

Modelos de distribución de especies y su potencialidad como recurso educativo interdisciplinar

Rubén G. Mateo¹. Ángel M. Felicísimo². Jesús Muñoz¹

¹Real Jardín Botánico (CSIC), Plaza de Murillo 2, 28014 Madrid, España

²Escuela Politécnica, Universidad de Extremadura, 10071 Cáceres, España

rubeng.mateo@gmail.com

amfeli@unex.es

jmunoz@rjb.csic.es

Resumen: recientemente se ha extendido el uso de una nueva técnica que permite estudiar la distribución de organismos en el espacio: los modelos de distribución de especies. Estos modelos parten de los datos disponibles de presencia de un organismo y mediante diferentes procedimientos matemáticos o estadísticos permiten inferir las zonas potencialmente idóneas para su presencia en función de diferentes características ambientales. En este trabajo se hace una revisión sobre su potencialidad y limitaciones, así como su valor educativo como instrumento integrador de datos procedentes de múltiples fuentes y en cuyo flujo de trabajo aparecen aspectos relevantes desde el punto de vista de la formación científica como la abstracción, la aplicación de inferencia, las relaciones multivariadas, la interdisciplinariedad, y conceptos esenciales como la incertidumbre de la información y la propagación del error. Como conclusión se plantea la conveniencia de integrar modelos de este tipo en asignaturas de naturaleza ambiental en los primeros cursos de Grado o Postgrado y, de forma simplificada, en los de Bachillerato de Ciencias.

Palabras clave: Modelos predictivos, método científico, estadística.

INTRODUCCIÓN

Durante los últimos años los sistemas de información geográfica (SIG) y las técnicas estadísticas aplicadas han experimentado un gran desarrollo, lo que ha permitido la expansión nuevas herramientas para la investigación en biología. En este trabajo nos referiremos a un tipo de **modelos predictivos** aplicados a la descripción y explicación de la distribución geográfica de las especies, llamados expresamente **modelos de distribución de especies** (MDE). Estos modelos están en pleno desarrollo dentro de la investigación aplicada, pero tienen también su interés en el mundo de la educación debido a que el flujo de trabajo incluye todos los pasos del método científico, además de que plantean cuestiones relevantes en los procesos de inferencia por evidencia inductiva. Estas propiedades hacen que los MDE sean un elemento educativo potencialmente muy interesante como trabajo de Grado y Postgrado o incluso, en una versión más simplificada, en asignaturas de Educación Secundaria de contenido ambiental.

En este trabajo sintetizamos la información más relevante sobre los MDE y esbozamos un posible diseño para su utilización como recurso didáctico. Quien desee profundizar en la parte más técnica pueden consultar las principales revisiones publicadas hasta la fecha (Araújo y Guisan 2006; Elith 2002; Elith y Leathwick 2009; Guisan y Thuiller 2005; Guisan y Zimmermann 2000; Hirzel y Lay 2008; Jiménez-Valverde *et al.* 2008; Mateo *et al.* 2011; Peterson 2006; Rushton *et al.* 2004; Soberon y Peterson 2005; Zimmermann *et al.* 2010).

Desde el punto de vista docente planteamos que estas técnicas se incluyan en el currículo de algunos Grados y Postgrados universitarios, sin limitarse necesariamente a las disciplinas biológicas ya que su utilidad se extiende a campos más amplios como la geografía, la geología y las ciencias ambientales.

DEFINICIÓN DE CONCEPTOS

Un modelo es una representación parcial de la realidad que refleja algunas de sus propiedades. Son, por tanto, simplificaciones debidas tanto a la necesidad de reducir la complejidad del objeto real para poder trabajar con él como a nuestro desconocimiento de muchas de sus propiedades.

Dentro de este contexto y en un sentido amplio, los mapas son modelos de la superficie terrestre donde se representan alguna de sus propiedades. Esas propiedades son tanto espaciales (métricas y topológicas) como no espaciales (atributivas). La cartografía podría definirse, visto lo anterior, como el conjunto de métodos y técnicas para construir mapas.

En el mundo de la cartografía, los modelos de distribución de especies (MDE) son mapas donde la propiedad representada es la idoneidad de cada lugar para que una especie pueda estar presente. El concepto de idoneidad representa lo adecuado o inadecuado que es un lugar para satisfacer las necesidades o requerimientos de una especie desde el punto de vista biológico: temperatura, precipitación, sustrato geológico y, en general, cualquier variable ambiental.

Dado que la idoneidad es una variable inicialmente desconocida y que no puede medirse directamente sobre el terreno, los MDE son modelos que se construyen por inferencia basada en datos y que exige establecer un flujo de trabajo y unas reglas específicas para pasar de los datos, siempre parciales, al modelo con vocación de validez general.

El procedimiento de construcción de los MDE se basa en una serie de premisas que guían el proceso general de trabajo (Fig. 1).

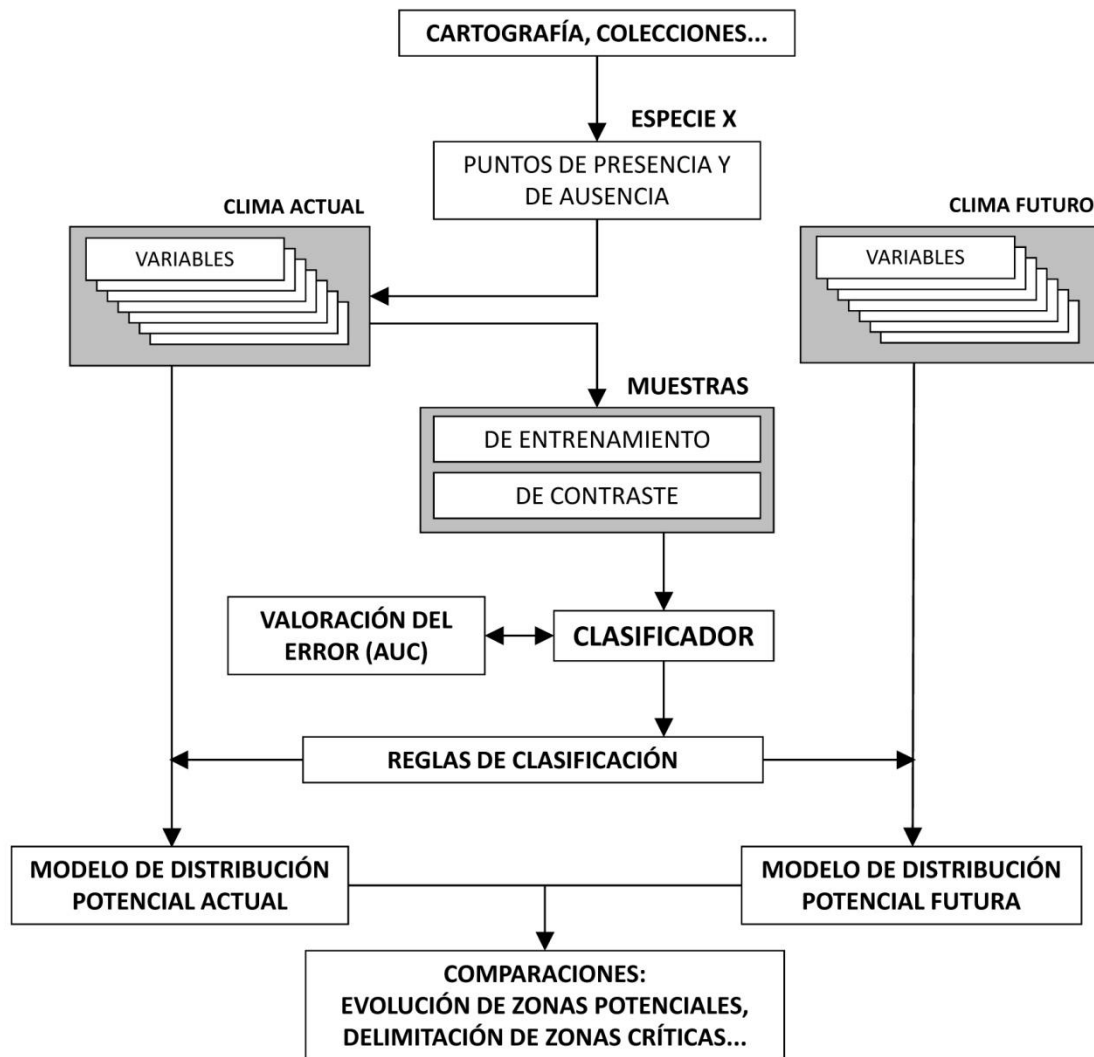


Figura 1. Esquema de flujo de trabajo para la realización y validación de modelos de distribución de especies (Mateo *et al.* 2011).

- Una especie tiene un área de distribución actual conocida solo parcialmente y que es inferida mediante datos constatables de localizaciones de la especie. Por ejemplo, la distribución de la nutria (*Lutra lutra*) en España se infiere a partir de avistamientos directos o de señales indirectas (restos) adecuadamente geolocalizados.
- El área de distribución actual está condicionada por factores ambientales, de forma que una especie no estará presente más que en ciertas combinaciones de valores de esas variables. Por ejemplo, el alcornoque (*Quercus suber*) en España solo está presente por debajo de los 1300 m de altitud, necesita un mínimo de 210 l/m² de lluvias en el trimestre estival y desaparece si las temperaturas mínimas estivales son menores de unos 8 °C. Las presencias mencionadas en 1 deben servir para acotar este **nicho ambiental** que define las condiciones adecuadas para que la especie prospere. Para ello los datos

conocidos sobre la distribución del organismo se asocian matemática o estadísticamente con diferentes variables independientes.

- El nicho ambiental inferido a partir de las presencias actuales de la especie puede ser generalizado a todo el territorio incluyendo zonas donde la presencia o ausencia de la especie es desconocida generando así el modelo o mapa de distribución potencial. Simplemente la relación matemática o estadística obtenida en el paso anterior se extrapola al resto del área de estudio y se obtiene un valor en cada lugar, que nos indica la similitud ambiental con las zonas de presencia actual de la especie. No podemos interpretar este valor como la probabilidad de presencia de la especie, sino como un valor de idoneidad para el desarrollo de la especie. Por último, los modelos son validados para conocer su fiabilidad estadística.

Las premisas anteriores nos permiten proponer un mapa global partiendo de datos limitados y frecuentemente imprecisos en un ejercicio útil como ejemplo de aplicación del método científico y del uso de la inferencia para llegar a hipótesis de validez general a partir de elementos parciales.

Lógicamente, el proceso anterior en tres pasos es solamente un esquema muy general y es necesario hacer explícitos los métodos usados en cada paso y otros detalles que generan a veces más preguntas que respuestas. Comentamos a continuación los más relevantes para el objetivo de esta publicación, desde los datos hasta los métodos para combinarlos, hasta llegar al resultado final y controlar el error que haya podido cometerse.

Como ya hemos señalado, la idoneidad no es más que la relación matemática o estadística entre la distribución real conocida (variable dependiente) y los indicadores medioambientales (variables independientes) empleados en el análisis. Estos indicadores suelen ser geológicos, topográficos o climáticos, y con ellos se espera definir los factores ambientales que delimiten las condiciones favorables para la presencia de la especie (Mateo *et al.* 2011).

VARIABLE DEPENDIENTE

Hemos visto que una parte esencial de los datos que necesitamos son presencias constatadas del organismo (Fig. 2). Lo más habitual es disponer de datos muy parciales provenientes de muestreos o de avistamientos. Un primer problema es que pocos de estos datos han sido recogidos mediante un muestreo planificado para reducir el riesgo de sesgos. Por ejemplo, en Caballero (2010) se trabaja con datos de mariposas (macrolepidópteros diurnos) de Angola y resulta evidente que las capturas se han realizado preferentemente a lo largo de ríos y otras vías de comunicación. El segundo problema es que los datos suelen ser solo de presencias y casi nunca de ausencias. De hecho, son muy raros los casos donde los muestreos hayan sido diseñados

expresamente para estudiar la distribución de un organismo. El lado positivo es que la mayor parte de la información referente a la distribución de organismos está recogida en colecciones de historia natural –museos o herbarios– que cada día son más accesibles vía Internet (Guralnick *et al.* 2007): Global Biodiversity Information Facility (<http://www.gbif.com>), European Register of Marine Species (<http://www.marbef.org/data/erms.php>), Tropicos (<http://www.tropicos.org>), FishNet (<http://www.fishnet2.net>), ORNIS (<http://ornisnet.org>), MaNIS (<http://manisnet.org>) y HerpNet (<http://www.herpnet.org>). Lógicamente los datos no deben ser aceptados sin más sino que hay que someterlos a revisiones para eliminar, al menos, los errores groseros en las coordenadas debidos a fallos de tecleo o de interpretación. Por ejemplo, en los trabajos realizados con la base de datos Tropicos (<http://www.tropicos.org/>) hemos localizado esporádicamente datos que caen sobre el mar debido a errores puntuales en alguna coordenada. Estos filtros son necesarios para no introducir información falsa en el proceso de construcción del modelo.

Tras esta primera etapa, habremos alcanzado el objetivo de disponer de una base de datos donde aparecen las coordenadas geográficas de las presencias conocidas de la especie, el primer requisito para elaborar el MDE.

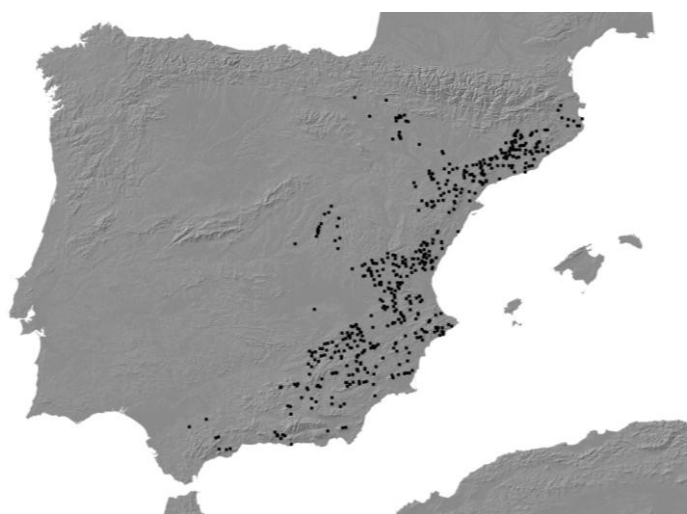


Figura 2. Variable dependiente: datos de presencia de *Pinus halepensis* Mill., en España en la actualidad (fuente: Mapa Forestal de España). Las ausencias se extraen, en este caso, de superficies forestales ocupadas por otras especies, incompatibles a su vez con la especie que se modeliza (Felicísimo *et al.* 2011).

VARIABLES INDEPENDIENTES (INDICADORES MEDIOAMBIENTALES)

Una vez recopilada la información sobre las presencias de la especie, lo siguiente que se necesita es información sobre las variables ambientales que pueden condicionar dicha distribución. Dado que el MDE será global, necesitamos información que abarque toda la zona de estudio mediante mapas específicos para cada variable.

¿Qué variables usaremos para acotar el nicho ambiental de la especie? En Guisan y Zimmermann (2000) se señala que muchos factores ambientales tienen un efecto sobre la distribución de las especies, ya sea de forma directa o indirecta. Lamentablemente la información ambiental no es completa ni necesariamente exacta. Aunque la extensión espacial y la escala del trabajo condicionan la selección de variables independientes idóneas normalmente solo dispondremos de un conjunto limitado de ellas.

Las variables ambientales más utilizadas son: 1) climáticas; 2) edafológicas, litológicas o geológicas; 3) elevación y variables derivadas, como pendiente, curvatura, rugosidad, radiación solar potencial, red de drenaje, etc.; 4) variables obtenidas mediante teledetección, como índices de vegetación, temperatura en superficie o clasificaciones de la cubierta del suelo (Bradley y Fleishman 2008); 5) variables de tipo demográfico y de ocupación del espacio, como índices de población, accesibilidad, densidad o proximidad a vías de comunicación, útiles como indicadores del grado de influencia antrópica.

En este punto es destacable la existencia de bases de datos cartográficas que recogen y permiten descargar mucha de esta información gratuitamente. Por ejemplo: Worldclim (<http://www.worldclim.org/>) o GCM Downscaled Data Portal (<http://gisweb.ciat.cgiar.org/GCMPPage/>) para datos climáticos o, para datos topográficos, SRTM DEM (<http://srtm.csi.cgiar.org/>) o ASTER Digital Global Elevation Map (<http://asterweb.jpl.nasa.gov/gdem.asp>). Son mucho más escasos, por ejemplo, los recursos sobre geología y vegetación, a veces disponibles a nivel nacional y otras veces completamente inaccesibles.

Teóricamente sería deseable que las variables ambientales cumplieran algunas condiciones objetivas, tanto respecto a la calidad de la información como a su independencia estadística. La realidad es que su disponibilidad suele ser el principal, y a veces el único, factor que condiciona su uso en la generación de modelos. En cualquier caso, es necesario que las variables sean de escalas similares (la resolución espacial sea parecida) y compatibles con la precisión de los datos de presencia. Por ejemplo, si las presencias están tomadas sobre cuadrículas de 10x10 km, es innecesario que las variables ambientales tengan una resolución espacial de 100 m.

EL MODELO ESTADÍSTICO

Definidas las variables básicas, el siguiente paso es la estimación del nicho ambiental combinando las presencias y ausencias (o pseudoausencias, de las que hablaremos más adelante) con las variables ambientales. El proceso es esencialmente una operación de clasificación donde acotamos el espacio de presencias en un sistema multidimensional donde cada dimensión representa una variable. Es en esta etapa donde podremos ver si una especie aparece solamente ante determinada combinación de valores, por ejemplo, litologías ácidas y precipitaciones estivales por encima de

cierto umbral, y hasta qué punto las diferentes combinaciones de valores son aceptables para la especie. Esto se realiza mediante métodos matemáticos o estadísticos que han sido revisados y comentados por varios autores, entre los que destacaríamos el trabajo de Elith y colaboradores (2006), quienes discuten en detalle las ventajas y problemas en cada caso. Los métodos se pueden clasificar en tres tipos de técnicas de modelización:

Técnicas discriminantes

Son aquellas que necesitan tanto datos de presencia como de ausencia para construir el clasificador. Algunos ejemplos son: *random forest* (Breiman 2001), *boosted regression trees* (Elith y Leathwick 2008), redes neuronales (Pearson *et al.* 2002), *multivariate adaptive regression splines* (Friedman 1991), modelos lineales generalizados, modelos aditivos generalizados, estadística bayesiana (Latimer *et al.* 2009) o Maxent (Phillips *et al.* 2006). Ante la falta de datos de ausencias, algunos de estos métodos pueden generar pseudoausencias o un conjunto de datos “background” por sí mismos, normalmente aleatoriamente distribuidos. Estas pseudoausencias representan, en el caso de Maxent, las condiciones ambientales generales, es decir, sin tener en cuenta la distribución del organismo que se modeliza, mientras que en las otras técnicas representarían condiciones en las que no vive el organismo. En este último caso, la selección se torna crítica, ya que pueden inflar el número de falsos negativos.

Técnicas descriptivas

Estas técnicas, que sólo requieren datos de presencia, fueron las primeras utilizadas en modelización. Las más simples son las basadas en “envueltas” ambientales como BIOCLIM (Busby 1991). La otra familia de técnicas usa medidas de distancias matemáticas de diverso tipo como DOMAIN que utiliza la distancia de Gower (Carpenter *et al.* 1993) o ENFA, que se basa en la distancia de Mahalanobis (Hirzel *et al.* 2002).

Técnicas mixtas

Estos métodos emplean varias reglas, algunas de ellas descriptivas y otras discriminantes, a la vez que generan sus propias pseudoausencias. Desktop-GARP (Stockwell y Peters 1999) es el ejemplo más conocido y difundido, basado en algoritmos genéticos.

En general, cualquier método de clasificación puede ser usado para crear reglas que separen presencias de ausencias usando variables ambientales. Las más recientes se han desarrollado para reducir problemas comunes en modelización, como el uso de muestras pequeñas y la no independencia de las variables. También se han generalizado últimamente los llamados “modelos de consenso”, donde varios MDE realizados con diferentes técnicas a partir de los mismos datos se combinan para generar un modelo de síntesis que indica el grado de coincidencia entre los modelos

individuales (Araújo y New 2007; Marmion *et al.* 2009). BIOMOD (Thuiller *et al.* 2009) es una herramienta diseñada específicamente para la generación de modelos de consenso.

EL MODELO CARTOGRÁFICO

Las etapas anteriores no generan un mapa sino un conjunto de relaciones matemáticas o estadísticas entre los valores de las variables ambientales y el valor estimado de idoneidad o probabilidad de presencia. Lo normal es que los lugares con condiciones ambientales similares a las de los puntos de presencia de entrada se les asignen valores próximos a 1 (alta idoneidad o probabilidad) mientras que, por el contrario, las zonas muy diferentes desde el punto de vista ambiental se considerarán poco adecuadas y su idoneidad será próxima a cero (presencia muy poco probable).

La etapa siguiente, por tanto, es aplicar el conjunto de reglas a todos y cada uno de los puntos de la zona de estudio para generar un mapa de idoneidad (Fig. 3) con valores en el rango 0 (zona incompatible) a 1 (zona idónea). Este mapa puede ser usado directamente o bien reclasificado en dos únicas categorías: compatible/incompatible (Fig. 4). Esta última operación necesita decidir un valor umbral para acotar las clases, algo que puede hacerse por métodos diversos (ver Jiménez-Valverde y Lobo 2007; Liu *et al.* 2005) pero cuyo tratamiento excede las intenciones de este trabajo.

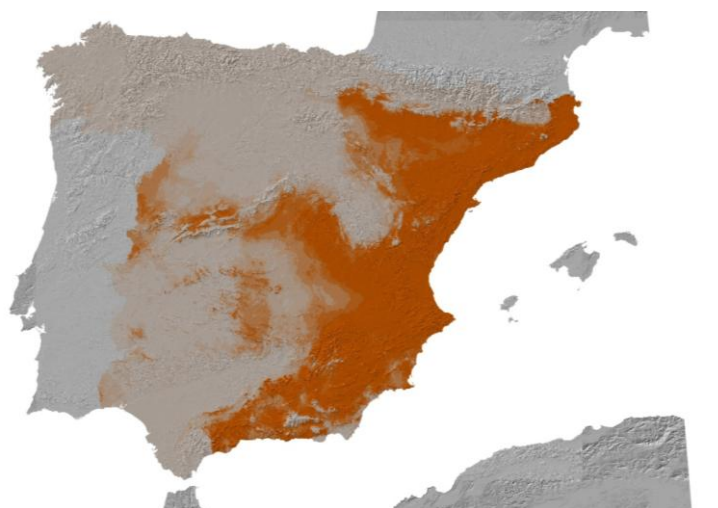


Figura 3. Mapa de distribución potencial de *Pinus halepensis* Mill., realizado con MAXENT. La idoneidad aumenta cuanto más oscuro el tono (Felicísimo *et al.* 2011).

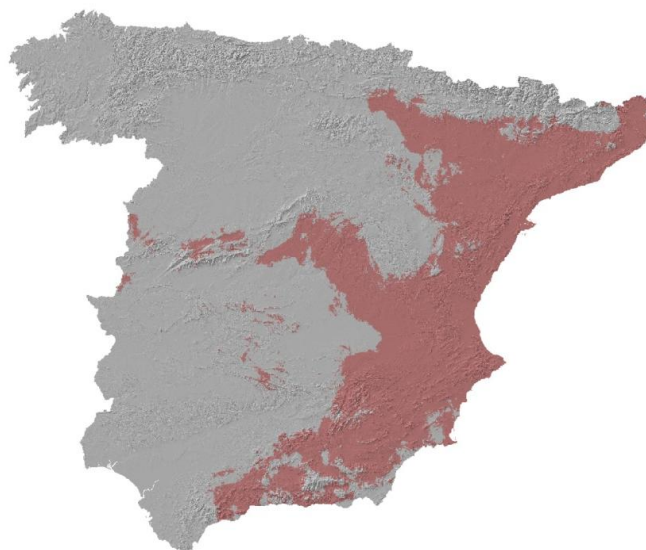


Figura 4. Mapa de presencia y ausencia de *Pinus halepensis* Mill. Presencia. Color naranja. Ausencia. Color gris (Felicísimo *et al.* 2011).

TEMAS DE DISCUSIÓN DESDE UN PUNTO DE VISTA DOCENTE

Independientemente de la técnica subyacente a la construcción de los MDE, desde el punto de vista docente podemos encontrar varios puntos de interés y discusión que enumeramos y discutimos, al menos parcialmente.

El primer punto de interés es sobre el concepto de modelo y de su uso en la ciencia para el avance del conocimiento. Un modelo es una representación simplificada de la realidad, y que se utiliza para tratar una realidad compleja desde una simplificación asumible. Dada la enorme complejidad de la naturaleza, la ciencia la ha analizado y estudiado mediante la selección de una pequeña parte de sus componentes, buscando reducir la complejidad sin perder la representatividad. En el caso de los modelos de distribución de especies se intenta explicar esa distribución en el espacio a partir de una docena o dos de variables simples y estableciendo relaciones descriptivas entre ellas y los datos de presencia. Todo el sistema parte de premisas que pueden cumplirse o no, pero que pueden ser objeto de discusión en asignaturas de biología o ciencias ambientales. Algunas de esas premisas están siendo el objeto de investigaciones en la actualidad (Pearson y Dawson 2004) y todas ellas suponen limitaciones al modelo. Las más destacadas en la literatura son las siguientes:

- Hipótesis de pseudoequilibrio: en la construcción de estos modelos se asume que la especie o formación está en equilibrio o pseudoequilibrio con las condiciones ambientales actuales (Araújo y Pearson 2005). Esta premisa supone asumir que la distribución de la especie y sus relaciones son las

variables ambientales son estables en el tiempo y el espacio, algo que normalmente se desconoce.

- Relaciones bióticas: la distribución de las especies responde a procesos complejos donde las relaciones bióticas tienen una gran influencia. Por ejemplo, la competencia interespecífica puede ocasionar que las especies no ocupen más que una parte del área de distribución potencial (Pearson y Dawson 2003). Este factor no se toma en consideración en la mayoría de los trabajos, sobre todo por el desconocimiento casi universal de estas relaciones y de su dinámica.
- Barreras biogeográficas: es frecuente encontrar zonas potencialmente idóneas separadas por grandes barreras biogeográficas. La especie está presente solamente en una de esas zonas, mientras que la otra puede considerarse inaccesible a pesar de sus buenas condiciones ambientales. En el caso de las especies invasoras, estas barreras biogeográficas son superadas, normalmente por intermediación humana.
- Factores históricos: los modelos son fotografías fijas de un instante y no reflejan ningún proceso histórico ni, en su estado actual de desarrollo, pueden contemplarlo en sus reglas ni en sus clasificadores. Por este motivo no es posible tener en cuenta con facilidad factores históricos como eventos geológicos, antropogénicos o climáticos que han sucedido en el pasado (Svenning y Skov 2006).

Un segundo punto de discusión y experimentación está relacionado con los problemas estadísticos asociados principalmente al tamaño y representatividad de las muestras. Cómo recoger una muestra adecuada (estrategias), cuánto esfuerzo es necesario para ello, cómo varía la incertidumbre con el tamaño muestral, dónde localizar información preexistente, son todos temas abiertos en la actualidad y esenciales en el trabajo científico.

Finalmente, un tercer punto de debate incluye las aplicaciones y límites del método científico apoyado, como en este caso, en la inferencia: cómo, a partir de datos limitados, se generan reglas de aplicación general y cuáles son sus riesgos y sus limitaciones.

Podríamos destacar asimismo que la construcción de modelos de distribución de especies obliga a usar herramientas muy diversas: bases de datos, estadística, cartografía, etc., sin olvidar la posibilidad del trabajo multidisciplinar y compartido, organización de grupos por tareas, mesas de discusión y evaluación, redacción de conclusiones (con su trabajo de síntesis de gran cantidad de resultados), etc.

VISTA GENERAL DE LAS APLICACIONES

Las aplicaciones de este tipo de modelos son numerosas y continuamente aparecen artículos o proyectos con nuevas ideas. Algunas de ellas son: el estudio de los patrones de riqueza de especies (Wohlgemuth *et al.* 2008), de la distribución potencial de comunidades (Felicísimo *et al.* 2005), de hábitats amenazados (Mücher *et al.* 2009) y de especies en el pasado (Médail y Diadema 2009), el estudio del riesgo asociado a las especies invasoras (Herborg *et al.* 2009), la conservación de especies amenazadas (Parviainen *et al.* 2009), los efectos potenciales del cambio climático (Felicísimo *et al.* 2011) (Figs. 5 y 6), la definición de patrones de diversidad (Ferrier *et al.* 2007), el diseño objetivo de reservas (Early *et al.* 2008), estudios de conservación (Rodríguez *et al.* 2007), filogeografía (Waltari y Guralnick 2009), biogeografía (Richards *et al.* 2007), delimitación de regiones biogeográficas (Peters y Thackway 1998), localización de lugares donde pueden existir nuevas especies (Raxworthy *et al.* 2003), localización de nuevas presencias de especies raras (Williams *et al.* 2009), delimitación de lugares para futuros trabajo de campo (Guisan *et al.* 2006), reintroducción de especies amenazadas (Mártinez-Meyer *et al.* 2006), localización de corredores óptimos para la distribución de especies (Williams *et al.* 2005), conservación de especies raras (Parviainen *et al.* 2008), delimitación de puntos calientes de biodiversidad (Richardson *et al.* 2006), el contraste de hipótesis relacionadas con la teoría de la evolución (Peterson *et al.* 1999), los efectos de las actividades humanas en la distribución de especies (Seoane *et al.* 2006), la taxonomía (Gaubert *et al.* 2006) o la distribución potencial de enfermedades infecciosas (Peterson *et al.* 2002).

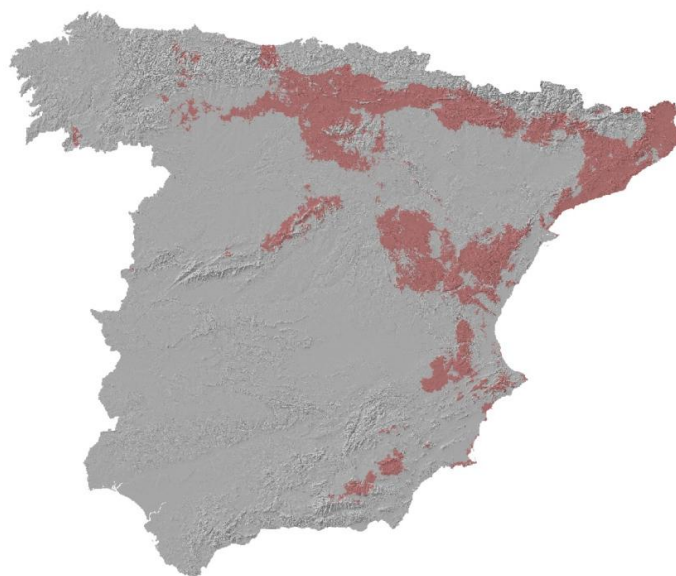


Figura 5. Mapa de presencia y ausencia de *Pinus halepensis* Mill. para el periodo 2041-2070 según las proyecciones de cambio climático del modelo CGCM2, escenario A2. Estas proyecciones permiten modelizar los cambios potenciales de distribución de especies cuando los escenarios definidos por las variables independientes cambian (Felicísimo *et al.* 2011).

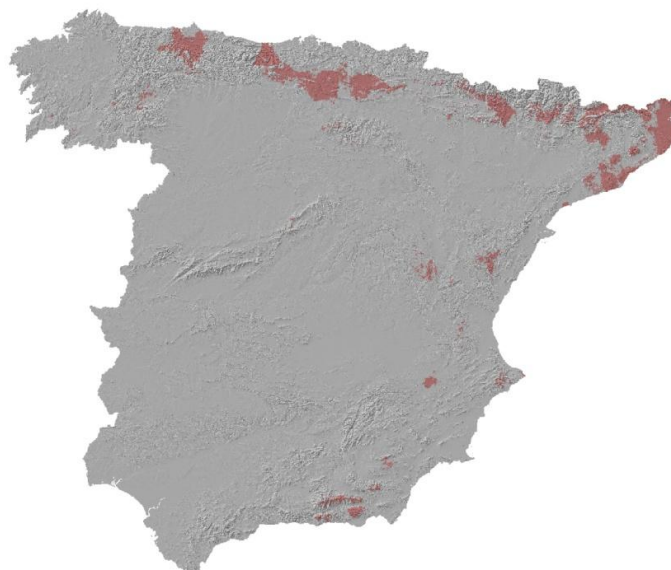


Figura 6. Mapa de distribución potencial de *Pinus halepensis* Mill. para el periodo 2071-2100 según las previsiones de cambio climático del modelo CGCM2, escenario A2 (Felicísimo *et al.* 2011).

CONCLUSIONES

Los modelos de distribución de especies representan una información que sintetiza relaciones entre especies y variables ambientales que serían difíciles de interpretar por otros medios. Es una técnica en evolución donde aún queda mucho trabajo por hacer desde el punto de vista metodológico, especialmente a la hora de incluir los factores espacial, temporal y biótico en su forma de operar. La capacidad de construir modelos más realistas está limitada por nuestra comprensión de los sistemas ecológicos y por los datos disponibles, siempre insuficientes. A pesar de estas limitaciones, un elevado número de estudios han demostrado su utilidad en campos en los que pocas técnicas nos pueden brindar ayuda para entenderlos, como predecir la presencia de especies aún no descritas o para modelar la distribución de especies en el pasado. Estos modelos deben considerarse, por tanto, como un acercamiento útil y mejorable, y como una herramienta aplicable a otros problemas actuales como, por ejemplo, la previsión de los potenciales impactos del cambio climático en la distribución de las especies.

La introducción de los alumnos a este tipo de técnicas puede suponer, con un buen diseño, un avance importante en la comprensión del método científico y en la discusión de las limitaciones del uso de modelos a la hora de comprender fenómenos reales. El carácter multidisciplinario y la necesidad de integrar fuentes de datos diversas y técnicas de análisis diferentes hacen de esta herramienta un recurso valioso en la educación secundaria y de primeros cursos de Grado.

BIBLIOGRAFÍA

- Araújo, M. B. y Guisan, A. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33:1677-1688.
- Araújo, M. B. y New, M. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in ecology and evolution*, 22:42-47.
- Araújo, M. B. y Pearson, R. G. 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, 28:693-695.
- Bradley, B. A. y Fleishman, E. 2008. Can remote sensing of land cover improve species distribution modelling? *Journal of Biogeography*, 35:1158-1159.
- Breiman, L. 2001. "Random Forests". *Machine Learning* 45:5-32.
- Busby, J. R. 1991. *BIOCLIM: A bioclimate analysis and prediction system*. Pages 64-68 in C. R. a. A. Margules, M.P. , editor. *Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis*. CSIRO, Australia.
- Caballero, J. M. 2010. *Uso de los Sistemas de Información Geográfica para el Análisis de la Biodiversidad. Aplicación al Estudio de los Macrolepidópteros en Angola*. Universidad de Extremadura, Mérida.
- Carpenter, G.; Gillison, A. N. y Winter, J. 1993. DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation*, 2:667-680.
- Early, R.; Anderson, B. y Thomas, C. D. 2008. Using habitat distribution models to evaluate large-scale landscape priorities for spatially dynamic species. *Journal of Applied Ecology*, 45:228-238.
- Elith, J. 2002. *Predicting the distribution of plants*. School of Botany. The University of Melbourne.
- Elith, J.; Graham, C. H.; Anderson, R. P.; Dudík, M.; Ferrier, S.; Guisan, A. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29:129-151.
- Elith, J. y Leathwick, J. 2009. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Reviews for Ecology, Evolution and Systematics*, 40:677-697.
- Elith, J. y Leathwick, J. R. 2008. Boosted Regression Trees in R.

- Felicísimo, A. M.; Gómez, A. y Muñoz, J. 2005. *Potencial distribution of forest species in dehesas of Extremadura (Spain)*. Sustainability of Agrosilvopastoral Systems - Dehesa, Montados-:231-246.
- Felicísimo, Á. M.; Muñoz, J.; Villalba, C. y Mateo, R. G. 2011. *Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático de la biodiversidad española. 2. Flora y vegetación*. Oficina Española de Cambio Climático, Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, Madrid.
- Ferrier, S.; Manion, G.; Elith, J. y Richardson, K. 2007. Using generalised dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta-diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and distributions*, 13:252-264.
- Friedman, J. H. 1991. Multivariate adaptive regression splines. *Annals of Statistics* 19:1-141.
- Gaubert, P.; Papes, M. y Peterson, A. T. 2006. Natural history collections and the conservation of poorly known taxa: ecological niche modeling in central African rainforest genets (*Genetta* spp.). *Biological Conservation*, 130:106-117.
- Guisan, A.; Broennimann, O.; Engler, R.; Vust, M.; Yoccoz, N.G.; Lehmann, A. y Zimmermann, N.E.. 2006. Using Niche-Based Models to Improve the Sampling of Rare Species. *Conservation Biology*, 20:501-511.
- Guisan, A. y Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8:993-1009.
- Guisan, A. y Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135:147-186.
- Guralnick, P., A.; Hill, W. y Lane, M. 2007. Towards a collaborative, global infrastructure for biodiversity assessment. *Ecology Letters*, 10:663-672.
- Herborg, L.M.; O'Hara, P. y Therriault, T.W. 2009. Forecasting the potential distribution of the invasive tunicate *Didemnum vexillum*. *Journal of Applied Ecology*, 46:64-72.
- Hirzel, A. H.; Hausser, J.; Chessel, D. y Perrin, N. 2002. Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat- suitability maps without absence data? . *Ecology*, 83:2027-2036.
- Hirzel, A. H. y Lay, G.L. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45 1372-1381.

- Jiménez-Valverde, A. y Lobo, J.M.. 2007. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta oecologica*, 31:361-369.
- Jiménez-Valverde, A.; Lobo, J.M. y Hortal, J. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 14:885-890.
- Latimer, A. M.; Banerjee, S.; Mosher, E.S. y J. A. S. Jr. 2009. Hierarchical models facilitate spatial analysis of large data sets: a case study on invasive plant species in the northeastern United States. *Ecology Letters*, 12:144-154.
- Liu, C.; Berry, L.C.; Dawson, T.P. y Pearson, R.G. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, 28:385-393.
- Marmion, M.; Parviainen, M.; Luoto, M.; Heikkinen, R.K. y Thuiller, W. 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and distributions*, 15:59-69.
- Mártinez-Meyer, E.; Peterson, T.A.; Servín, J.I. y Kiff, L.F. 2006. Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx*, 40:411 -418.
- Mateo, R. G.; Felicísimo, A.M. y Muñoz, J. 2011. Modelos de distribución de especies: una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84:217-240.
- Médail, F. y Diadema, K. 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36:1333–1345.
- Mücher, C. A.; Hennekens, S.M.; Bunce, R.G.H; Schaminée, J.H.J. y Schaepman, M.E. 2009. Modelling the spatial distribution of Natura 2000 habitats across Europe. *Landscape and Urban Planning*, 92:148-159.
- Parviainen, M.; Luoto, M.; Rytteri, T. y Heikkinen, R.K. 2008. Modelling the occurrence of threatened plant species in taiga landscapes: methodological and ecological perspectives. *Journal of Biogeography*, 35:1888-1905.
- Parviainen, M.; Marmion, M.; Luoto, M.; Thuiller, W. y Heikkinen, R.K. 2009. Using summed individual species models and state-of-the-art modelling techniques to identify threatened plant species hotspots. *Biological Conservation*, 142:2501-2509.
- Pearson, R. G. y Dawson, J.W. 2003. Preceding the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12:361-371.

- Pearson, R. G. y Dawson, T.P. 2004. Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide — response to Hampe (2004). *Global Ecology and Biogeography*, 13:469-476.
- Pearson, R. G., Dawson, T.P.; Berry, P.M. y Harrison, P.A. 2002. SPECIES: A Spatial Evaluation of Climate Impact on the Envelope of Species. *Ecological Modelling*, 154:289-300.
- Peters, D. y Thackway, R.. 1998. *A new biogeographic regionalisation for Tasmania*. Tasmanian Parks and Wildlife Service, Hobart, Tasmania.
- Peterson, A. T. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics*, 3:59-72.
- Peterson, A. T.; Sanchez-Cordero, V.; Ben Beard, C. y Ramsey, J.M. 2002. Ecologic niche modeling and potential reservoirs for Chagas disease, Mexico. *Emerging Infectious Diseases*, 8:662-667.
- Peterson, A. T.; Soberón, J. y Sánchez-Cordero, V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285:1265-1267.
- Phillips, S. J.; Anderson, R.P. y Schapire, R.P. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190:231-259.
- Raxworthy, C. J.; Martinez-Meyer, C.; Horning, N.; Nussbaum, R.A.; Schneider, G.E.; Ortega-Huerta, M.A. y Peterson, A.T. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature Biotechnology*, 426:837-841.
- Richards, L.; Carstens, B.C. y Knowles, L.L. 2007. Distribution modelling and statistical phylogeography: an integrative framework for generating and testing alternative biogeographical hypotheses. *Journal of Biogeography*, 34:1833-1845.
- Richardson, B. J., M. Zabka, M. R. Gray y G. Milledge. 2006. Distributional patterns of jumping spiders (Araneae: Salticidae) in Australia. *Journal of Biogeography*, 33:707-719.
- Rodríguez, J. P.; Brotons, L.; Bustamante, J. y Seoane, J. 2007. The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 13:243-251.
- Rushton, S. P.; Ormerod, S.J. y Kerby, G. 2004. New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology*, 41:193–200.
- Seoane, J.; Justribó, H.J.; García, F.; Retamar, J.; Rabadán, C. y Atienza, J.C. 2006. Habitat-suitability modelling to assess the effects of land-use changes on

Dupont's lark *Chersophilus duponti*: A case study in the Layna Important Bird Area. *Biological Conservation*, 128:241-252.

Soberon, J. y Peterson, A.T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2:1-10.

Stockwell, D. y Peters, D. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, 13:143-158.

Svenning, J.-C. y Skov, S.N.F. 2006. Range filling in European trees. *Journal of Biogeography*, 33:2018-2021.

Thuiller, W.; Lafourcade, B.; Engler, R. y Araújo, M.B. 2009. BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32:369-373.

Waltari, E. y Guralnick, R.P. 2009. Ecological niche modelling of montane mammals in the Great Basin, North America: examining past and present connectivity of species across basins and ranges. *Journal of Biogeography*, 36:148-161.

Williams, J. N.; Seo, C.; Thorne, J.; Nelson, J.K.; Erwin, S.; O'Brien, J.M. y Schwartz, M.W. 2009. Using species distribution models to predict new occurrences for rare plants. *Diversity and Distributions*, 15:565-576.

Williams, P. H.Ç; Hannah, L.; Andelman, S.; Midgely, G.F.; Araújo, M.B.; Hughes, G.O.; Manne, L.L.; Martínez-Meyer, E. y Pearson., R.G. 2005. Planning for climate change: Identifying minimum dispersal corridors for the Cape Proteaceae. *Conservation Biology*, 19:1063-1074.

Wohlgemuth, T.; Nobis, M.P.; Kienast, F. y Plattner, M. 2008. Modelling vascular plant diversity at the landscape scale using systematic samples. *Journal of Biogeography*, 35:1226-1240.

Zimmermann, N. E.; Edwards, T.C.; Graham, C.H.; Pearman, P.B. y Svenning, J.C. 2010. New trends in species distribution modelling. *Ecography*, 33:985-989.

Recibido: 29 febrero 2012.

Aceptado: 15 de octubre 2012.