies. En ambos criterios podría ser conveniente

incrementar la M alrededor del límite de la provincia o ecorregión considerando la habilidad de dispersión de la especie bajo estudio. Finalmente, 3) el uso de círculos concéntricos (*buffers*) en torno a los registros de presencia, (considerando nuevamente la capacidad de dispersión de las especies), podría considerarse como un recurso (quizá no muy recomendado, pero aún válido) cuando ninguno de los dos criterios descritos anteriormente pudiese servir como una aproximación. Es importante remarcar que el uso de límites políticos no es recomendable y que, en todos los casos, se debe considerar el área total de accesibilidad de la especie y no sólo de una población o un área de interés particular. Para estos casos donde el interés de estudio esté enfocado a una región de distribución o población particular de la especie, se recomienda usar para la calibración, el área total de la M de la especie para el desarrollo de los MNE y MDE; y posterior a ello enfocarse a dicha región para la realización de los análisis subsecuentes de interés (e.g., Ortega-Andrade *et al.*, 2015).

Los tipos de algoritmos

Si bien no es el objetivo de este capítulo el describir cada uno de los algoritmos actualmente existentes, sí queremos resaltar algunas de las características básicas a considerar para la elección de estos (Cuadro 3.1). Dentro de sus diferencias se encuentran el tipo de datos biológicos que utilizan para crear el modelo, ya que existen algoritmos que sólo necesitan registros de presencia, otros trabajan con datos de presencia y ausencia, otros son algoritmos que usan presencias y pseudo-ausencias (las cuales se crean asumiendo la no presencia de la especie) y finalmente, los que usan las presencias y variables del entorno o de fondo (es decir, la caracterización de las condiciones ambientales presentes en el área de estudio). Entonces, la selección del algoritmo depende en gran parte del tipo de datos con los que se cuente; esto es importante debido a que, en términos del desempeño, hasta ahora no existe

una base sólida sobre la cual elegir alguno de estos (Qiao *et al.*, 2015a). La gran cantidad de trabajos que han realizado comparaciones de los diferentes algoritmos (e.g., Elith *et al.*, 2006; Guisan *et al.*, 2007; Peterson *et al.*, 2007; Tsoar, 2007; Ortega-Huerta y Peterson, 2008; Wisz *et al.*, 2008; Elith y Graham, 2009; Qiao *et al.*, 2015a) dejan como moraleja que no hay una guía disponible para la mejor selección del algoritmo a utilizar. Por lo tanto, se recomienda seleccionar el o los algoritmos considerando, además de los datos biológicos disponibles, los objetivos y las particularidades del estudio, por supuesto con base en la pregunta biológica a responder (Qiao *et al.*, 2015a).

Evaluación de los modelos

Una vez que se obtiene un modelo, es necesario evaluarlo, ya sea a través de su significancia estadística o bien a través de su desempeño, esto con la finalidad de determinar su calidad, ya que las decisiones que se tomen a partir de ellos dependerán de la validación de los mismos. Aunque algunos algoritmos incorporan como parte de su funcionamiento la realización de una evaluación de los modelos, es muy recomendable efectuar una validación independiente.

Para validar los modelos, el primer paso es hacer una partición de los datos de presencia en registros de calibración (aquellos usados para llevar a cabo el modelado) y de validación (aquellos registros usados crear el modelo), para esto se requiere seleccionar un porcentaje de los registros en cada caso. Se sugiere que, para la validación, los datos sean independientes tanto espacial como temporalmente de aquellos que se usan para la calibración del modelo; sin embargo, con frecuencia no se cuentan con esa posibilidad, por lo que se sugiere que al menos del conjunto total de datos de presencia, se use un porcentaje con una partición aleatoria simple, aunque ésta puede ser estructurada geográficamente o dirigida, dependiendo de los objetivos del trabajo.

También es importante considerar que hay dos estrategias para evaluar los modelos, Una primera estrategia es evaluar su desempeño mediante pruebas que nos dicen el grado de ajuste del modelo a los datos de validación y, por ende, nos sirven para determinar su utilidad para tratar el problema que estamos abordando. De ellas existen muchas métricas, como la Sensibilidad, la Especificidad, la Prevalencia, la Tasa de Clasificación Correcta (TCC), el Índice de Kappa, las Estadísticas de Habilidades Verdaderas (TSS por sus siglas en inglés), entre otras. Estas métricas mencionadas surgen de la evaluación de la matriz de confusión, que mide las presencias y ausencias correctamente asignadas, así como los errores de comisión y omisión (ver Fielding y Bell, 1997). Una segunda estrategia de evaluación es obtener la significancia estadística, donde se busca usar una prueba que nos diga cómo son los resultados de un modelo, con base en qué tanto se alejan de lo esperado al azar, como podría ser el caso de la prueba binomial, la curva ROC (por las singlas en inglés del término *Receiver Operating Characteristic*), la ROC parcial, entre otras. En cualquiera de los casos anteriores, dependiendo del tipo de salida del algoritmo utilizado, será necesario emplear técnicas de validación dependientes de un umbral o bien técnicas para evaluar modelos con salidas continuas. Sin embargo, la mayoría de ellas se basan en cuantificar los errores de omisión (el modelo predice ausencia de la especie, cuando en realidad la especie sí está presente) y errores de comisión (el modelo predice presencia de la especie, siendo una ausencia real).

En términos generales, un muy buen modelo tendería a tener una nula o baja tasa de omisión y una moderada tasa de comisión. Curiosamente, hasta ahora, hemos mencionado la importancia de conocer los errores de comisión; sin embargo, como dijimos a inicios del capítulo, las ausencias difícilmente se pueden obtener; por lo que los diversos métodos de validación con frecuencia son modificados, ya sea para sustituirlas con pseudo-ausencias (asumir la ausencia), sustituir las ausencias por una medida

de área total predicha respecto al total, o mediante métodos que permiten estimar ausencias cercanamente verdaderas (e.g., Mateo *et al.*, 2010).

El método de evaluación más común, quizá porque se obtiene automáticamente en el algoritmo de Maxent (Phillips *et al.*, 2006), es la curva ROC, la cual mide el área bajo la curva (AUC por sus siglas en inglés) y cuyos valores van de 0 a 1; sin embargo, existen diversas críticas a este método (Peterson *et al.*, 2008; Lobo *et al.*, 2008) que han encausado su modificación y con ello el desarrollo de la ROC parcial (Peterson *et al.*, 2008; Barve 2008), la cual les otorga más peso a los errores de omisión que a los de comisión.

Transferencias

La característica de reconstruir los nichos ecológicos en el espacio ambiental permite y otorga a los algoritmos también la capacidad de transferir (proyectar) esos nichos a otro espacio o a otro tiempo (Figura 3.2B). Esta posibilidad es en realidad simple, ya que basta contar con los escenarios espaciales o temporales a donde se desea proyectar, con las mismas coberturas (mismas variables y mismos nombres) para hacer la transferencia con un simple “click”. El principal problema radica, con mucha frecuencia, que no nos preocupamos por conocer los ambientes *a priori* a donde vamos a hacer las transferencias. Particularmente, no ponemos atención a cómo el algoritmo que estamos usando “toma” las decisiones de predecir la presencia potencial del nicho de la especie en un pixel dado, cuando encuentra climas que no son análogos (similares) y es que los algoritmos se “comportan” de manera distinta en cada caso (Owens *et al.*, 2013).

Para ejemplificar el punto anterior, pensemos en un caso hipotético donde modelamos una especie que, a partir de sus registros en la geografía a lo largo del año, conocemos que vive en un intervalo con un límite de temperatura máxima de 20°C. Cuando hacemos el modelo de nicho de esta especie, se

puede transferir a un escenario temporal futuro donde la temperatura será mayor y llegará a 24°C. En este caso, algún algoritmo transferirá la presencia potencial de la especie sólo a píxeles donde haya valores máximos de 22°C; pero otro algoritmo podrá predecir su presencia potencial en píxeles con valores de hasta 24°C, con base en la posibilidad de permitir seguir una determinada “tendencia” estadística descrita por los propios datos. Si bien en este ejemplo simple no sabemos qué es lo correcto, es necesario tomar en cuenta que existen más posibilidades, por lo cual es nuestra responsabilidad conocer esa analogía climática entre los escenarios ante los cuales vamos a transferir y evitar en lo posible, hacer cualquier tipo de inferencias en aquellas zonas climáticamente no análogas. Para una descripción detallada de este fenómeno ver el trabajo de Owens y colaboradores (2013).

No obstante, es importante considerar que hoy en día existen análisis que permiten identificar a las zonas no análogas, como el análisis de “Superficie de Similitud Ambiental Multivariante” (MESS por sus siglas en inglés, Elith *et al.*, 2010) que se puede implementar automáticamente en Maxent. Una alternativa mejorada es la prueba de “Paridad Orientada a la Movilidad” (MOP por sus siglas en inglés) y que se puede implementar en R (Owens *et al.*, 2013).

Aplicaciones

Los modelos de nicho ecológico han sido aplicados a una gran variedad de preguntas biológicas, pero reconociendo de antemano que nos vamos a quedar cortos, haremos referencia al menos a algunas de las aplicaciones más comunes: la descripción y mejoramiento de las distribuciones geográficas de las especies así como el reconocimiento de patrones biogeográficos; la evaluación del riesgo potencial de invasión de especies exóticas y su efecto sobre las comunidades nativas; la evaluación de los efectos del cambio climático (pasado y futuro) en las especies y en los ecosistemas; el análisis del estado

de amenaza de poblaciones, especies y ecosistemas e identificación de áreas prioritarias para su conservación; el descubrimiento de nuevas poblaciones; el entendimiento de patrones de diferenciación a través de análisis de conservadurismo y evolución de nichos ecológicos; la incorporación de caracteres ecológicos en las filogenias; el estudio de interacciones ecológicas; el análisis de la abundancia de las especies; la descripción y el mapeo de patrones epidémicos; el entendimiento de las distribuciones de tipo estacional y la migración; la identificación de áreas para reforestación o reintroducción de poblaciones, entre muchas otras.

Perspectivas

Desde los primeros ejercicios usando algoritmos de nicho (e.g., Soto *et al.*, 1996), hasta los modernos y cada vez más complejos (Warren y Seifert, 2011; Muscarella *et al.*, 2014), un común denominador dentro de los principales problemas que enfrentan los MNE es la cantidad y calidad de los datos biológicos, ya que existen demasiadas zonas en la geografía que han sido poco muestreadas, por lo que para muchas especies existen muy pocos datos. Además, para aquellas especies con una buena cantidad de datos, no son en su mayoría obtenidos con muestreos estandarizados. De igual forma, las

variables climáticas con frecuencia son deficientes para caracterizar bien los ambientes en ciertas regiones del planeta, o para ciertas escalas de interés, lo que provoca baja calidad de la información. Sin embargo, a pesar de las actuales limitantes, el incremento del poder de las computadoras, la generación de mayor y mejor calidad de información biológica y ambiental, así como el incremento a la accesibilidad a las mismas, sumado a los grandes avances en la teoría y la práctica en la aplicación de los MNE, nos invitan también a reflexionar sobre la necesidad de seguir generando preguntas que nos lleven a superar nuestra propia imaginación.

Por otro lado, gracias a todo el proceso de aprendizaje que hemos tenido durante las últimas décadas, ya se han planteado nuevas directrices para seguir ampliando el campo del modelado; por ejemplo, la creación de algoritmos más complejos, o aquellos que ahora están incorporando otras aproximaciones, como las basadas en procesos (e.g., Lira-Noriega *et al.*, 2013; Peterson *et al.*, 2015). Además, otros esfuerzos están encaminados a integrar variables bióticas (interacciones inter-específicas; Araújo y Luoto, 2007), lo que derivará en comprender mejor los patrones de distribución de las especies, la evolución de las mismas y, por ende, establecer estrategias de conservación más adecuadas.

Agradecimientos

Agradecemos a Claudia Moreno por la invitación a escribir este capítulo, al Dr. Juan Parra y la Dra. Ángela Cuervo por facilitarnos información, al INECOL, A. C. y su posgrado por el apoyo a los autores. La publicación de este libro fue financiada por el proyecto 222632 “Evaluación de la diversidad de especies mediante el análisis e integración de elementos ecológicos, funcionales y evolutivos” del Fondo SEP-CONACYT de Ciencia Básica.

Referencias bibliográficas

- Anderson RP (2003) Real vs. artefactual absences in species distributions: Tests for *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae) in Venezuela. *Journal of Biogeography* 30:591–605.
- Araújo MB, Pearson RG (2005) Equilibrium of species’ distributions with climate. *Ecography* 28: 5.
- Araújo MB, Luoto M (2007) The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16:743–753.
- Barve N (2008) *Tool for Partial-ROC*. Version 1. Lawrence, KS: Biodiversity Institute. <http://kuscholarworks.ku.edu/dspace/handle/1808/10059>.
- Barve N, Barve V, Jiménez-Valverde A, Lira-Noriega A, Maher SP, Peterson AT, Soberón J, Villalobos F (2011) The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222:1810–1819.
- Blonder B, Lamanna C, Violle C, Enquist BJ (2014) The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography* 23:595–609.
- Boria RA, Olson LE, Goodman SM, Anderson RP (2014) Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling* 275:73–77.
- Busby JR (1991) BIOCLIM – A bioclimate analysis and prediction system. In: Margules CR, Austin MP (eds.) *Nature conservation: Cost effective biological surveys and data analysis*. CSIRO, Melbourne, 64–68 pp.
- Carpenter G, Gillison AN, Winter J (1993) DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation* 2:667–680.

- Chase JM, Leibold MA (2003) *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press. EUA. 212 Pp.
- Colwell RK, Rangel TF (2009) Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:19644–19650.
- Cuervo-Robayo AP, Téllez-Valdés O, Gómez-Alboreo MA, Venegas-Barrera CS, Manjarrez J, Martínez-Meyer E (2014) An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology* 34:2427–2437.
- Elith J, Graham C (2009) Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography* 32:66–77.
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudik M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick J, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JM, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire R, Soberón J, Williams S, Wisz MS, Zimmermann NE (2006) Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129–151.
- Elith, J, Leathwick JR, Hastie T (2008) A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77:802–813.
- Elith J, Kearney M, Phillips S (2010) The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 330–342.
- Elton C (1927) *Animal ecology*. Sedgwick and Jackson, Londres, Inglaterra.
- Encarnación-Luévano A, Rojas-Soto O, Sigala-Rodríguez J (2013) Activity response to climate seasonality in species with fossorial habits: a niche modeling approach using the Lowland Burrowing Treefrog (*Smilisca fodiens*). *PLoS ONE* 8(11):e78290.
- Fielding AH, Bell JF (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24:38–49.
- Grinnell J (1917) The niche relationship of the California Thrasher. *Auk* 34:427–433.
- Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147–186.
- Guisan A, Edwards Jr. TC, Hastie T (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* 157:89–100.
- Guisan A, Zimmermann NE, Elith J, Graham CH, Phillips S, Peterson AT (2007) What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species' characteristics? *Ecological Monographs* 77:615–630.
- Hastie T, Tibshirani R (1990) Generalized additive models: some applications. *Journal of the American Statistical Association* 82:371–386.
- Hijmans RJ, Cameron S, Parra J, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965–1978.
- Hirzel AH, Hausser J, Chessel D, Perrin N (2002) Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83:2027–2036.
- Hutchinson EG (1957) Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symposia on *Quantitative Biology* 22:415–427.
- Karger DN, Conrad O, Böhner J, Kawohl T, Kreft H, Soria-Auza RW, Zimmermann NE, Linder HP, Kessler M (2017) Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data* 4:170122.

- Leibold MA (1995) The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76:1371–1382.
- Lira-Noriega A, Soberón J, Miller CP (2013) Process-based and correlative modeling of desert mistletoe distribution: a multiscalar approach. *Ecosphere* 4:99.
- Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Real R (2008) AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17:145–151.
- Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Hortal J (2010) The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography* 33:103–114.
- Martínez-Meyer E (2005) Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions. *Biodiversity Informatics* 2: 42–55.
- Mateo RG, Croat TB, Felicísimo AM, Muñoz J (2010) Profile or group discriminative techniques? Generating reliable species distribution models using pseudo-absences and target-group absences from natural history collections. *Diversity and Distributions* 16:84–94.
- McCullagh P, Nelder JA (1989) *Generalized linear models*. Chapman & Hall, Washington, D. C.
- Morrone JJ (2005) Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:207–252.
- Morrone JJ (2014) Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782:1–110.
- Mota-Vargas C, Rojas-Soto O (2012) The importance of defining the geographic distribution of species for conservation: The case of the Bearded Wood-Partridge. *Journal for Nature Conservation* 20:10–17.
- Mota-Vargas C, Rojas-Soto O (2016) Taxonomy and ecological niche modeling: Implications for the conservation of wood partridges (genus *Dendrortyx*). *Journal for Nature Conservation* 29:1–13.
- Mota-Vargas C, Rojas-Soto O, Lara C, Castillo-Guevara C, Ballesteros-Barrera C (2013) Geographic and ecological analysis of the Bearded Wood Partridge *Dendrortyx barbatus*: some insights on its conservation status. *Bird Conservation International* 23:371–385.
- Mota-Vargas C, Galindo-González J, Rojas-Soto O (2017) Crumble analysis of the historic sympatric distribution between *Dendrortyx macroura* and *D. barbatus* (Aves: Galliformes). *PLoS ONE* 12(8):e0183996.
- Muscarella R, Galante PJ, Soley-Guardia M, Boria RA, Kass JM, Uriarte M, Anderson RP (2014) ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution* 5:1198–1205.
- Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GVN, Underwood EC, D'amico JA, Itoua I, Strand HE, Morrison JC, Loucks CJ, Allnutt TF, Richetts TH, Kura Y, Lamoreux JF, Wettengel WW, Hedao P, Kassem KR (2001) Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioScience* 51:933–938.
- Ortega-Andrade HM, Prieto-Torres DA, Gómez-Lora I, Lizcano DJ (2015) Ecological and geographical analysis of the distribution of the mountain tapir (*Tapirus pinchaque*) in Ecuador: Importance of protected areas in future scenarios of global warming. *PLoS ONE* 10(3):e0121137.
- Ortega-Huerta MA, Peterson AT (2008) Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: a test of six presence-only method. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:205–216.

- Owens HL, Campbell LP, Dornak LL, Saupe EE, Barve N, Soberón J, Ingenloff K, Lira-Noriega A, Hensz CM, Myers CE, Peterson AT (2013) Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling* 263:10–18.
- Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicted the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelop models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12:361–371.
- Peterson AT, Soberón J (2012) Species distribution modeling and ecological niche modeling: Getting the concepts right. *Natureza & Conservação* 10:102-107.
- Peterson AT, Papeş M, Eaton M (2007) Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography* 30: 550–560.
- Peterson AT, Papeş M, Soberón J (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 213:63–72.
- Peterson AT, Papeş M, Soberón J (2015) Mechanistic and correlative models of ecological niches. *European Journal of Ecology* 1:28–38.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231–259.
- Pulliam HR (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3:349–361.
- Qiao H, Soberón J, Peterson AT (2015a) No silver bullets in correlative ecological niche modelling: insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods in Ecology and Evolution* 6:1126–1136.
- Qiao H, Lin C, Jiang Z, Ji L (2015b) Marble algorithm: a solution to estimating ecological niches from presence-only records. *Scientific Reports* 5: 14232–14232.
- Qiao H, Peterson AT, Campbell LP, Soberón J, Ji L, Escobar LE (2016) NicheA: creating virtual species and ecological niches in multivariate environmental scenarios. *Ecography* 39:805–813.
- Qiao H, Feng X, Escobar LE, Peterson AT, Soberón J, Zhu G, Papeş M (2018) An evaluation of transferability of ecological niche models. *Ecography* DOI: 10.1111/ecog.03986.
- QGIS Development Team (2018) *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
- R Core Team (2018) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ríos-Muñoz CA, Navarro-Sigüenza AG (2009) Efectos del cambio de uso de suelo en la disponibilidad hipotética de hábitat para los psitácidos de México. *Ornitología Neotropical* 20:491–509.
- Rojas-Soto O, Navarro-Sigüenza AG, Espinosa de los Monteros A (2010) Systematics and bird conservation policies: the importance of species limits. *Bird Conservation International* 20:176–185.
- Ryder OA (1986) Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. *Trends in Ecology and Evolution* 1:9–10.
- Saupe EE, Barve V, Myers CE, Soberón J, Barve N, Hensz CM, Peterson AT, Lira-Noriega A (2012) Variation in niche and distribution model performance: the need for a priori assessment of key causal factors. *Ecological Modelling* 237–238:11–22.

- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) 2010. *Norma Oficial Mexicana NOM-059- ECOL-2001, Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo*. Diario Oficial de la Federación, Secretaría de Gobernación, México.
- Soberón J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10:1115–1123.
- Soberón J (2010) Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography* 33:159–167.
- Soberón J, Nakamura M (2009) Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:19644–19650.
- Soberón J, Peterson AT (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1–10.
- Soberón J, Osorio-Olvera L, Peterson T (2017) Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88:437–441.
- Soto M, Giddings L, Gómez M (1996) Algunos usos de Bioclimas: un sistema especializado de información geográfica. *Boletín de Investigaciones Geográficas Número Especial* 4: 63–83.
- Stockwell D, Peters D (1999) The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13: 143–158.
- Tsoar A, Allouche O, Steinitz O, Rotem D, Kadmon R (2007) A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution. *Diversity and Distribution* 13:397–405.
- Van Aelst S, Rousseeuw P (2009) Minimum volume ellipsoid. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics* 1:71–82.
- Warren DL, Seifert SN (2011) Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21:335–342.
- Wisz MS, Hijmans RJ, Li J, Peterson AT, Graham CH, Guisan A, NCEAS Predicting Species Distributions Working Group (2008) Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distribution* 14:763–773.
- Zink RM (2004) The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 561–564.
- Zunino M, Zullini A (2003) *Biogeografía, la dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. Pp. 359.