

## INTRODUCCION A LOS ANÁLISIS ESPACIALES CON ÉNFASIS EN MODELOS DE NICHO ECOLÓGICO

ANGELA P. CUERVO-ROBAYO<sup>1,2</sup>, LUIS E. ESCOBAR<sup>3\*</sup>, LUIS A. OSORIO-OLVERA<sup>1,4</sup>, JAVIER NORI<sup>5</sup>, SARA VARELA<sup>6</sup>, ENRIQUE MARTÍNEZ-MEYER<sup>1</sup>, JORGE VELÁSQUEZ-TIBATÁ<sup>7</sup>, CLARITA RODRÍGUEZ-SOTO<sup>8</sup>, MARIANA MUNGUÍA<sup>2</sup>, NORA P. CASTAÑEDA-ÁLVAREZ<sup>9</sup>, ANDRÉS LIRA-NORIEGA<sup>10</sup>, MARIANO SOLEY-GUARDIA<sup>11</sup>, JOSEP M. SERRA-DÍAZ<sup>12</sup>, A. TOWNSEND PETERSON<sup>13</sup>

<sup>1</sup>*Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México Distrito Federal 04510, México.* <sup>2</sup>*Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Insurgentes Sur-Periférico 4903, Tlalpan, México Distrito Federal 14010, México.* <sup>3</sup>*Department of Fisheries, Wildlife and Conservation Biology, University of Minnesota, Estados Unidos.* <sup>4</sup>*Departamento de Matemáticas de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.* <sup>5</sup>*Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA-CONICET), Centro de Zoología Aplicada, Universidad Nacional de Córdoba, Rondeau 798, Córdoba, Argentina.* <sup>6</sup>*Museum für Naturkunde, Leibniz Institute for Evolution and Biodiversity Science, Berlin, Germany.* <sup>7</sup>*Laboratorio de Biogeografía Aplicada, Instituto Alexander von Humboldt, Calle 28ª # 15-09, Bogotá D.C., Colombia.* <sup>8</sup>*Centro de Estudios e Investigación en Desarrollo Sustentable, Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca, Estado de México.* <sup>9</sup>*Global Crop Diversity Trust, Platz der Vereinten Nationen 7, 53113, Bonn, Germany.* <sup>10</sup>*Catedrático CONACyT, Red de Estudios Moleculares Avanzados, Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz.* <sup>11</sup>*Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, Ciudad Universitaria, 11501-2060, San Pedro, Costa Rica.* <sup>12</sup>*Ecoinformatics and Biodiversity, Department of Bioscience, Aarhus University, Ny Munkegade 114, Aarhus C DK-8000, Denmark.* <sup>13</sup>*Biodiversity Institute, University of Kansas, Lawrence, KS 66045, Estados Unidos.*

**Resumen.**—En 2016 implementamos un sistema de seminarios de enseñanza, en formato de videos libres y accesibles desde internet, con la finalidad de dar a conocer de forma sencilla y en castellano, las bases conceptuales y aplicaciones de los modelos de nicho ecológico en estudios de ecología, conservación biológica, epidemiología y agrobiodiversidad, así como su implementación para el diseño de políticas públicas de los recursos naturales. Cada seminario fue desarrollado por uno o varios expertos discutiendo conceptos, métodos y diferentes herramientas disponibles para elaborar modelos de distribución de especies. Este manuscrito reúne los resúmenes de cada uno de los seminarios en línea, dando referencias clave para cada tema y el enlace al video correspondiente. Los videos están disponibles de forma libre en YouTube o en formato .mp4 bajo solicitud.

**Palabras clave.**—Ecología espacial; biogeografía; conservación; distribución de especies; en línea; modelos de nicho ecológico; seminarios; video; enseñanza; capacitación en línea.

---

\*Enviar correspondencia a: E-mail: [lescobar@umn.edu](mailto:lescobar@umn.edu).

*Abstract.*—In 2016, we implemented a system of seminars for teaching, in open access video format available via the Internet, aiming to show in Spanish and in simple form the conceptual bases and applications of ecological niche modeling in studies of ecology, biological conservation, epidemiology, and agro-biodiversity, as well as its implementation for designing public policies for natural resources. Each seminar was developed by one or several experts discussing concepts, methods, and tools available to construct species distribution models. This manuscript assembles the abstracts for each of the seminars online, providing key references for each topic and links to the corresponding videos. The videos are available freely via YouTube or in .mp4 format by request.

*Key words.*—Spatial analysis; biogeography; conservation; species distributions; online; ecological niche modeling; seminar; video; teaching, online training.

El modelado de nicho ecológico permite estudiar la distribución geográfica de las especies e identificar aquellos factores ambientales que la limitan (Peterson et al. 2011). En general, los modelos de nicho ecológico relacionan datos de presencia (y algunas veces también de ausencia) de las especies con una serie de parámetros ambientales para generar una aproximación de las condiciones que favorecen la presencia de las poblaciones de la especie (el nicho ecológico). Este modelo se calcula en un espacio ambiental multidimensional para luego ser proyectado al espacio geográfico para generar un mapa que representa una distribución potencial (Peterson et al. 2011). Junto con otra serie de análisis espaciales, los modelos de nicho ecológico han permitido ampliar las preguntas que se abordan desde el campo de la biogeografía (Peterson 2008). El modelado de nicho ecológico es un campo en constante evolución y adaptación a nuevas preguntas y métodos. Por esto, los ecólogos, biólogos, epidemiólogos y biogeógrafos necesitan estar en constante actualización.

En este sentido, las redes sociales son un medio eficiente para conectar y actualizar a la comunidad científica, diluyendo las barreras en espacio y tiempo, ya que permiten la comunicación en tiempo real en casi todo el mundo (Kaplan & Haenlein 2010); por ello, actualmente son un medio altamente utilizado entre jóvenes investigadores para el uso compartido de la información (Tachibana 2014). Este trabajo tiene como objetivo dar a conocer a científicos de habla hispana interesados en el modelado de nichos ecológicos y otros análisis espaciales una primera serie de seminarios en línea. Se presentaron 13 seminarios por parte de 15 especialistas en el campo radicados en 6 países.

Según las estadísticas de la página de YouTube ([www.youtube.com](http://www.youtube.com); a enero 2017) se registraron al menos ~8500 visualizaciones a los videos, con un rango de edad de la audiencia de 25–34 años, seguido por un rango de 35–44 años. Las visualizaciones se efectuaron desde 19 países, con mayor audiencia en México, Colombia, Perú, Argentina y Ecuador (Cuadro 1), pero la presente publicación puede ampliar la audiencia de los seminarios (expandiendo el número de usuarios y la lista de países desde los cuales se efectúan las visualizaciones).

Los seminarios están organizados en tres grupos: (i) bases conceptuales de los modelos de nicho ecológico; (ii) aplicaciones de los modelos; y (iii) tutoriales de las herramientas disponibles. Este artículo pretende estimular el interés en este campo de investigación presentando una síntesis de los seminarios ofrecidos y los enlaces a sus videos correspondientes en los que se explican las bases conceptuales y métodos modernos para generar modelos de nicho ecológico.

#### BASES CONCEPTUALES DE LOS MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICOS

##### *El Diagrama BAM*

El diagrama **BAM** (Soberón & Peterson 2005) es un marco conceptual de referencia para pensar en torno a los factores bióticos (**B**), abióticos (**A**) y de accesibilidad o movilidad (**M**) que son determinantes para explicar las áreas de distribución de las especies. Cuando los conjuntos de áreas **B**, **A** y **M** de una especie coinciden geográficamente, se podrán encontrar poblaciones de dicha especie, ya que esas localidades serían accesibles, **M**, y presentarían las condiciones ambientales, **A**, y las interacciones interespecíficas suficientes, **B**, para mantener una tasa

demográfica neta positiva. Estas localidades constituyen el área ocupada ( $B \cap A \cap M$ ).

El diagrama **BAM** puede usarse para entender por separado la influencia de cada uno de los tres conjuntos de factores, pero también para deducir cómo su variación espacial y temporal puede estar afectando la distribución de una especie (Hutchinson 1978, Soberón 2007). En este sentido **B** está compuesto por variables de tipo *bionómico* (relacionadas dinámicamente con la especie), que caracterizan interacciones interespecíficas (positivas o negativas), incluyendo recursos de los cuales depende la especie de interés. **A** corresponde a variables *escenopoéticas* o no dinámicas (no son modificadas, en un sentido amplio, por la especie), y que típicamente son más estables en el tiempo, tales como el clima de una región. Finalmente, **M** corresponde a una hipótesis sobre el área sobre la cual la especie tiene, o ha tenido, acceso para dispersarse (Barve et al. 2011; ver también Anderson & Raza 2010).

Cada uno de estos tres factores se cuantifica y está disponible de manera diferente. La información de **B** es, por lo general, muy escasa, ya que generalmente desconocemos cuáles son las interacciones con otras especies y cómo varían éstas a través del espacio y tiempo. Gran parte de la información de **A** está disponible a diversas resoluciones espaciales y temporales, por ejemplo, en forma de coberturas bioclimáticas; y **M** debería calcularse a partir de la capacidad de dispersión de la especie a través del tiempo. En la práctica, debido al amplio desconocimiento de **B**, se suele operar con los factores **A** y **M**, aunque **B** pueda ser un factor determinante a escalas pequeñas (Soberón & Nakamura 2009) e incluso se ha sugerido un efecto importante de **B** a escalas continentales (e.g., Gutiérrez et al. 2014; Wisz et al. 2012). Quizás lo más importante es que el diagrama **BAM** es una referencia para pensar formalmente sobre distintas combinaciones de los tres conjuntos de factores (Peterson et al. 2011) para preguntarse: ¿Qué zonas son potencialmente habitables para una especie (área invadible)? ¿Qué determina una localidad de presencia o ausencia de una especie? ¿Cómo operan los algoritmos para hacer modelos de nicho ecológico dependiendo de las configuraciones del **BAM** (por ej., **BAM** clásico, mundos de Wallace y Hutchinson; Saupé et al. 2012)? ¿Los algoritmos analizan la periferialidad ambiental y riesgos de extrapolación (Owens et al. 2013)? Este enfoque también permite explorar una teoría más general

de la biodiversidad que incorpore la demografía (Soberón 2010). La sugerencia es que un buen ejercicio de modelado de nichos ecológicos, así como la edición posterior del modelo para aproximar al área de distribución deseada, debe ir acompañado de su propia configuración del diagrama **BAM**.<sup>2</sup>

Cuadro 1. Lista de países en los que se ha reportado por lo menos una hora de visualización.

País	Horas de visualización
México	711
Colombia	295
Perú	102
Argentina	78
Ecuador	60
Estados Unidos	59
Brasil	42
Chile	29
España	27
Guatemala	15
Costa Rica	14
Venezuela, Reino Unido	8 c/u
Bolivia	5
Francia	3
Nueva Zelanda, Canadá, Uruguay, Nicaragua	2 c/u

#### APLICACIONES DE LOS MODELOS DE NICHOS Y MODELOS DE DISTRIBUCIÓN

##### *Biogeografía de la Conservación, Anfibios y Reptiles*

En la actualidad existe una crisis global de pérdida de biodiversidad. Históricamente muchas decisiones para la conservación de la biodiversidad se han basado en disposiciones políticas sin dar suficiente importancia a la preservación de los ambientes naturales, su biodiversidad y los servicios ecosistémicos que proveen (Margules & Pressey 2000). No obstante, este tipo de decisiones son críticas en la conservación, y requieren un entendimiento de la situación al menos a escalas espaciales gruesas. En los últimos años, se ha consolidado la *biogeografía de la conservación*, sub-disciplina de la biología de la conservación enfocada en los procesos y patrones que operan a escalas espacio-temporales amplias y resoluciones gruesas (Ladle & Whittaker 2011). La biogeografía de la conservación utiliza principios, teorías y análisis de la biogeografía relacionados a la dinámica de las distribuciones de diversos taxa, para abordar

<sup>2</sup>[https://youtu.be/Px\\_bGt-neh8?list=PLu\\_3tLNPCPDZd0VvXVCt9XHcNx7L9E\\_e](https://youtu.be/Px_bGt-neh8?list=PLu_3tLNPCPDZd0VvXVCt9XHcNx7L9E_e)

problemas relacionados a la conservación de la biodiversidad (Ladle & Whittaker 2011).

En este seminario se abordan estudios de biogeografía de la conservación que buscan generar información científica para la toma de decisiones para la conservación de los anfibios y reptiles de Sudamérica. Entre los ejes temáticos se destacan: (i) la determinación de zonas vulnerables a invasiones de la rana toro norteamericana (*Lithobates catesbianus*) en Argentina y, luego, a lo largo de Sudamérica, considerando escenarios de cambio climático (Nori et al. 2011) y zonas vulnerable a la invasión de las tortugas acuáticas más comercializadas en Argentina (Nori et al. 2016); (ii) el estudio de la eficiencia del sistema global de áreas protegidas para representar a los anfibios (Nori et al. 2015; Nori & Loyola 2015); (iii) el estudio de la exposición de los reptiles de Argentina al cambio climático (Nori et al. 2016); y (iv) la determinación de áreas prioritarias para conservación en el Gran Chaco Sudamericano (Nori et al. 2016) y la provincia de Córdoba en Argentina (Nori et al. 2013). Estos ejemplos representan una muestra de los artículos científicos realizados exclusivamente para aportar información útil en la toma de decisiones para la conservación de la biodiversidad. Algunos estudios están siendo considerados por los tomadores de decisiones o incluso han sido generados específicamente por requerimiento de éstos. Sin embargo, muchas veces la valiosa información, luego de ser generada, no es utilizada o siquiera detectada por los tomadores de decisiones. En ese sentido, la interacción y articulación entre los científicos del área y las esferas políticas encargadas de la toma de decisiones resulta indispensable.<sup>3</sup>

#### [Territorios de Oportunidad para Mejorar la Conservación Considerando Factores Socio-ambientales](#)

La identificación y planeación de áreas prioritarias para la conservación, así como el uso eficiente de los recursos son aspectos fundamentales en el éxito de la conservación biológica (Valenzuela & Vázquez 2007). Por ello, se ha desarrollado un enfoque de investigación cuyo objetivo es identificar las áreas que deben priorizarse para la distribución de los escasos recursos dedicados al manejo de la biodiversidad y desvincular estas áreas de los factores que amenazan su persistencia, por ejemplo, la

planificación sistemática para la conservación (PSC; Margules & Sarkar 2009).

La PSC debe tener en cuenta muchos criterios para garantizar un equilibrio entre la conservación de la biodiversidad y otros tipos de uso de la tierra (Faleiro & Loyola 2013). Su eficiencia puede ser mayor si se tienen en cuenta las dimensiones sociales y humanas, incluyendo la gobernabilidad y la voluntad política (p.ej., Faleiro & Loyola 2013). Debido a que la biodiversidad es difícil de estimar y conservar en su totalidad, se propone usar medidas parciales o subrogados que pueden ser determinadas más fácilmente (Margules & Sarkar 2009). En este sentido, existen especies de mayor interés para la conservación, como las especies bandera y las especies con ámbitos hogareños amplios (Valenzuela & Vázquez 2007).

En este seminario se presenta la aplicación de la PSC en la identificación de escenarios de priorización para la conservación de vertebrados terrestres en México, considerando factores socio-ambientales que pueden influir en la conservación. En este ejercicio se usó el software Zonation (Moilanen et al. 2011) para desarrollar diferentes escenarios de priorización a través de un análisis de costo-beneficio que reduce las limitaciones socioeconómicas y permite aprovechar las oportunidades políticas para la conservación (para un enfoque similar ver Faleiro & Loyola 2013). El algoritmo de priorización Zonation calcula la contribución relativa de cada celda para lograr el objetivo de conservación, utilizando la regla de eliminación de superficie original “área núcleo” (Moilanen et al. 2009 para más detalles). Zonation ofrece la posibilidad de penalizar las zonas de acuerdo a la importancia de los factores, lo que permite un equilibrio entre los beneficios y costos para las acciones de conservación (Moilanen et al. 2011). En este trabajo, a cada especie y variable se le asignó un valor de importancia diferente (ver Faleiro & Loyola 2013). Los resultados mostraron que la mayor concentración de biodiversidad converge en regiones con gran persistencia de la cobertura natural y alta gobernabilidad local, definida como la voluntad de las personas de participar en acciones de conservación. Los resultados del estudio de caso presentado en este seminario resaltan la relevancia de las variables socioeconómicas para futuros modelos de nicho ecológico, diseño de políticas ambientales e implicaciones para el cambio climático.<sup>4</sup>

<sup>3</sup> [https://youtu.be/semcgnTLd8?list=PLu\\_3lNCPDZd0VvVXVCt9XHeNx7L9E](https://youtu.be/semcgnTLd8?list=PLu_3lNCPDZd0VvVXVCt9XHeNx7L9E)

<sup>4</sup> [https://youtu.be/Dmyn5votC0?list=PLu\\_3lNCPDZd0VvVXVCt9XHeNx7L9E](https://youtu.be/Dmyn5votC0?list=PLu_3lNCPDZd0VvVXVCt9XHeNx7L9E)

### Gradiente de Impacto Humano y Biodiversidad

Las actividades humanas han causado cambios drásticos en los paisajes naturales; estos cambios han provocado la extinción local de algunas especies y por lo tanto pérdida de la biodiversidad. La extinción no es azarosa, si no depende de una serie de factores biológicos y ambientales. En particular, la sensibilidad de las especies a la degradación puede estar asociada a caracteres especie-específicos. Por lo tanto, asociar los caracteres de las especies (p.ej., grupos tróficos, masa corporal) con atributos ambientales, permite detectar el potencial impacto ecológico de la pérdida de una especie en los hábitats, debido a la función que desempeña la especie en los ecosistemas estudiados (p.ej., los frugívoros son potenciales dispersores de semillas y los nectarívoros polinizadores). Adicionalmente, esta relación permite la detección de sitios con riesgo latente para la biodiversidad mediante la identificación de los impactos que más afectan al grupo taxonómico de interés.

En este seminario se presenta una propuesta para diseñar un gradiente de impacto humano de biodiversidad (GIHB) basado en el análisis de ordenación RLQ (Dolédec et al. 1996) y "fourth corner" (Dray & Legendre 2008), el cual tiene como objetivo identificar especies y caracteres asociados a sitios con diferentes grados de degradación humana (Munguía et al. 2016). Se utilizaron datos de localidades de especies de mamíferos (CONABIO 2012) para seleccionar sitios de 50 km de radio con alta completitud de especies en las comunidades analizadas. Se incluyeron 211 especies de mamíferos terrestres y nueve variables ambientales biofísicas, geofísicas y de impacto humano, las cuales fueron procesadas en un sistema de información geográfico (ESRI 2014) y analizadas con la librería ade4 (Dray & Dufor 2007) en el paquete estadístico R (R Core Team 2014). Los caracteres de las especies evaluados fueron de tres tipos: modo de locomoción, hábito trófico y masa corporal. El GIHB detectado para los mamíferos fue conformado principalmente por el porcentaje de cobertura de plántulas, la riqueza de plantas, el porcentaje de cobertura vegetal bajo dosel (CONAFOR 2009) y el índice de densidad humana basado en imágenes espaciales de luces nocturnas (NOAA/NESDIS/NCEI 2011). Los resultados muestran que los caracteres asociados con sitios menos impactados por el hombre fueron los grupos tróficos carnívoros y los frugívoro-

herbívoros, así como los mamíferos con tamaño corporal mayor a 17.8 kg, lo que sugiere que estos son caracteres sensibles a la degradación. Por otro lado, los mamíferos con hábito trófico granívoro, y tipo de locomoción fosorial y semi-fosorial están asociados a los sitios más impactados. Este marco puede ser replicado en otras áreas con menos información, en donde se necesite identificar especies en riesgo al cambio en el uso del suelo. Las variables más importantes asociadas al impacto humano del GIHB fueron mapeadas en conjunto para resaltar los sitios con mayor riesgo para los mamíferos en el país. Dada la crisis de biodiversidad y la acelerada tasa de extinción sin precedentes que actualmente enfrentamos (Levin 2005; Barnosky et al. 2011) existe la necesidad de continuar detectando diversos indicadores y especies sensibles a la degradación para el monitoreo de los ecosistemas.<sup>5</sup>

### Identificación de Prioridades de Conservación de los Parientes Silvestres de Cultivos

Los sistemas de producción de alimentos enfrentan nuevos retos que impulsan el desarrollo de alternativas para la producción de más alimentos para una población humana en crecimiento, utilizando recursos naturales de manera eficiente, y reduciendo los impactos ambientales negativos asociados a la agricultura. Con el mejoramiento genético de cultivos es posible obtener variedades para incrementar la producción por hectárea cultivada, reducir gases de efecto invernadero (Subbarao et al. 2007), asimismo variedades más nutritivas y tolerantes a plagas y enfermedades (Borlaug 1983). El mejoramiento genético de cultivos requiere como materia prima los recursos fitogenéticos, ya que estos ofrecen la variabilidad genética para obtener nuevas variedades (Gepts 2006). Los recursos fitogenéticos se pueden organizar de acuerdo a la variabilidad genética que ofrecen: variedades obtenidas a través del mejoramiento genético, variedades tradicionales y especies silvestres emparentadas con las especies cultivadas (también conocidas como parientes silvestres de cultivos). Estas últimas son consideradas como portadoras de una alta diversidad genética ya que no han sido expuestas a procesos de selección propios de la domesticación (Mariac et al. 2006). Es así, como los parientes silvestres son utilizados para contribuir a que la agricultura sea una actividad más sostenible, debido a que son fuentes

<sup>5</sup> [https://youtu.be/vxuvvGkM9g4?list=PLu\\_3tL\\_NPCPDZd0VvV\\_XVCt9XHcNx7L9E\\_e](https://youtu.be/vxuvvGkM9g4?list=PLu_3tL_NPCPDZd0VvV_XVCt9XHcNx7L9E_e)

de genes en mejoramiento con el potencial para ayudar a adaptar cultivos a las condiciones ambientales extremas asociadas al cambio climático y para obtener variedades que usen el agua, la tierra y los fertilizantes de forma eficiente (Guarino & Lobell 2011; Dempewolf et al. 2013).

En este seminario se presenta una introducción sobre parientes silvestres, la cual incluye su importancia, usos en la agricultura, algunas de las amenazas que enfrentan en sus hábitats, y los objetivos globales de conservación y desarrollo que reconocen su importancia para la seguridad alimentaria global. Adicionalmente, en el video se presenta en detalle la metodología utilizada por Castañeda-Álvarez et al. (2016) para estimar la representatividad de estos recursos fitogenéticos en bancos de germoplasma, y cómo los análisis obtenidos a través de esta metodología están siendo utilizados para establecer prioridades de conservación de las especies analizadas. El caso presentado en este video es un ejemplo práctico de cómo pueden utilizarse herramientas de modelación como MaxEnt, y datos de acceso público, como los facilitados a través de la Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad (GBIF<sup>6</sup>), para establecer prioridades de elementos de la naturaleza importantes para la alimentación.<sup>7</sup>

#### [Cambio Global, Plantas y Modelos de Distribución de Especies](#)

El nicho ecológico de las especies vegetales ha sido ampliamente interpretado en términos de clima, puesto que el clima condiciona en gran medida las respuestas fisiológicas y la ecología de las especies. En consecuencia, los modelos de distribución de especies o modelos de nicho ecológico (Franklin 2010, Peterson et al. 2011) utilizan principalmente variables climáticas, ya que son generalmente accesibles, no obstante existen otras variables que también se relacionan con el desempeño fisiológico. En este seminario discutimos diferentes dimensiones de la distribución de especies comparando modelos eco-fisiológicos, modelos de nicho ecológico y modelos de interacciones. Asimismo, analizamos las diferencias en las proyecciones de cambio climático bajo esos modelos. En una primera comparación entre modelos de nicho ecológico y modelos ecofisiológicos, observamos que diversas especies de árboles de la Península Ibérica podrían crecer en espacios climáticos que no ocupan actualmente (Serra-Díaz et al. 2013).

Menos frecuente fue el caso de encontrar espacios climáticos ocupados por la especie que no tuvieran un bajo rendimiento fisiológico (p.ej., crecimiento). En la comparación entre proyecciones de cambio climático realizadas con modelos ecofisiológicos y modelos de nicho correlativos, observamos que el efecto del CO<sub>2</sub> puede modificar la relación entre crecimiento y clima debido a un aumento en la eficiencia del uso de agua. Por ello, incluso en el caso de que la distribución actual de especies estuviera en equilibrio climático, el no considerar las relaciones biogeoquímicas que alteran el uso de variables climáticas y su respuesta en plantas (p.ej., producción, esfuerzo reproductivo) puede influir las proyecciones realizadas a partir de los modelos correlativos (Keenan et al. 2011).

Utilizando un modelo basado en individuos (LANDIS-ii, Scheller et al. 2007), proyectamos el cambio en la distribución de un conjunto de especies debido a un desplazamiento espacial del nicho. Este experimento de modelado identificó potenciales expansiones y contracciones del área de distribución de muchas especies arbóreas debido a la interacción de características funcionales, competición-facilitación, heterogeneidad espacial y distribución de microrefugios. Incluso, para especies cuyo nicho potencial se expandía con el cambio climático, el área de distribución se reducía debido a la combinación de perturbaciones y heterogeneidad espacial (Serra-Díaz et al. 2016). Como resultado de tales comparaciones, podemos entender que los modelos correlativos de nicho ecológico son en realidad una buena técnica para captar la exposición al cambio climático. Así, se analizaron los cambios de distribución de la exposición al cambio climático para varias especies de árboles de California y se desarrollaron varias métricas para comparar la velocidad del cambio en la exposición de las especies. Se observó que, para varias especies con distribución espacial relativamente similar, la exposición al cambio climático varía fuertemente entre ellas y entre mitad y final del siglo 21 (Serra-Díaz et al. 2014). En la actualidad existen varias aproximaciones y modelos que caracterizan bien diferentes dimensiones de la distribución de la especie (**BAM** *sensu* Soberón 2007). En el caso de plantas y cambio climático los modelos correlativos pueden caracterizar algunas facetas, pero deben ser analizados e interpretados conjuntamente con otras aproximaciones para poder proyectar

<sup>6</sup> <http://www.gbif.org/>

<sup>7</sup> [https://youtu.be/wiFm11\\_wQ8Q?list=PLu\\_3tLNPCPDZd0VvVXVC9XHcN87L9E\\_e](https://youtu.be/wiFm11_wQ8Q?list=PLu_3tLNPCPDZd0VvVXVC9XHcN87L9E_e)

cambios de distribución de plantas que sean plausibles en el curso de este siglo (Franklin et al. 2016).<sup>8</sup>

### Mapeo de Riesgo de Transmisión de Enfermedades

Los sistemas de transmisión de enfermedades representan un conjunto de especies interactuando: patógenos, vectores y hospederos. Como tal, el modelado de las dimensiones geográficas del riesgo de transmisión requiere, en efecto, la integración de la ecología de la distribución de múltiples especies en un solo modelo compuesto. Una aplicación útil de los modelos de nicho ecológico es la de evaluar la geografía del riesgo de transmisión de enfermedades; las diversas y complejas consideraciones involucradas en estas aplicaciones han sido revisadas en un reciente compendio que abarca un libro (Peterson 2014).

En este seminario, se revisan los diversos conceptos y consideraciones prácticas involucradas en el mapeo del riesgo de transmisión de enfermedades usando modelos de nicho ecológico. Una bifurcación clave aparece entre los esfuerzos que buscan reconstruir el nicho ecológico y la distribución potencial de cada componente del ciclo de transmisión de la enfermedad, versus situaciones en las cuales solo está disponible la información sobre los casos de la enfermedad, lo que se define como aplicaciones de “caja negra”. Se presenta una serie de ejemplos y casos de estudio para ilustrar diferentes tipos de aplicaciones, así como algunos inconvenientes clave y problemas que se encuentran durante su desarrollo.<sup>9</sup>

#### HERRAMIENTAS DISPONIBLES

### NicheToolBox: De la Obtención de Datos de Biodiversidad a la Validación de los SDMs

El modelado de nicho es un campo de la ecología que ha permitido estimar partes del nicho ecológico y la distribución geográfica de las especies (Elith & Leathwick 2009). Se utiliza un conjunto de herramientas estadísticas, matemáticas y computacionales para estimar la relación entre variables ambientales y la presencia de las especies (Franklin 2010). El proceso de modelación de la distribución involucra por lo menos cuatro etapas: (i) obtención de datos georreferenciados de presencia (y algunas veces de ausencia) de especies, (ii) depuración de las bases de datos,

(iii) ajuste de un modelo de distribución utilizando variables de información ambiental y los registros depurados y (iv) validación del modelo. Si bien existe un gran desarrollo de herramientas computacionales disponibles en R para modelar el nicho ecológico de las especies (p.ej., dismo, sdm), estas herramientas se encuentran dispersas y no cuentan con un flujo de trabajo que permita construir modelos de distribución de forma estandarizada. Más aún, algunos de los programas de uso libre en cierto sentido son considerados cajas negras debido a que su código es cerrado y por lo tanto no se sabe con certeza lo que hacen y, por otro lado, aprender a usar programas de código abierto representa un gran reto para aquellas personas que no están familiarizadas con la programación.

En este sentido, este seminario presenta el programa NicheToolBox (Osorio-Olvera et al. 2016), una plataforma y paquete de R con una interfaz de usuario amigable desarrollada en Shiny (Chang et al. 2016). El objetivo de NicheToolBox es facilitar el proceso de modelado de nicho ecológico y de las distribuciones de las especies. La plataforma incorpora funciones propias y otras disponibles en diferentes paquetes de R (p.ej., dismo, ENMGadgets, spocc) para buscar datos de presencia, limpiar duplicados, seleccionar variables ambientales, calibrar algoritmos de nicho ecológico (p.ej., Bioclim, MaxEnt y modelos basados en elipsoides) y evaluar los modelos de distribución con las métricas dependientes de umbral, como la sensibilidad, o independientes, como el AUC (*area under the curve*) de la curva ROC (*receiver operating characteristic*) y la ROC parcial (Peterson et al. 2008). Una de las características notables de NicheToolBox es que cuenta con funciones para descargar el flujo de trabajo (*workflow*) de lo que el usuario ha hecho dentro de la aplicación. Este flujo de trabajo, además de contener los archivos de los análisis realizados en la sesión, guarda en un documento el código de R con el que los produjo. Con lo anterior se pretende hacer que el proceso de modelado sea transparente, además de que los usuarios aprendan a programar en R mientras realizan su investigación.<sup>10</sup>

### NicheA

Los modelos de nicho ecológico buscan una aproximación de la distribución de las especies a través de la estimación sus nichos ecológicos (ver

<sup>8</sup> [https://youtu.be/tTbv0saYUck?list=PLu\\_3tLNPcPDZd0VvVXVCt9XHcNx7L9E\\_e](https://youtu.be/tTbv0saYUck?list=PLu_3tLNPcPDZd0VvVXVCt9XHcNx7L9E_e)

<sup>9</sup> [https://youtu.be/vBzLiSuufY?list=PLu\\_3tLNPcPDZd0VvVXVCt9XHcNx7L9E\\_e](https://youtu.be/vBzLiSuufY?list=PLu_3tLNPcPDZd0VvVXVCt9XHcNx7L9E_e)  
<sup>10</sup> [https://youtu.be/ecc03KfwZaL4?list=PLu\\_3tLNPcPDZd0VvVXVCt9XHcNx7L9E\\_e](https://youtu.be/ecc03KfwZaL4?list=PLu_3tLNPcPDZd0VvVXVCt9XHcNx7L9E_e)

el diagrama de **BAM**). Así, los modelos de nicho ecológico son análisis generados en espacios ambientales que pueden ser proyectados al espacio geográfico (Warren 2012). No obstante, muchas veces los estudios son diseñados, evaluados, e interpretados considerando únicamente la geografía (p.ej., Peterson et al. 2008; Fischer et al. 2014; Radosavljevic & Anderson 2014). Por otro lado, los avances en los métodos y las variables disponibles para la calibración de los modelos de nicho ecológico han permitido avanzar considerablemente en este campo (Escobar & Craft 2016). Por ejemplo, cada vez se desarrollan y proponen nuevos algoritmos para el modelado de los nichos ecológicos (p.ej., Blonder et al. 2014; Drake 2015; Qiao et al. 2015). Estos nuevos algoritmos requieren de rigurosas evaluaciones para validar su aplicación en la práctica (Peterson et al. 2008), y las evaluaciones a su vez requieren datos robustos y confiables para determinar si los modelos pueden o no reconstruir los nichos ecológicos y la distribución de las especies. Sin embargo, los datos frecuentemente sufren de sesgo en el muestreo o no representan correctamente el nicho ecológico de las especies, lo que limita la correcta evaluación de los modelos (Kadmon et al. 2004). En este sentido, han surgido las especies virtuales como alternativa que permite controlar la forma, posición y amplitud de un nicho ecológico. Además, permiten manejar la respuesta de las especies a las variables ambientales y controlar la distribución espacial de las muestras para obtener muestras con o sin sesgo en el muestreo.

En este seminario se presenta el programa NicheA, que permite diseñar especies virtuales en espacios ambientales multidimensionales (Qiao et al. 2016). NicheA está construido en un ambiente Java enlazado a R, permitiendo desarrollar nichos virtuales en una plataforma amigable (Figura 1). Una vez creada la especie virtual, NicheA permite generar desde análisis descriptivos básicos hasta análisis predictivos multivariados complejos. La versatilidad y facilidad de uso de NicheA hacen de este programa una herramienta ideal en docencia en cursos de biología básica o capacitaciones avanzadas para el modelado de nichos ecológicos. En este video, se explican las bases conceptuales y teorías ecológicas que respaldan el uso de NicheA para crear especies virtuales. Además, se muestran aspectos introductorios del funcionamiento de NicheA, el

manejo de los datos, aplicaciones de las especies virtuales creadas y material de ayuda en línea para el proceso de instalación y utilización del programa. Finalmente, se muestra cómo NicheA puede ayudar a interpretar y comparar modelos en espacios ambientales, convirtiendo a NicheA en una poderosa herramienta de última generación para el modelado e interpretación de nichos ecológicos en ecología moderna.<sup>11</sup>

### [Modelamiento de Distribución de Especies con MaxEnt en R: Tutorial y Fundamentos](#)

El modelaje de distribuciones de especies es un campo de rápido crecimiento en el que nuevos programas, métodos y recomendaciones de buenas prácticas son publicados continuamente. Un elemento frecuente en los avances recientes en el campo es el uso del lenguaje estadístico R (R Core Team 2016), el cual permite el desarrollo de flujos completos de trabajo, facilita la replicación y permite el desarrollo de experimentos virtuales de alta complejidad.

En este seminario se presenta una introducción al modelamiento de distribuciones de especies en R usando MaxEnt (Phillips et al. 2016), a través de dismo (Hijmans et al. 2016) y un conjunto de datos para *Bradypus variegatus* (Phillips et al. 2016, disponible en<sup>12</sup>). Inicialmente se facilita una “traducción” de las opciones de ingreso de datos y desarrollo de modelos con la configuración predeterminada de MaxEnt. Posteriormente se explica cómo (i) evaluar modelos y seleccionar umbrales usando validación cruzada, AUC y TSS; (ii) transferir modelos a otras épocas/regiones y (iii) configurar distintos argumentos para el desarrollo de modelos y su predicción en el espacio geográfico en MaxEnt a través de R. Finalmente se presentan dos implementaciones de buenas prácticas recomendadas en la literatura: (1) la optimización del multiplicador de regularización (Warren & Seifert 2011) y (2) el muestreo de datos de entorno del área accesible, **M** (Anderson & Raza 2010; Barve et al. 2011). Este tutorial está dirigido a usuarios con conocimientos mínimos del uso de MaxEnt y de la sintaxis de R<sup>13,14</sup>. El código empleado en las demostraciones se encuentra disponible en: <sup>15</sup>.

### [ENMeval: La Teoría detrás del Paquete](#)

En el modelaje existe un clásico balance entre generalidad y sobreajuste, en el cual la complejidad óptima se encuentra entre ambos

<sup>11</sup> [https://youtu.be/cSbod4yQdTg?list=PLu\\_3tLNPCPDZd0VvVXVCt9XHeNx7L9E\\_e](https://youtu.be/cSbod4yQdTg?list=PLu_3tLNPCPDZd0VvVXVCt9XHeNx7L9E_e)

<sup>12</sup> <https://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/datasets/samples.zip>

<sup>13</sup> Parte I: [https://youtu.be/2pKC-xFmBo8?list=PLu\\_3tLNPCPDZd0VvVXVCt9XHeNx7L9E\\_e](https://youtu.be/2pKC-xFmBo8?list=PLu_3tLNPCPDZd0VvVXVCt9XHeNx7L9E_e)

<sup>14</sup> Parte II: [https://youtu.be/q-x3VXppq5e?list=PLu\\_3tLNPCPDZd0VvVXVCt9XHeNx7L9E\\_e](https://youtu.be/q-x3VXppq5e?list=PLu_3tLNPCPDZd0VvVXVCt9XHeNx7L9E_e)

<sup>15</sup> <https://github.com/jivelasquez/courses>





**Figura 1. Interface de usuario de NicheA.** Los botones superiores (File, Toolbox, Workflow, View, Niches, About NicheA) despliegan herramientas para selección, análisis de las variables ambientales y nichos e información general sobre el programa. Las herramientas laterales (izquierda) permiten diseñar el nicho ecológico de una especie virtual de forma manual (barras) o a través de valores de la dimensión y posición del nicho (cuadros blancos). Derecha: las condiciones ambientales del área de estudio y los modelos de nicho son proyectados en un espacio ambiental de una (X), dos (Y), o tres dimensiones (Z).

extremos y puede ser determinada mediante evaluaciones rigurosas (Peterson et al. 2011). En este seminario se discuten los conceptos básicos detrás de la elaboración y evaluación de un modelo correlativo de nicho ecológico haciendo énfasis en el programa de modelación MaxEnt (Phillips et al. 2006). Seguidamente, se exponen y explican las limitantes importantes que presentan las evaluaciones automatizadas de dicho programa, y cómo éstas pueden ser solucionadas mediante el paquete complementario de R (R Core Team 2016) ENMeval (Muscarella et al. 2014).

En particular, MaxEnt permite extraer relaciones altamente complejas entre la especie y el ambiente, las cuales pueden ser más representativas de lo que realmente ocurre en sistemas naturales, otorgando así una alta capacidad predictiva (Olden et al. 2008; Evans et al. 2013). No obstante, la complejidad potencial de MaxEnt también puede resultar en un serio sobreajuste a la información existente. En este caso, los modelos pueden convertirse más bien en una representación de los problemas típicamente asociados a datos (p.ej., muestreo incompleto o sesgado) reduciendo su capacidad predictiva e incluso invalidando su utilidad en general (Anderson 2012; Merow et al. 2013). Mientras MaxEnt permite al usuario variar la complejidad potencial del modelo mediante el uso de distintas características de los argumentos (*feature classes*) y niveles de regularización (Phillips & Dudík 2008), las evaluaciones implementadas por este software no toman en cuenta la autocorrelación espacial presente entre los datos de calibración y evaluación. Esto resulta en valores artificialmente inflados para las métricas de evaluación (Veloz 2009), lo que no solo dificulta la determinación de una complejidad óptima, sino que conlleva a que los usuarios ni siquiera intenten calibrar modelos alternativos.

Para solventar este problema, ENMeval permite al usuario calibrar múltiples modelos en MaxEnt desde la plataforma de R y simultáneamente evaluarlos mediante diversas métricas y particiones de los datos (Muscarella et al. 2014). Estas particiones incluyen esquemas que reducen o eliminan la autocorrelación espacial (Radosavljevic & Anderson 2014) y se ajustan a distintos requerimientos según el tamaño de muestra y la configuración geográfica del sistema. Por su lado, las diversas métricas permiten evaluar los modelos de acuerdo a distintos criterios, como lo son la tasa de omisión (*omission rate*: OR),

discriminación del entorno (AUC) y complejidad en general (AICc). De esta manera, ENMeval permite al usuario escoger los modelos que mejor se ajusten a su determinado sistema y objetivos en general.<sup>16</sup>

#### CONSIDERACIONES FINALES

Los videos en vivo permitieron la interacción de los expositores con la audiencia en tiempo real, mientras otros usuarios continúan interactuando con los expositores a través del sitio web de los videos a partir de comentarios o correos electrónicos. En conclusión, la constante evolución de modelado de nichos y distribución de especies hace necesario un constante desarrollo de plataformas de interacción y actualización para la comunidad científica. Más esfuerzos son necesarios para que las nuevas generaciones de investigadores y revistas científicas tomen ventaja de las nuevas tecnológicas para la transferencia de información. El uso de redes sociales y seminarios en líneas son una prometedora y sustentable plataforma para la interacción entre expertos y estudiantes.

#### AGRADECIMIENTOS

Los seminarios en línea se realizaron con el apoyo de la Dirección de Análisis y Prioridades de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (UNAM), y el Laboratorio de Análisis Espaciales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). LEE fue apoyado por el Minnesota Environment and Natural Resources Trust Fund, the Minnesota Aquatic Invasive Species Research Center, and the Clean Water Land and Legacy, y agradece a Huijie Qiao por su incansable esfuerzo para el desarrollo de NicheA. ALN agradece a Jorge Lobo, Octavio Rojas y Juan L. Parra por los comentarios. LOO agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, al PAPIIT-UNAM IN112715 (2015) y a GSoC 2016 por el apoyo parcial brindado para la realización de su investigación. Agradecemos a Jorge Soberón y Eliécier Gutiérrez por sus comentarios, los cuales permitieron mejorar la versión final de este artículo.

#### REFERENCIAS

- Anderson, R. P. 2012. Harnessing the world's biodiversity data: Promise and peril in ecological niche modeling of species distributions. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1260:66–80.

<sup>16</sup>[https://youtu.be/07VccD2OS8U?list=PLu3tLNPCPDZd0VvVXVC9XHcN7L9E\\_e](https://youtu.be/07VccD2OS8U?list=PLu3tLNPCPDZd0VvVXVC9XHcN7L9E_e)

- Anderson, R. P., & A. Raza. 2010. The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *J. Biogeogr.* 37:1378–1393.
- Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, G. O. U. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey, K. C. Maguire, B. Mersey, & E. A. Ferrer. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471:51–57.
- Barve, N., V. Barve, A. Jiménez-Valverde, A. Lira-Noriega, S. P. Maher, A. T. Peterson, J. Soberón, & F. Villalobos. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecol. Modell.* 222:1810–1819.
- Blonder, B., C. Lamanna, C. Violle, & B. J. Enquist. 2014. The n-dimensional hypervolume. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23:595–609.
- Borlaug, N. E. 1983. Contributions of conventional plant breeding to food production. *Sci.* 219:689–693.
- Castañeda-Álvarez, N. P., C. K. Houry, H. A. Achicanoy, V. Bernau, H. Dempewolf, R. J. Eastwood, L. Guarino, R. H. Harker, A. Jarvis, N. Maxted, J. V. Müller, J. Ramirez-Villegas, C. C. Sotelo, P. C. Struik, H. Vincent, J. Toll. 2016. Global conservation priorities for crop wild relatives. *Nat. Plants* 2:16022.
- Chang W., J. Cheng, J. J. Allaire, Y. Xie, & J. McPherson. 2016. shiny: Web application framework for R. R package version 0.13.2. <https://CRAN.R-project.org/package=shiny>
- CONABIO, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 2012. Base de datos de localidades de especies de mamíferos terrestres. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad de México (SNIB). Consultado en línea en el 2012: <http://www.conabio.gob.mx/institucion/snib/docto/s/acerca.html>
- CONAFOR, Comisión Nacional Forestal. 2009. Inventario Nacional Forestal y de Suelos, México 2004–2009.
- Dempewolf, H., R. J. Eastwood, L. Guarino, C. K. Houry, J. V Müller, & J. Toll. 2013. Adapting agriculture to climate change: A global initiative to collect, conserve, and use Crop Wild Relatives. *Agroecol. and Sust. Food.* 38:369–77.
- Dolédec, S., D. Chessel, F. C. J. Ter Braak, & S. Champely. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environ. Ecol. Stat.* 3:143–146.
- Drake, J. M. 2015. Range bagging: A new method for ecological niche modelling from presence-only data. *J. R. Soc. Interface.* 12:1–9.
- Dray, S., & A. B. Dufor. 2007. The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *J. Stat. Softw.* 22:1–20.
- Dray, S., & P. Legendre. 2008. Testing the species traits-environment relationships: The fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89:3400–3412.
- Elith, J., & J. Leathwick. 2009. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40:677–697.
- Escobar, L. E., & M. E. Craft. 2016. Advances and limitations of disease biogeography using ecological niche modeling. *Front. Microbiol.* 7:1–21.
- Gutiérrez, E. E., Boria R. A. & R. P. Anderson. 2014. Can biotic interactions cause allopatry? Niche models, competition, and distributions of South American mouse opossums. *Ecography* 37: 741–753.
- Evans, M. R., V. Grimm, K. Johst, T. Knuuttila, R. de Langhe, C. M. Lessells, M. Merz, M. A. O'Malley, S. H. Orzack, M. Weisberg, D. J. Wilkinson, O. Wolkenhauer, & T. G. Benton. 2013. Do simple models lead to generality in ecology? *Trends Ecol. Evol.* 28:578–583.
- Faleiro, F. V., & R. D. Loyola. 2013. Socioeconomic and political trade-offs in biodiversity conservation: A case study of the Cerrado Biodiversity Hotspot, Brazil. *Divers. Distrib.* 19:977–987.
- Fischer, D., S. M. Thomas, M. Neteler, N. B. Tjaden, & C. Beierkuhnlein. 2014. Climatic suitability of *Aedes albopictus* in Europe referring to climate change projections: Comparison of mechanistic and correlative niche modelling approaches. *Euro Surveill.* 19:1–13.
- Franklin, J. 2010. Mapping species distributions: Spatial inference and prediction. Cambridge: Cambridge University Press.
- Franklin, J., J. M. Serra-Diaz, A. D. Syphard, & H. M. Regan. 2016. Global change and terrestrial plant community dynamics. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 113:3725–3734.
- Gepts, P. 2006. Plant genetic resources conservation and utilization: The accomplishments and future of a societal insurance policy. *Crop Sci.* 46: 2278–2292.
- Guarino, L. & D. B. Lobell. 2011. A walk on the wild Side. *Nat. Clim. Change.* 1:374–375.
- Hijmans, R. J., S. Phillips, J. Leathwick, & J. Elith. 2016. dismo: Species distribution modeling. R package version 1.0–15. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22:415–427.
- Hutchinson, G. E. 1978. An introduction to population ecology. New Heaven: Yale University Press.
- Kadmon, R., O. Farber, & A. Danin. 2004. Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. *Ecol Appl.* 14:401–413.

- Kaplan, A. M., & Haenlein, M. 2010. Users of the world, unite! The challenges and opportunities of social media. *Bus Horiz.* 53:59–68.
- Keenan, T., J. M. Serra, F. Lloret, M. Ninyerola, & S. Sabate. 2011. Predicting the future of forests in the Mediterranean under climate change, with niche- and process-based models: CO<sub>2</sub> matters! *Glob Chang Biol.* 17:565–579.
- Ladle, R., & R. J. Whittaker. Editors. 2011. *Conservation biogeography*. John Wiley & Sons. Chichester, UK: Wiley-Blackwell.
- Margules, C. R., & R. L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nat.* 405: 243–53.
- Margules, C. R., & S. Sarkar. 2009. *Planeación sistemática de la conservación*. (Trad. V. Sánchez-Cordero & F. Figueroa). Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 304 pp. México D.F. (Original en inglés, 2007).
- Mariac, C., V. Luong, I. Kapran, A. Mamadou, F. Sagnard, M. Deu, J. Chantereau, B. Gerard, J. Ndjeunga, G. Bezançon, J. L. Pham, & Y. Vigouroux. 2006. Diversity of wild and cultivated pearl millet accessions (*Pennisetum glaucum* [L.] R. Br.) in Niger assessed by microsatellite markers. *Theor. Appl. Genet.* 114: 49–58.
- Merow C., M. J. Smirh, & J. A. Silander. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography.* 36:1058–1069.
- Moilanen, A., H. P. Possingham, & K. A. Wilson. 2009. Spatial conservation prioritization: past, present and future. En: A. Moilanen, K. A. Wilson, & H. P. Possingham (Eds.) *Spatial conservation prioritization: Quantitative methods and computational tools*. Oxford University Press, Oxford, pp. 260–268.
- Moilanen, A., B. J. Anderson, F. Eigenbrod, A. Heinemeyer, D. B. Roy, S. Gillings, P. R. Armsworth, K. J. Gaston, & C. D. Thomas. 2011. Balancing alternative land uses in conservation prioritization. *Ecol Appl.* 21:1419–1426.
- Munguía, M., I. Trejo, C. González-Salazar, & O. Pérez-Maqueo. 2016. Human impact gradient on mammalian biodiversity. *Glob. Ecol. Conserv.* 6:79–92.
- Muscarella, R., P. J. Galante, M. Soley-Guardia, R. A Boria, J. M. Kass, M. Uriarte, & R. P. Anderson. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for MaxEnt ecological niche models. *Methods. Ecol. Evol.* 5:1198–1205.
- NOAA/NESDIS/NCEI. 2011. DMSP-OLS Nighttime light data. <http://ngdc.noaa.gov/eog/dmsp/downloadV4composites.html>
- Nori, J., M. S. Akmentins, R. Ghirardi, N. Frutos, & G. C. Leynaud. 2011. American bullfrog invasion in Argentina: Where should we take urgent measures? *Biodivers. Conserv.* 20:1125–1132.
- Nori, J. D. L. M. Azócar, F. B. Cruz, M. F. Bonino, & G. C. Leynaud. 2016. Translating niche features: Modelling differential exposure of Argentine reptiles to global climate change. *Austral. Ecol.* 41:373–381.
- Nori, J., P. Lemes, N. Urbina-Cardona, D. Baldo, J. Lescano, & R. Loyola. 2015. Amphibian conservation, land-use changes and protected areas: A global overview. *Biol. Conserv.* 191:367–374.
- Nori, J., J. N. Lescano, P. Illoldi-Rangel, N. Frutos, M. R. Cabrera, & G. C. Leynaud. 2013. The conflict between agricultural expansion and priority conservation areas: Making the right decisions before it is too late. *Biol. Conserv.* 159:507–513.
- Nori, J., & R. Loyola. 2015. On the worrying fate of data deficient amphibians. *PLoS ONE* 10:1–8.
- Nori, J. G. Tessarolo, G. F. Ficetola, V. Di Cola, R. Loyola, & G. C. Leynaud. 2016. Buying environmental problems: The invasive potential of imported turtles in Argentina. *Aquat. Conserv.* In press.
- Nori, J., R. Torres, J. N. Lescano, J. M. Cordier, M. E. Periago, & D. Baldo. 2016. Protected areas and spatial conservation priorities for endemic vertebrates of the Gran Chaco, one of the most threatened ecoregions of the world. *Divers. Distrib.* 22:1212–1219.
- Nori, J., J. N. Urbina-Cardona, R. D. Loyola, J. N. Lescano, & G. C. Leynaud. 2011. Climate change and American bullfrog invasion: What could we expect in South America? *PLoS ONE* 6: e25718.
- Olden, J. D., J. J. Lawler, & N. L. Poff. 2008. Machine learning methods without tears: A primer for ecologists. *Q. Rev. Biol.* 83:171–193.
- Osorio-Olvera L., V. Barve, N. Barve, & J. Soberón. 2016. nichetoolbox: From getting biodiversity data to evaluating species distribution models in a friendly GUI environment. R package version 0.1.6.0. <https://github.com/luismurao/nichetoolbox>
- Owens, H. L., L. P. Campbell, L. L. Dornak, E. E. Saupe, N. Barve, J. Soberón, K. Ingenloff, A. Lira-Noriega, C. M. Hensz, & C. E. Myers. 2013. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecol. Modell.* 263:10–18.
- Peterson, A. T. 2014. *Mapping disease transmission risk in geographic and ecological contexts*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Peterson, A. T., M. Papeş, & J. Soberón. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol. Modell.* 213:63–72.
- Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, R. P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura, & M. B. Araújo. 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton: Princeton University Press.

- Phillips, S. J., & M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with MaxEnt: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161–175.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson, & R. E. Shapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Modell.* 190:231–259.
- Qiao, H., C. Lin, Z. Jiang, & L. Ji. 2015. Marble algorithm: A solution to estimating ecological niches from Presence-only records. *Sci. Rep.* 5:14232.
- Qiao, H., A. T. Peterson, L. P. Campbell, J. Soberón, L. Ji, & L. E. Escobar. 2016. NicheA: Creating virtual species and ecological niches in multivariate environmental scenarios. *Ecography* 39:805–813.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Radosavljevic, A., & R. P. Anderson. 2014. Making better MaxEnt models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *J. Biogeogr.* 41:629–43.
- Saupe, E. E., V. Barve, C. E. Myers, J. Soberón, N. Barve, C. M. Hensz, A. T. Peterson, H. L. Owens, & A. Lira-Noriega. 2012. Variation in niche and distribution model performance: The need for a priori assessment of key causal factors. *Ecol. Modell.* 237:11–22.
- Scheller, R. M., J. B. Domingo, Brian R. Sturtevant, J. S. Williams, A.D. Rudy, E.J. Gustafson, & D. J. Mladenoff. 2007. Design, development, and application of LANDIS-II, a spatial landscape simulation model with flexible temporal and spatial resolution. *Ecol. Modell.* 201:409–419.
- Serra-Diaz, J. M., J. Franklin, Miquel Ninyerola, F.W. Davis, A. D. Syphard, H. M. Regan, & M. Ikegami. 2014. Bioclimatic velocity: The pace of species exposure to climate change. *Divers. Distrib.* 20:169–180.
- Serra-Diaz, J. M., T. F. Keenan, M. Ninyerola, S. Sabaté, C. Gracia, & F. Lloret. 2013. Geographical patterns of congruence and incongruence between correlative species distribution models and a Process-based ecophysiological growth model. *J. Biogeogr.* 40:1928–1938.
- Serra-Diaz, J. M., R. M. Scheller, A. D. Syphard, & J. Franklin. 2015. Disturbance and climate microrefugia mediate tree range shifts during climate change. *Landsc. Ecol.* 30:1039–53.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol. Lett.* 10:1115–1123.
- Soberón, J. 2010. Niche and area of distribution modeling: A population ecology perspective. *Ecography* 33:159–167
- Soberón, J., & M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106:19644–19650.
- Soberón, J., & A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodivers. Infor.* 2:1–10.
- Subbarao, G. V., Ban Tomohiro, Kishii Masahiro, Ito Osamu, H. Samejima, H. Y. Wang, S. J. Pearse, S. Gopalakrishnan, K. Nakahara, A. K. M. Zakir Hossain, H. Tsujimoto & W.L. Berry. 2007. Can biological nitrification inhibition (BNI) genes from perennial *Leymus racemosus* (Triticeae) combat nitrification in wheat farming? *Plant Soil.* 299:55–64.
- Tachibana, C. 2014. A scientist's guide to social media. *Science.* 343:1032–1035.
- Valenzuela, D. G., & L. B. Vázquez. 2007. Consideraciones para priorizar la conservación de carnívoros mexicanos. En: G. Sánchez-Rojas, & A. Rojas-Martínez (Eds) *Tópicos en sistemática, biogeografía ecología y conservación de mamíferos.* Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. Pp. 197–214.
- Veloz, S. D. 2009. Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence only niche models. *J. Biogeogr.* 36:2290–2299.
- Warren, D. L., & S. N. Seifert. 2011. Ecological niche modeling in MaxEnt: The importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecol. Appl.* 21:335–342.
- Warren, D. L. 2012. In defense of 'niche modeling'. *Trends Ecol. Evol.* 27:497–500.
- Wisz, M. S. J. Pottier, W. D. Kissling, L. Pellissier, J. Lenoir, C.F. Damgaard, M. F. Forchhammer, J.-A. Grytnes, A. Guisan, R. K. Heikkinen, T. T. Høye, I. Kuhn, M. Luoto, L. Maiorano, M.-C. Nilsson, S. Normand, E. Ockinger, N. M. Schmidt, M. Termansen, A. Timmermann, D. A. Wardle, P. Aastrup, J.-C. Svenning. 2012. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biol. Rev.* 88: 15–30.