

Artículo Invitado

Los modelos de nicho ecológico en la herpetología ibérica: pasado, presente y futuro

Neftalí Sillero¹, A. Márcia Barbosa^{2,3}, Fernando Martínez-Freiría⁴ & Raimundo Real⁵

¹ CICGE, Centro de Investigação em Ciências Geo-Espaciais. Universidade do Porto. Faculdade de Ciências. Rua do Campo Alegre, 687. 4169-007 Porto. Portugal. C.e.: neftali.pablos@fc.up.pt

² Cátedra "Rui Nabeiro"- Biodiversidade, CIBIO - Universidade de Évora. 7004-516 Évora. Portugal.

³ Department of Life Sciences, Imperial College London, Silwood Park Campus, Ascot (Berkshire) SL5 7PY. Reino Unido.

⁴ Pazos de Reis – Circos, 26. 36715 Tui. España.

⁵ Grupo de Biogeografía, Diversidad y Conservación. Departamento de Biología Animal. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga. 29071 Málaga. España.

Fecha de aceptación: 16 de setiembre de 2010.

Key words: ecological niche models, Iberian Peninsula, Mediterranean, amphibians, reptiles.

PRIMERA PARTE

Introducción a la modelación ecológica

¿Qué son los modelos de nicho ecológico?

Los modelos de nicho ecológico (MNE) son aproximaciones empíricas o matemáticas al nicho ecológico de una especie (ver las siguientes revisiones: Guisan & Zimmermann, 2000; Austin, 2002; Rushton *et al.*, 2004; Guisan & Thuiller, 2005; Araújo & Guisan, 2006; Guisan *et al.*, 2006; Peterson, 2006; Austin, 2007; Jiménez-Valverde *et al.*, 2008; Morin & Lechowicz, 2008). El objetivo primordial de los MNE es relacionar diferentes tipos de variables ecogeográficas (ambientales, topográficas, humanas) con la distribución de las especies, esto es, identificar las variables que limitan y definen dicho nicho. El resultado final de un MNE puede ser una representación espacial de los hábitats favorables a la presencia de una especie (Guisan & Zimmermann, 2000). Los MNE pueden predecir hábitats idóneos en áreas poco muestreadas (Engler *et al.*, 2004) o en el futuro, según cambios previsibles en el entorno (e.g. Shugart, 1990; Sykes *et al.*, 1996; Teixeira & Arntzen, 2002;

Araújo *et al.*, 2006). Pueden también ser relacionados con tendencias en la abundancia de las especies (Araújo & Williams, 2000; Real *et al.*, 2009) o con su probabilidad de persistencia en determinadas áreas (Araújo & Williams, 2000). Los MNE se han hecho populares debido a la necesidad de eficiencia en el diseño e implementación de la gestión de conservación (Bulluck *et al.*, 2006).

¿Qué es el nicho ecológico?

Ha habido varias definiciones de nicho ecológico a lo largo del tiempo. La primera se debe a Grinnell (1917), que entendió el nicho ecológico como una subdivisión del hábitat conteniendo las condiciones ambientales que permiten a los individuos de una especie sobrevivir y reproducirse. Este concepto está basado en variables por las que las especies no compiten (variables climáticas o *scenopoetic* según Soberón, 2007; ver también Hirzel & Le Gay, 2008; Wiens *et al.*, 2009). Por otro lado, Elton (1927) hizo hincapié en el papel funcional de una especie en una comunidad, en especial su posición en la cadena alimentaria, en función

de variables que pueden ser consumidas por las especies (variables de nutrientes o biónómicas según Soberón, 2007). Finalmente, Hutchinson (1957) definió matemáticamente los nichos fundamental y realizado (Figura 1). El *nicho fundamental* es un volumen de n dimensiones dentro del espacio ambiental donde una especie puede mantener una población viable y persistir a lo largo del tiempo, sin inmigración. Cada dimensión es una variable ambiental que influye sobre el nicho. El *nicho realizado* es una parte del nicho fundamental donde la especie no es excluida por competición. La principal diferencia entre los conceptos de nicho de Grinnell y Elton frente al de Hutchinson es que los primeros usaron el término nicho para referirse a lugares en el ambiente con capacidad para albergar especies; por el contrario, para Hutchison, las especies, y no el ambiente, tienen nichos.

A estos dos conceptos -ver también Caja de texto 1- hay que agregar otros dos muy importantes: la teoría de fuente-sumidero (Pulliam, 1988; Pulliam, 2000) y la limitación en la dispersión (Holt, 2003). En el primer caso, las poblaciones pueden ocupar hábitats no favorables (sumideros) debido a procesos de inmigración desde otras poblaciones próximas (fuentes). Aunque los individuos mueren por las condiciones desfavorables, son sustituidos por nuevos inmigrantes. Aquí, el nicho realizado es mayor que el fundamental, pues la especie consigue ocupar hábitats inadecuados y no contenidos en el nicho fundamental (Pulliam, 1988; Pulliam, 2000). En el segundo caso, la especie está ausente de hábitats favorables por razones históricas o por limitaciones intrínsecas en su capacidad de dispersión (Holt, 2003), esto es, la especie no consigue acceder (dispersar) a dichos hábitats.

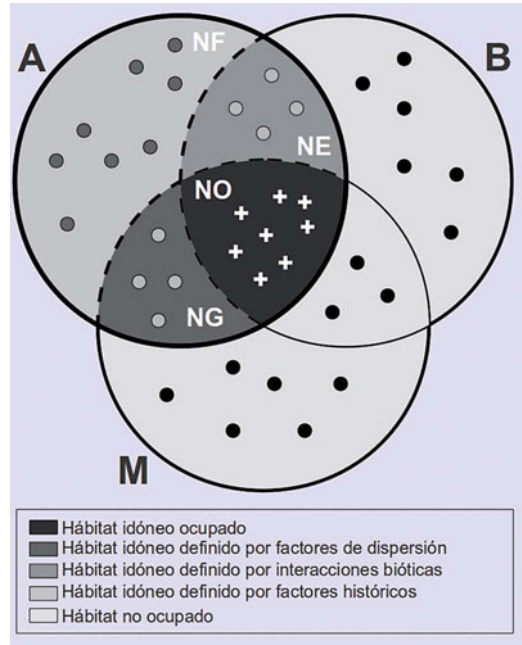


Figura 1. La forma más fácil de visualizar los diferentes nichos ecológicos es el diagrama BAM (Biótico, Abiótico, Movimiento; ver Soberón & Peterson, 2005; Soberón, 2007), que representa el espacio geográfico dividido en los tres principales factores que limitan la distribución de una especie: abióticos (A), bióticos (B), e históricos o de dispersión (M). El hábitat sólo es adecuado para la especie dentro de la zona común a los tres factores. Dicha área representa el nicho ocupado (NO; sensu Pearson, 2006); la parte común a A y M, el nicho de Grinnell (NG); el espacio común a A y B, el nicho de Elton (NE); y todo el área de A es el nicho fundamental de Hutchinson (NF). La especie consigue sobrevivir en aquellas regiones climáticamente favorables, a las que logra dispersar y en las que no hay interacciones bióticas que la excluyan. Las regiones que no cumplan alguna de estas condiciones no son idóneas para la presencia de la especie.

Tipos de modelos de nicho ecológico

Los MNE pueden clasificarse en *mecanicistas* (explicativos) o *estadísticos/correlativos* (predictivos). Los MNE mecanicistas basan sus predicciones en relaciones de causa-efecto entre las variables y la distribución de la especie, por lo que tienen más significado ecológico. Para esto, utilizan variables en que se demuestra (por ejemplo mediante experimentos) que afectan directamente

Caja 1: Otros conceptos de nicho ecológico

Guisan & Thuiller (2005) sustituyeron el concepto de nicho realizado por el de nicho potencial, que es la parte del nicho fundamental disponible para las especies: algunas partes no están disponibles porque no existen todas las posibles combinaciones de variables en el ambiente. De forma similar, Colwell & Rangel (2009) y Soberón & Nakamura (2009) consideraron que hay tres nichos diferentes: el fundamental, el potencial, es decir, la parte existente del nicho fundamental, y el nicho realizado. Finalmente, Pearson (2007) introdujo el concepto del nicho ocupado, donde las distribuciones de las especies están limitadas por factores geográficos, históricos, y bióticos (capacidad de dispersión, competencia, depredación, parasitismo, simbiosis). Hutchinson (1957) consideraba que el nicho realizado estaba limitado sólo por competencia con otras especies.

te a la supervivencia de la especie, como la temperatura o la humedad. Los MNE estadísticos se basan en correlaciones significativas entre la distribución de la especie y las variables que no tienen necesariamente un efecto directo sobre ella, como la altitud o la latitud, pero que resumen el efecto de diversos factores más directos; además son más sencillas de medir (Guisan & Zimmermann, 2000). Estos modelos suelen ser más precisos y pueden tener también un componente explicativo: más allá de proporcionar simplemente una predicción de las distribuciones geográficas, pueden reflejar aspectos relevantes de la biología e historia natural de las especies, sugiriendo factores ecológicos subyacentes (e.g. Peterson & Cohoon, 1999) -ver Caja de texto 2-.

La existencia de una correlación entre una variable y la distribución de una especie no implica una relación de causa-efecto. La interpretación explicativa de los MNE debe hacerse, por tanto, con precaución, ya que el efecto causal de una variable sobre la especie puede ser enmascarado por los efectos de otras variables no causales correlacionadas con ella (MacNally, 2000). De hecho, Kerney (2006) opina que sólo los MNE mecanicistas pueden predecir el nicho de

una especie, pues son los únicos capaces de establecer dichas relaciones causa-efecto. Muchos autores creen que los MNE mecanicistas deben asentarse sobre una base teórica previa (e.g. MacNally, 2000), que raramente está disponible. Si no hay un conocimiento suficiente sobre la especie para señalar los condicionantes directos de su distribución, los MNE correlativos basados en relaciones estadísticas pueden ser muy útiles, siempre que se tengan en cuenta las limitaciones subyacentes a los métodos utilizados para su construcción (MacNally, 2000).

Métodos de modelación correlativa

De entre los métodos de modelación correlativa de la distribución de las especies se pueden distinguir tres grupos principales: métodos de presencia/ausencia, de perfil, y de sólo presencia. Los primeros relacionan una variable dependiente binaria (es decir, con tan sólo dos valores posibles, como presencia y ausencia, uno y cero) con una serie de variables independientes, de forma que inducen las condiciones por las que una especie está presente en vez de ausente. En esta clase de métodos se incluyen los modelos lineales generalizados (GLM),

Caja 2: Otras formas y criterios para clasificar los MNE

Stoms *et al.* (1992), por ejemplo, propusieron una división en modelos deductivos e inductivos, basada en el método conceptual utilizado para definir la relación especie-ambiente. Los modelos deductivos se basan en la opinión de expertos sobre los requisitos ecológicos de una especie para deducir cuáles serán las áreas adecuadas en el territorio analizado. Son más subjetivos y su uso está limitado a las pocas especies y hábitats cuya interrelación sea suficientemente conocida (Araújo *et al.*, 2005). Los modelos inductivos caracterizan ambientalmente, utilizando análisis estadísticos, el área de distribución de la especie para inferir sus preferencias ecológicas. Entonces, con un proceso deductivo más objetivo, se extrapolan éstas al territorio analizado (Pereira & Itami, 1991; Aspinall & Matthews, 1994; Woodward & Cramer, 1996).

como son el análisis discriminante (Lachenbruch, 1975), la regresión logística (Hosmer & Lemeshow, 1989) y la función de favorabilidad (Real *et al.*, 2006); y los modelos aditivos generalizados (GAM; Hastie & Tibshirani, 1990), que son más complejos y se ajustan mejor a los datos, pero por eso pueden ser menos generalizables.

Los métodos de perfil comparan las condiciones ambientales en las zonas de presencia observada con las condiciones disponibles en el área de estudio, perfilando las condiciones de presencia frente a un fondo. Entre estos métodos se cuentan el análisis factorial de nicho ecológico (ENFA: Perrin, 1984; Hirzel *et al.*, 2002); el modelo de máxima entropía (Maxent: Phillips *et al.*, 2004); y el algoritmo genético para la producción de conjuntos de reglas (GARP: Stockwell & Noble, 1992). La designación de estos métodos como de "sólo presencia" es incorrecta, pues utilizan también los datos ambientales procedentes de ausencias, que están incluidas en el llamado fondo o *background* (e.g. Phillips *et al.*, 2009), de donde a veces se seleccionan pseudoausencias (e.g. Chefaoui & Lobo, 2008).

La modelación de datos de sólo presencia se puede hacer, por ejemplo, con análisis de superposición (Brito *et al.*, 1999; Arntzen & Teixeira, 2006), que superpone las presencias de la especie a los mapas de las variables para derivar el rango de condiciones ambientales bajo las cuales la especie puede vivir. El modelo de envoltura multidimensional (MDE) utilizado en el programa BIOCLIM (Busby, 1991) y los modelos HABITAT (Walker & Cocks, 1991) y DOMAIN (Carpenter *et al.*, 1993) son también ejemplos de métodos basados solamente en la localización de las presencias. Otra forma de analizar exclusivamente datos de presencia es utilizar modelos binarios como la regresión logística para confrontar, en lugar de presencias y ausencias, las presencias de una especie (o variedad subespecí-

fica) frente a las presencias de otra (Romero & Real, 1996; Brito & Crespo, 2002; Arntzen & Alexandrino, 2004; Real *et al.*, 2005; Arntzen & Espregueira Themudo, 2008) -ver Caja de texto 3-.

Algunos datos de ausencia pueden corresponder, en realidad, a presencias que no fueron registradas por diversas causas, en particular por muestreo insuficiente o inexistente. Si el muestreo no es demasiado deficiente o espacialmente sesgado (Reese *et al.*, 2005), la inclusión de los datos de ausencia puede mejorar la calidad de los MNE (ver apartado "¿Qué nicho representan los MNE?"), al incluir información sobre localidades que son menos adecuadas para las especies (Hirzel *et al.*, 2001), debido a restricciones históricas (e.g. antiguas barreras a la dispersión), bióticas (competencia, depredación) o humanas (Guisan & Zimmermann, 2000; Anderson *et al.*, 2002). Incluso cuando los datos incluyen falsas ausencias, éstas pueden estar relacionadas con una baja abun-

Caja 3: Otros métodos de modelación

Hay métodos más complejos, como los bosques aleatorios (*Random Forests*), los árboles de clasificación y regresión (CART), las curvas de regresión adaptativas multivariadas (MARS) y las redes neuronales artificiales (ANN). Moisen & Frescino (2002) compararon la eficacia de varios métodos para modelar la distribución de datos simulados y datos reales sobre variables forestales. Los MNE construidos utilizando técnicas más complejas obtuvieron mejores resultados con los datos simulados, pero para los datos reales la diferencia no fue apreciable y un simple modelo lineal funcionó prácticamente igual de bien que los MNE más complejos. Métodos más sofisticados y complejos pueden describir la distribución de las especies con más exactitud, pero producen MNE más difíciles de interpretar desde un punto de vista ecológico y no aportan información inteligible sobre cuáles son los condicionantes de la distribución de las especies, una información que también puede ser valiosa desde el punto de vista de la biología de la conservación. Un compromiso entre complejidad e inteligibilidad puede ser deseable en MNE destinados a su aplicación en conservación y manejo.

dancia local de la especie, y su inclusión puede mejorar la relación entre las predicciones de los MNE y la abundancia de las especies (Real *et al.*, 2009; Barbosa *et al.*, 2009). Si el objetivo es obtener el nicho fundamental de la especie, la utilización de datos de ausencia puede tener un efecto indeseado, al excluir áreas ambientales favorables donde la especie no ocurre debido a restricciones históricas o a interacciones bióticas. Si el objetivo es una aproximación a su nicho realizado y los datos son, en general de buena calidad, es necesario incluir explícitamente las ausencias, aunque no todas estén correctamente registradas.

La aplicación de métodos de perfil o de sólo presencia puede ser más aconsejable en el caso de datos de distribución muy escasos o dispersos, como los basados en colecciones de museos o de herbarios (e.g. Elith *et al.*, 2006) o en muestras identificadas a través de análisis moleculares (e.g. Real *et al.*, 2005). Los MNE de presencia/ausencia basados en atlas de distribución han sido ampliamente utilizados con éxito y han mostrado buena relación con datos independientes de abundancia de las especies (Real *et al.*, 2009) y buena capacidad de extrapolación, tanto a un área geográfica contigua (Barbosa *et al.*, 2009) como a una escala de resolución más fina (Barbosa *et al.*, 2010). Para poder modelar presencias y ausencias con datos aún más fiables, sería útil publicar información sobre zonas que han sido muestreadas pero donde no se ha encontrado la especie buscada.

Cuando están disponibles datos de abundancia, éstos también se pueden modelar (e.g. Anadón *et al.* 2010). La abundancia aporta más información que la simple presencia o ausencia, pero también contiene más ruido y es más difícil de medir, por lo que raramente está disponible. Los datos de abundancia se pueden analizar con modelos lineales genera-

lizados que asuman una distribución de Poisson, adecuada para datos de conteos, o una distribución negativa binomial, adecuada cuando hay sobredispersión de estos datos (i.e., cuando la varianza es mayor que la media). Cuando los datos contienen muchos más ceros de lo que sería de esperar según cualquiera de estas dos distribuciones, se pueden utilizar modelos con exceso de ceros (*zero-inflated models*) (Zuur *et al.*, 2009).

¿Qué nicho representan los MNE?

No todos los MNE representan el mismo nicho: el resultado varía en función del método y las variables empleadas (Soberón & Nakamura, 2009; Figuras 1 y 2). Es aceptado mayoritariamente que los MNE mecanicistas predicen el nicho fundamental (Pearson & Dawson, 2003; Kearney & Porter, 2004; Kearney & Porter, 2009; Rödder *et al.*, 2009) y los MNE correlativos identifican el nicho realizado, ya que las presencias son determinadas por factores abióticos y bióticos (Pearson & Dawson, 2003; Araújo & Guisan, 2005; Guisan & Thuiller, 2005; Soberón & Peterson, 2005; Kearney, 2006; Morin & Lechowicz, 2008; Pearman *et al.*, 2008; Colwell & Rangel, 2009; Lobo *et al.*, 2010). Dentro de los MNE correlativos, los calculados con datos de presencia/ausencia representan la probabilidad de encontrar la especie en una determinada porción del área de estudio, esto es, la distribución de hábitats adecuados y ocupados por la especie (Guisan & Zimmermann, 2000; Pearson, 2007). Los calculados sólo con presencias proporcionan un índice indicativo de la idoneidad de los hábitats (Hirzel *et al.*, 2002; Pearson, 2007), sin implicar necesariamente la presencia de la especie. Dicho de otro modo, los MNE correlativos son sensibles a la topología de las presencias (sus posiciones geográficas y las relaciones entre ellas). Sin embargo, no todos los autores reconocen que los MNE predicen el nicho ecológico. Para Kearney (2006),

el nicho es un concepto mecánico, no descriptivo. En ese sentido, los MNE correlativos modelan únicamente hábitats; por el contrario, los mecanicistas modelan los nichos, al ser los únicos que establecen una relación mecánica entre el modelo y la especie. Kearney (2006) considera que el nicho está determinado por aquellos factores que permiten a una especie sobrevivir, lo que implica una relación mecánica entre la especie y dichos factores, mientras que el hábitat es simplemente el lugar donde habita la especie. Jiménez-Valverde *et al.* (2008) y Lobo (2008) defienden también que los MNE correlativos predicen hábitats y no nichos: si las ausencias de las especies son tomadas en áreas excluidas debido a factores bióticos, se calcula la *distribución realizada*; si son extraídas de áreas excluidas por factores exclusivamente abióticos, se calcula la *distribución potencial*. Sin embargo, estas “distribuciones” no corresponderían a los nichos realizado y fundamental, respectivamente. Godsoe (2010) va más allá al demostrar matemáticamente que el nicho es imposible de ser calculado: lo único que se puede determinar es si el conjunto de variables utilizadas para calcular un MNE pertenece o no al nicho.

¿Qué pasos, conceptuales y prácticos, se deben seguir al modelar y qué situaciones deben ser evitadas?

El primer paso para modelar la distribución de una especie es decidir cuáles son los motivos del trabajo (conocer su distribución potencial, sus factores limitantes) y los parámetros de modelación más adecuados (datos corológicos, ambientales, área de estudio, método de modelación, resolución espacial).

Una vez decididos los objetivos de la modelación, hay que reunir las citas corológicas (es decir, de localización) de la especie y crear una base de datos, por ejemplo a partir de atlas de

distribución (Sillero *et al.*, 2009), colecciones de museos (Brito *et al.*, 2008), o muestreos sistemáticos (Hirzel & Guisan, 2002; Martínez-Freiría *et al.*, 2008; Sillero, 2009). Dichos muestreos pueden estar orientados para establecer tan sólo la presencia de la especie en determinadas áreas (Martínez-Freiría *et al.*, 2008), o para registrar también su ausencia (Anadón *et al.*, 2006). La distribución espacial de las ausencias determina el tipo de nicho ecológico predicho y, por tanto, puede modificar de forma importante el resultado de los modelos (Figura 2). Es esencial igualmente que la base de datos no tenga errores geográficos (Sillero *et al.*, 2005). Aunque el MNE sea producido con una resolución espacial baja, es recomendable que las citas de la especie sean tomadas con un GPS. De esta forma se minimiza la posibilidad de errores en las coordenadas geográficas, y se permite a la vez el uso de los mismos datos en MNE de distinta resolución espacial (Carretero *et al.*, 2008; Kaliontzopoulou *et al.*, 2009).

Las citas corológicas deben ser independientes entre sí, esto es, no deben estar autocorrelacionadas espacialmente (Koenig, 1999; Dormann, 2007; Dormann *et al.*, 2007). Esta condición sólo se puede cumplir en muestreos sistemáticos. La autocorrelación del esfuerzo de muestreo debe ser homogénea. Así, la distribución de las citas debe corresponder lo máximo posible a la distribución real, o por lo menos, a la observada en el campo. Por ejemplo, la distribución de una especie puede tener registros fuertemente agrupados y también fragmentados. Esta variación en el nivel de agrupamiento observada en la muestra debe tener una correspondencia con la realidad. Diseñar muestreos adecuados con un esfuerzo homogéneo es la mejor manera de minimizar los problemas de autocorrelación de los datos.

El tamaño de muestra influye en los resultados de los MNE (Hirzel & Guisan, 2002; McPherson *et al.*, 2004; Pearson *et al.*, 2007; Wisz *et al.*,

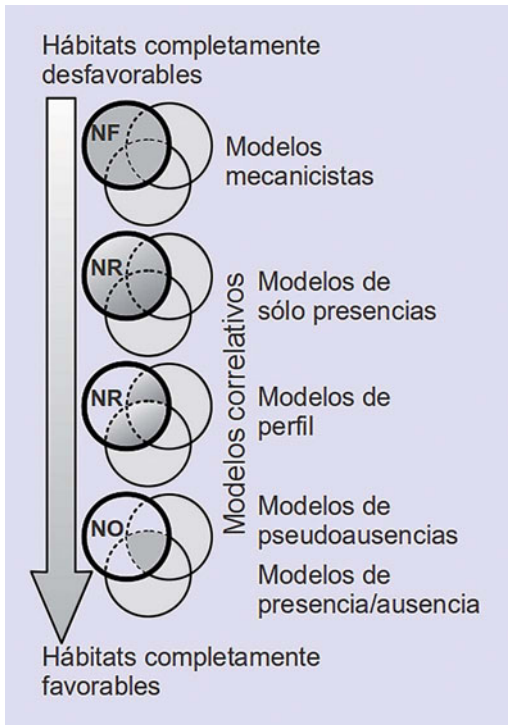


Figura 2. La idea de idoneidad o no de un hábitat corresponde en realidad a un gradiente (Soberón, 2010): en un extremo estarían situados aquellos hábitats extremadamente favorables; en el otro, aquellos completamente desfavorables, donde la especie simplemente no consigue sobrevivir. La posición que ocupa la especie en dicho gradiente depende de la intensidad con que actúan los factores del clima, la dispersión y las interacciones bióticas. En hábitats con un clima desfavorable, la especie puede sobrevivir durante algún tiempo si hay inmigración y no hay especies competidoras. Por contra, la especie puede estar ausente de un área de clima favorable si es excluida por otras especies o si hay barreras geográficas que no le permiten acceder. Las situaciones intermedias representan poblaciones reducidas que se mantienen a pesar de las condiciones del clima y la presencia de interacciones bióticas. Ver abreviaturas en Figura 1.

2008). La precisión de los MNE aumenta con el tamaño de muestra, primero de forma sustancial, y estabilizándose después hasta alcanzar la asíntota (Stockwell & Peterson, 2002). Arntzen & Teixeira (2006) estudiaron la variación del número de citas en *Chioglossa lusitanica* a lo largo de la historia y su efecto en los MNE:

a partir de un número mínimo de citas, los MNE no mejoraron sensiblemente. Hay un tamaño mínimo de muestra por debajo del cual no es posible calcular un MNE, que depende del método de modelación utilizado.

El tipo de algoritmo de modelación depende del tipo de citas corológicas. No todos los métodos son equivalentes ni sirven para todas las situaciones. Si se quiere hacer un MNE mecanicista, el conocimiento sobre la biología y fisiología de la especie debe ser extenso (Kearney & Porter, 2004; Kearney & Porter, 2009). Si se hace un MNE correlativo, los datos corológicos disponibles van a determinar el tipo de método de modelación que se puede emplear. Si se consiguen datos de presencia y de ausencia, se pueden aplicar una serie de métodos como GLM o GAM; si sólo tenemos datos de presencia, se puede aplicar métodos de perfil como Maxent (Phillips *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2006), ENFA (Hirzel *et al.*, 2002) o GARP (Stockwell & Noble, 1992), o métodos de sólo presencia como BIOCLIM (Busby, 1991), HABITAT (Walker & Cocks, 1991) o DOMAIN (Carpenter *et al.*, 1993). En cualquier caso, siempre se obtendrá una aproximación a un nicho ecológico diferente (Soberón & Nakamura, 2009). Es más, dependiendo de la posición de las ausencias en el diagrama BAM (Figura 1), esto es, de qué factor proceden, el MNE será también diferente (Lobo *et al.*, 2010) - ver Caja de texto 4-.

Existen diferencias en la forma de trabajar de cada método. Por ejemplo, ENFA no puede trabajar con variables categóricas: tienen que ser transformadas en continuas previamente. Los MNE obtenidos con GLM, GAM, GARP y Maxent pueden ser proyectados a otras áreas de estudio o a otros conjuntos de variables. ENFA, por el contrario, no permite la proyección del MNE. Todos los métodos aquí expuestos son afectados por la correlación entre variables, a

excepción de ENFA, que previamente las transforma en una serie de factores no correlacionados de forma similar a los ejes de un análisis de componentes principales (Hirzel *et al.*, 2002). La capacidad de muchos métodos para discriminar entre presencias y ausencias puede ser evaluada, por ejemplo, a través del estadístico AUC (el área bajo la curva de la gráfica *receiver operating characteristic* o ROC). Lobo *et al.* (2008) son desfavorables al uso del AUC, ya que puede variar con la prevalencia (proporción entre ausencias y presencias). Sin embargo, el AUC aumenta con al tamaño del área de estudio, por lo que no es recomendable para comparar MNE de diferentes áreas (VanDerWal *et al.*, 2009). ENFA no permite calcular el AUC por limitaciones metodológicas, lo que dificulta la comparación con otros métodos y algoritmos de modelación. En algunos casos (GLM, GAM, ENFA), el resultado es único, pues no hay un proceso aleatorio asociado (e.g. Arntzen, 2006; Espregueira Themudo & Arntzen, 2007; Soares & Brito, 2007; Arntzen & Espregueira Themudo, 2008; Santos *et al.*, 2006; Ribeiro *et al.*, 2009; Santos *et al.*, 2009; Sillero *et al.*, 2009). Sin embargo, Maxent produce cada vez un MNE diferente, requiriendo el cálculo de varias réplicas (e.g. Martínez-Freiría *et al.*, 2008; Martínez-Freiría *et al.*, 2009; Sillero, 2009; Sillero, 2010) y un MNE final medio (*ensemble model*: Araújo & New, 2007). En conclusión, cada método de modelación tiene sus particularidades que deben ser tenidas en cuenta antes de emprender cualquier proyecto de modelación.

El siguiente paso es la selección de variables que supuestamente influyen y limitan la distribución. Esta selección es un proceso subjetivo y depende de la relevancia ecológica para la especie y de su disponibilidad (consultar Sillero & Tarroso (2010) para fuentes de datos ambientales en Internet), sobre todo en formato espacial. Los MNE no son necesariamente espaciales. Es más,

Caja 4: Clasificación de tipos de ausencias según Lobo *et al.* (2010)

Contingentes, que corresponden a zonas climáticamente adecuadas pero que no pueden ser ocupadas por varios motivos; ambientales, cuando es el clima el responsable de la no idoneidad del hábitat; y metodológicas, cuando se deben a errores en los muestreos. Las ausencias contingentes están fuera del nicho realizado pero dentro del fundamental; las ambientales están fuera de ambos nichos; y las metodológicas, dentro de los dos nichos (Lobo *et al.*, 2010). Estas últimas son muy importantes en especies de anfibios y reptiles, debido a la dificultad para asegurar con plena confianza que una especie está ausente de un lugar cuando no ha sido detectada. Es por ello que los MNE de sólo presencias y de perfil son mayoritariamente usados en herpetología. A modo de comparación, y sólo para la Península Ibérica y Norte de África, fueron publicados en los últimos tres años 10 artículos en que se utilizaron métodos de perfil (Brito *et al.*, 2008; Carretero *et al.*, 2008; Kaliontzopoulou *et al.*, 2008; Martínez-Freiría *et al.*, 2008; Santos *et al.*, 2009; Martínez-Freiría *et al.*, 2009; Ribeiro *et al.*, 2009; Sillero, 2009; Sillero *et al.*, 2009; Sillero, 2010), frente a tres artículos con MNE de presencia/ausencia (Arntzen & Espregueira Themudo, 2008; Real *et al.*, 2008; Real *et al.*, 2010).

en algunos métodos (e.g. regresión logística) el último paso es la espacialización del MNE, que no es más que una fórmula matemática que relaciona varias variables. Sólo cuando las variables están disponibles en un formato incorporable en un Sistema de Información Geográfica (SIG), el MNE puede ser representado en el espacio (e.g. Brito & Crespo, 2002). Las variables no deben estar correlacionadas (Keitt *et al.*, 2002; Diniz-Filho *et al.*, 2003; Betts *et al.*, 2006; Segurado *et al.*, 2006) - ver apartado “¿Cuándo es un problema la multicolinealidad?”-: al menos, se debe eliminar una variable de cada par de variables que tengan una correlación muy alta, por ejemplo superior a un 70-75% (e.g. Martínez-Freiría *et al.*, 2008). Sin embargo, no se puede saber si se está eliminando la variable causal (si es una de las dos) o la variable correlacionada. La utilización de un gran número de variables puede aumentar el

riesgo de sobreparametrización del modelo, es decir, de incluir variables cuya relación con la especie se deba al azar y que sólo predigan bien la distribución en el área analizada. Es importante también tener en cuenta que los factores que determinan el nicho ecológico se expresan en los MNE de distinta forma en función de la escala: los factores históricos y abióticos (clima) son más relevantes en escalas pequeñas (es decir, en extensiones grandes) y los bióticos en escalas grandes, más locales (Peterson, 2006).

Una vez que las variables están seleccionadas, debemos comprobar que el área de estudio es la adecuada. Éste es un paso importante, aunque raramente se tiene en cuenta, y debería decidirse al inicio del proceso, junto con los objetivos del trabajo. El área de estudio debería incluir toda la valencia ecológica de la especie: si el área es demasiado pequeña, ciertos rangos de las variables pueden quedar excluidos de los análisis, originando resultados incorrectos. Sin embargo, Thuiller *et al.* (2004) no encontraron diferencias entre MNE cuando reducían el tamaño de las áreas, sino tan sólo cuando proyectaban el MNE de menor tamaño fuera de sus límites geográficos (véase también Barbosa *et al.*, 2009). Además, no siempre están disponibles datos de distribución o de variables predictoras para toda el área de ocurrencia de una especie. Albert & Thuiller (2008) recomiendan no utilizar áreas grandes si la distribución de la especie es pequeña. Stockwell & Peterson (2002) proponen dividir las áreas, pues los MNE reaccionan de forma distinta a los diferentes tamaños de muestra, lo que demuestra que la respuesta de las especies a las variables ambientales no es uniforme en toda el área de estudio. Otros autores consideran que la definición de las áreas de estudio debe responder a criterios biogeográficos (Sillero *et al.*, 2009). Posiblemente, el método más adecuado es comprobar que las curvas de respuesta de las variables

no estén truncadas (Guisan & Thuiller, 2005). Si la curva está truncada, el área de estudio debe ser aumentada (siendo necesario volver a medir la correlación entre las variables) hasta tener una curva normal. En cualquier caso, se debe evitar que el área de estudio responda a criterios políticos como divisiones nacionales (e.g. Brito *et al.*, 1996; Teixeira *et al.*, 2001; Teixeira & Arntzen, 2002; Arntzen, 2006; Arntzen & Teixeira, 2006), aunque muchas veces la disponibilidad de los datos está limitada por estas fronteras.

Los MNE asumen un equilibrio entre la especie y el ambiente, es decir, que la especie ocupa todos los hábitats favorables que están disponibles y está ausente de todos los hábitats desfavorables (Araújo & Pearson, 2005; Wiens *et al.*, 2009). Sin embargo, es muy difícil que esta condición se cumpla. Si una especie está aún en expansión, sus registros corológicos no representan toda la amplitud de su nicho ecológico, y el MNE no podrá identificar todas las áreas potencialmente favorables. Una solución es aumentar el tamaño del área de estudio; otra es dividir la muestra en varios grupos que simulen la dispersión y calcular los respectivos MNE sobre la misma área (Sillero, 2010): si los MNE son similares, se pueden considerar robustos. También es posible reducir la muestra de citas corológicas a localidades de reproducción comprobada (Ficetola *et al.*, 2008; Ficetola *et al.*, 2009), que corresponden a poblaciones asentadas y no a individuos en dispersión (y por tanto, en desequilibrio). Sin embargo, en el caso de especies introducidas, el mejor método puede ser modelar la distribución en su área original y proyectar el MNE al área de introducción (Ficetola *et al.*, 2007; Pearman *et al.* 2008; Beaumont *et al.*, 2009; Rödder & Lötters, 2009).

Ya con el método de modelación definido, reunidos los datos corológicos de la especie, seleccionadas las variables no correlacionadas y el área de estudio, podemos calcular el MNE.

Aunque cada método proporciona un tipo de información diferente, ésta debe estar compuesta básicamente de tres ítems: el mapa del MNE (siempre y cuando éste sea espacial), la importancia con la que cada variable contribuye al MNE, y un valor que permita medir la precisión del MNE. El mapa representa los hábitats favorables para la especie, y normalmente sus valores son continuos, acotados entre cero (hábitat completamente desfavorable) y uno (hábitat completamente favorable). En los modelos de perfiles, este resultado suele recibir el nombre de mapa de idoneidad del hábitat (*habitat suitability map* o HSM; Hirzel *et al.*, 2002). Sin embargo, en algunos casos, es de interés convertir el mapa de probabilidad o de idoneidad del hábitat en un mapa de distribución, sólo con valores de "presente" y "ausente". Para ello, hay que elegir un umbral dentro de los valores continuos del HSM, el cual distinguirá los hábitats desfavorables (por debajo del umbral) de los favorables (por encima). La elección de un umbral determinado depende del investigador en función de los objetivos del modelo (ver para una revisión Liu *et al.*, 2005).

¿Cuándo es un problema la multicolinealidad?

La multicolinealidad en los MNE se presenta cuando varias variables predictoras están relacionadas entre sí por una combinación lineal, de forma que la influencia de cada una de ellas en la distribución de la especie no puede distinguirse, al solaparse unas con otras. Estrictamente hablando, este fenómeno se presenta cuando la correlación entre las variables es 1, en cuyo caso la inclusión de una de estas variables aporta ya todo el poder predictivo del conjunto de ellas. Sin embargo, el poder explicativo queda aún sin determinar, porque se corre el riesgo de atribuirle

el poder causal a esa variable cuando en realidad la que afecta a la especie puede ser una de las que se excluyó del MNE.

Cuando existe correlación entre las variables pero ésta es menor de uno, la exclusión de variables correlacionadas produce 1) una disminución en la capacidad predictiva del MNE mayor cuanto menor es la correlación entre variables, y 2) una pérdida del poder explicativo de la variable mantenida en el MNE mayor cuanto mayor es la correlación. Por consiguiente, en MNE correlativos, la eliminación de variables altamente correlacionadas simplifica los MNE con poca pérdida de capacidad predictiva. Sin embargo, estos MNE pueden verse seriamente afectados si no se incluyen todas las variables hipotéticamente relevantes aún cuando estén, y precisamente porque están, correlacionadas.

Por ejemplo, Cartron *et al.* (2000) puntualizaron que si algunas de las relaciones entre variables son negativas, existe la posibilidad de que el efecto que esté operando sobre las variables se encuentre amortiguado por otro mecanismo más fuerte, debido a las interrelaciones entre ellas. Así, en un sistema con tres variables, si dos de las correlaciones son positivas y la otra negativa, las relaciones predichas puede que no sean todas observadas en las relaciones entre cada par de variables, ya que hay efectos operando en direcciones diferentes. Si una especie, por ejemplo, se ve favorecida por las temperaturas y las precipitaciones elevadas, pero éstas están correlacionadas negativamente en el territorio analizado (i.e., la precipitación es más alta donde la temperatura es más baja), el efecto de cada una de ellas estará amortiguado por el efecto de la otra; sólo la inclusión de las dos variables correlacionadas en el mismo MNE permitirá detectar el verdadero efecto de cada una de ellas.

¿Qué es realmente validar un modelo de nicho ecológico?

Los MNE obtenidos de forma inductiva a partir de la distribución observada de una especie siguen ciertas reglas que garantizan su concordancia con ésta y, por lo tanto, no requieren de validación respecto a los datos de partida del MNE. En cambio, es posible validar si los MNE siguen siendo correctos para otros conjuntos de datos corológicos similares, en otras áreas geográficas, en otro tiempo, o para determinar otros parámetros poblacionales de las especies. Los MNE deben ser validados, por tanto, con datos distintos a los que sirvieron para elaborarlos y de acuerdo con, y específicamente para, el propósito para el que se construyeron. Por ejemplo, la validación de los MNE elaborados para ser transferidos al futuro, como los que pronostican la distribución de las especies bajo distintos escenarios de cambio climático (e.g. Araújo & Pearson, 2005; Araújo *et al.*, 2006; Araújo *et al.*, 2008; Sillero, 2010), no puede ser realizada en el tiempo presente.

Se puede determinar, eso sí, si los MNE son al menos espacialmente transferibles dentro del área analizada. Para ello se puede dividir el territorio en una subárea de recalibración y otra de pseudovalidación del MNE. El MNE general, obtenido con los datos de toda el área de estudio, se puede recalibrar en la primera subárea para comprobar después si funciona igual de bien en la segunda. Las dos subáreas se pueden definir de forma aleatoria o aplicando la expresión propuesta por Fielding & Bell (1997):

$$[1+(p-1)^{1/2}]^{-1},$$

donde p es el número de variables predictoras del MNE. El grado de concordancia entre los resultados de recalibración y pseudovalidación se puede estimar mediante la comparación de sus respectivos valores de Kappa (Cohen, 1960), sensi-

bilidad, especificidad, tasa de clasificación correcta y AUC (Fielding & Bell, 1997; Manel *et al.*, 2001). Pero hay que tener en cuenta que una coherencia insatisfactoria entre recalibración y pseudovalidación no implica que el MNE recalibrado sea incorrecto, y menos aún que el MNE basado en el área completa sea incorrecto. Sólo indicaría que los factores que actúan predominantemente en el área de recalibración difieren de los que lo hacen en el área de pseudovalidación. El MNE a utilizar deberá ser, en cualquier caso, el aplicado a toda el área analizada, ya que suelen funcionar mejor que los basados en un subconjunto de datos (e.g. Barbosa *et al.*, 2009).

¿De verdad se está modelando el nicho ecológico o se puede intentar superar el concepto del nicho al modelar?

Los procesos ambientales son intrínsecamente complejos y varían con la escala tanto espacial como temporal. Esta complejidad es basada con frecuencia en la definición de leyes o asunciones sobre el funcionamiento de estos procesos, expresadas frecuentemente bajo la forma de relaciones matemáticas o lógicas, que constituyen el centro de los MNE. Los MNE mecanicistas, como los correlativos, parten de la aceptación de unas relaciones previas entre las especies y los factores que se supone que dirigen su distribución. Es necesaria, por tanto, una idealización considerable para describir las distribuciones de especies con MNE mecanicistas.

Entre otras cosas, un MNE mecanicista requiere aceptar una mecánica sobre la que basarlo. Este enfoque está basado en la mecánica newtoniana, puesta en entredicho desde principios del siglo XX por la mecánica cuántica, formulada en base a fenómenos subatómicos. Los fenómenos vivos también están sometidos a incertidumbre, uno de los pilares de la mecánica cuántica. Dicha incertidumbre no procede sola-

mente de la imposibilidad de determinar todos los factores implicados en el proceso, sino de la imposibilidad de determinar el resultado final del proceso aún cuando todos los factores relevantes sean controlados. Los distintos grados de coherencia entre fenómenos se traducen matemáticamente en correlaciones. Los MNE correlativos pueden así representar la coherencia entre los fenómenos naturales de forma más adecuada que los mecanicistas newtonianos. Además, los seres vivos no sólo responden a las condiciones ambientales, sino que éstas también están en gran medida condicionadas por la acción de los seres vivos. La formulación clásica de la lógica y la matemática no está bien equipada para atender esta formulación sobre los sistemas físicos y menos aún sobre los sistemas vivos y la relación entre ambos. Una interpretación más realista de los complejos sistemas ecológicos y biológicos puede venir de la aplicación de la lógica difusa.

La lógica difusa o borrosa forma parte de la lógica polivalente, que admite múltiples valores de verdad, pero además tiene en cuenta que estos valores son imprecisos. La lógica difusa y sus aplicaciones tienen su origen en la teoría de conjuntos borrosos propuesta por Zadeh (1965), quien estableció que un conjunto borroso se caracteriza por una función de pertenencia que asigna a cada objeto del conjunto un grado de pertenencia que oscila (con valores continuos) entre cero y uno. La necesidad de los conjuntos borrosos surge en aquellas situaciones en las que resulta difícil determinar la pertenencia o no de un elemento a un conjunto. Los conjuntos clásicos son un caso particular de conjuntos borrosos en los que sólo están permitidos dos grados de pertenencia (0 y 1). La lógica difusa ha sido utilizada para predecir la distribución de especies (Robertson *et al.* 2004), para detectar áreas favorables para las especies (Real *et al.*, 2005; 2008; 2009), para realizar análisis de carencias en la protección

de la biodiversidad basados en modelos de distribución (Estrada *et al.*, 2007, 2008; Real *et al.*, 2006b) o para evaluar el impacto del cambio climático en la distribución de las especies (Levinsky *et al.*, 2007; Real *et al.*, 2010).

La teoría de la complejidad también puede utilizarse en la interpretación de los MNE. La historia y los factores ecológicos, junto a la respuesta idiosincrática de cada especie a ellos, determinan la configuración actual de la distribución de las especies. Estos factores delimitan dinámicamente las respuestas biogeográficas de la biodiversidad en el tiempo y en el espacio. En este tipo de escenario complejo, las distribuciones serían la respuesta geográfica de las especies en función de los factores pasados y presentes que actúan en un área concreta. La interpretación de los MNE como el grado de pertenencia de cada localidad al conjunto borroso de áreas favorables para una especie permite obtener una medida de hasta qué punto la especie ha sido influenciada hacia cada localidad por los distintos factores.

SEGUNDA PARTE

La modelación ecológica de la herpetofauna ibérica

No sólo es posible modelar la distribución de las especies. De hecho, se puede modelar cualquier otro tipo de variable, como la riqueza específica, morfología o diversidad genética. En esta segunda parte, se revisan los trabajos donde se modelan las distribuciones de las especies y otras variables en la Península Ibérica.

Identificación del nicho ecológico

Una de las aplicaciones más importantes de los MNE es la identificación del nicho ecológico de las especies. Existen diversos trabajos cuyo objetivo específico es identificar la distribución potencial de las especies y las variables que las

determinan, tanto en Portugal (Brito *et al.*, 1996; Sá-Sousa, 2000; Teixeira *et al.*, 2001; Teixeira & Ferrand, 2002), como en España (Real *et al.*, 2005; Anadón *et al.*, 2006; Román *et al.*, 2006). De todos estos trabajos, Brito *et al.* (1996) es el primero de modelación de nicho ecológico en la Península Ibérica, y utilizó la regresión logística para calcular la distribución potencial de *L. schreiberi* en Portugal. Siguiendo metodologías similares, Sá-Sousa (2000) y Teixeira *et al.* (2001) analizaron respectivamente la biogeografía de *Podarcis hispanica* y *Chioglossa lusitanica* en Portugal. Sá-Sousa (2000) separó las dos formas de *P. hispanica* (tipo 1 y tipo 2), confirmando que sus distribuciones son parapátricas y que ambas están influenciadas por factores diferentes. Teixeira *et al.* (2001) calcularon un MNE de *C. lusitanica* sobre Portugal y lo proyectaron a España. Éste es, por tanto, el primer estudio de modelación de herpetofauna a nivel ibérico. Al igual que Sá-Sousa (2000), Real *et al.* (2005) utilizaron la regresión logística para distinguir los nichos de dos especies crípticas y de distribución parapátrica: *Discoglossus galganoi* y *D. jeanneae*. Anadón *et al.* (2006) y Román *et al.* (2006) dan ejemplos de aplicaciones de modelación a nivel local: ambos trabajos utilizaron GLM, el primero para *Testudo graeca* en la región de Murcia; el segundo para *Podarcis carbonelli* en Doñana, aunque sin desarrollar la componente espacial del MNE.

Identificación de patrones de distribución: corotipos

La modelación ecológica también se utiliza para identificar patrones comunes de distribución o corotipos - es decir, patrones de distribución característicos, a menudo compartidos por varias especies y significativamente distintos de los demás. Los corotipos pueden ser determinados a partir las distribuciones observadas de diversos taxones (e.g. Real *et al.*, 1992) o modelando

previamente su distribución (e.g. Sillero *et al.*, 2009). Sillero *et al.* (2009) analizaron la biogeografía de la herpetofauna ibérica, e identificaron siete corotipos para anfibios y siete para reptiles a partir de la clasificación de una matriz de presencias/ausencias calculada mediante modelos ENFA y variables ambientales obtenidas a partir de imágenes de satélite. Los corotipos separaron a las especies de afinidad atlántica y mediterránea. Por último, Flores *et al.* (2004) y Real *et al.* (2008) utilizaron la modelación ecológica para caracterizar ambientalmente corotipos identificados previamente a partir de las distribuciones observadas.

Identificación de otros patrones biogeográficos

Los MNE también pueden ser utilizados para estudiar e identificar otros patrones biogeográficos como pueden ser las variaciones espaciales en la morfología y la genética de las especies. La gran mayoría de las especies presentan diferencias geográficas en los rasgos morfológicos como respuesta a la variación de las presiones selectivas de los ambientes en los que viven (Stearns & Hoekstra, 2000; West-Eberhard, 2003), tanto bióticas (e.g. depredación, competencia), como abióticas (e.g. temperatura, precipitación). El estudio de la variación geográfica en los rasgos fenotípicos ha sido un tema muy recurrente durante la última mitad del siglo XX (ver Thorpe, 1987) y, en la actualidad, ha resurgido bajo un nuevo enfoque debido al uso de los SIG y los MNE. En el ámbito ibérico, existen dos trabajos que tratan la variación geográfica en la morfología de las víboras ibéricas y que usan los MNE como método de estudio: Brito *et al.* (2008) estudiaron la variación morfológica de *V. latastei* a lo largo de toda su área de distribución, y Martínez-Freiría *et al.* (2009) estudiaron la variación y convergencia morfológica de *V. aspis* y *V. latastei* en toda su área de contacto del Noreste

peninsular y, a menor escala, en la zona de contacto del Alto Ebro (Norte de España). Ambos trabajos emplearon la misma metodología: combinaron la geo-estadística y los Sistemas de Información Geográfica (SIG) para obtener patrones uni- y multivariados de variación geográfica en la morfología y, posteriormente, usaron los MNE para estudiar las correlaciones existentes entre estos patrones y variables ambientales como la precipitación o la temperatura. Tomović *et al.* (2010) estudiaron la variación morfológica de *V. ammodytes* en su área de distribución europea usando la misma metodología que Brito *et al.* (2008) y Martínez-Freiría *et al.* (2009), e identificaron tres grupos morfológicamente diferentes y sus requerimientos climáticos, usando Maxent. Además, Luiselli (2006) utilizó la regresión logística para investigar qué factores ambientales han llevado a dos especies de serpientes “látigo” no cercanas filogenéticamente, *Hierophis viridiflavus* en Italia (Europa) y *Psammophis phillipsii* en Nigeria (África), a converger morfológica y ecológicamente.

Al igual que ocurre con la morfología, el estudio de la variabilidad y estructuración genética de las especies puede llevar a la identificación de patrones geográficos (e.g. Alexandrino *et al.*, 2004). Sin embargo, sólo recientemente se ha reconocido la importancia de la componente geográfica en los estudios típicos de filogeografía (ver Manel *et al.*, 2003; Kidd & Ritchie, 2006); este nuevo enfoque se conoce como “genética a escala del paisaje” (*landscape genetics*). A grandes rasgos, en estos estudios se combinan los SIG y los MNE para identificar patrones geográficos en la variación de marcadores genéticos, delimitar grupos con similitudes genéticas, identificar rutas de interconectividad entre las diferentes poblaciones y estudiar su relación con variables ecogeográficas (e.g. Spear *et al.*, 2005; Cushman *et al.*, 2006). Sin embargo, no existe ningún trabajo publicado que trate sobre

los herpetos ibéricos haciendo uso de la metodología empleada en este campo.

Alexandrino *et al.* (2004) combinan el estudio de ambas variaciones morfológica y genética, comparando los MNE obtenidos para *Chioglossa lusitanica* (Teixeira *et al.* 2001) con mapas de variación genética y fenética. Sin embargo, este estudio compara la variación genética y morfológica con los MNE para la especie pero de manera descriptiva, sin investigar en profundidad los factores ambientales que pueden estar relacionados con ambas variaciones geográficas.

Predicción de la riqueza potencial

La riqueza específica puede ser estimada también usando los MNE, a través de modelación directa (Nogués-Bravo & Martínez-Rica, 2004; Araújo *et al.*, 2008) o a través del sumatorio de MNE individuales de especies (Soares & Brito, 2007; Estrada *et al.*, 2007; Estrada *et al.*, 2008; Sillero *et al.*, 2009). En cualquier caso, la diferencia aritmética entre la riqueza específica observada y la estimada muestra aquellas zonas donde puede haber un déficit en el conocimiento, esto es, donde aún hay especies por citar (Sillero *et al.*, 2009). De esta forma, la modelación ecológica es una herramienta útil para gestionar atlas corológicos y planificar muestreos (Loureiro & Sillero, 2010). Por otro lado, los MNE permiten identificar los factores ambientales que influyen en la riqueza específica (Soares & Brito, 2007; Araújo *et al.*, 2008). Sin embargo, es necesario modelar por separado las especies de diferentes afinidades biogeográficas (ver Nogués-Bravo & Martínez-Rica, 2004; Ribeiro *et al.*, 2009).

Expansión de especies autóctonas e invasoras

Los MNE pueden ser utilizados para identificar las áreas aún no ocupadas por especies en expansión (e.g. *Hyla meridionalis* en Iberia: Sillero, 2009; Sillero, 2010) o invasoras (e.g. *Rana catesbeia-*

na en Italia: Ficetola *et al.*, 2007; *Trachemys scripta* en Italia: Ficetola *et al.*, 2009). Sillero (2009) y Sillero (2010) desarrollaron MNE respectivamente a escala local (Salamanca) y continental (Europa y Norte de África), en los que observaron que *H. meridionalis* ocupa casi todos los hábitats adecuados disponibles. Concluyeron que la especie no podría expandirse mucho más y que es válido suponer que está en equilibrio con el ambiente. Los MNE han sido utilizados también para modelar los corotipos de varias especies invasoras en Iberia, entre ellas la tortuga de Florida *Trachemys scripta*, determinando los factores ambientales y humanos más influyentes (Real *et al.*, 2008). La modelación de corotipos ayuda a tomar medidas de conservación o manejo para todo el conjunto de especies consideradas, a la vez que permite determinar las áreas más proclives a las invasiones (Real *et al.*, 2008).

Integración con datos moleculares

La "inflación taxonómica" (Isaac *et al.*, 2004; Harris & Froufe, 2005) de la que han sido protagonistas los anfibios y reptiles en los últimos años ha llevado a la subdivisión de especies en varias especies nuevas, cuyas citas corológicas no se pueden diferenciar *a posteriori*. Además, muchas de estas especies son crípticas (no se distinguen a través de características morfológicas), imposibilitando la identificación correcta de citas incluso después de su definición como especies. La distinción segura de especies crípticas exige frecuentemente análisis genéticos o moleculares que pueden ser bastante costosos. En casos como éstos, los MNE pueden ayudar a distinguir la distribución de estas especies en base a las características que definen sus áreas de ocurrencia. A partir de la identificación por análisis moleculares de una parte de los individuos, se pueden construir MNE que permitan inferir a qué especie (*D. galganoi* y *D. jeanneae* en España: Real

et al., 2005) o linaje genético (*C. lusitanica* en Portugal: Arntzen & Alexandrino, 2004) pertenecerán los demás individuos dada su localización.

Identificación de zonas de contacto

Las zonas de contacto, principalmente las que ocurren entre especies cercanas filogenéticamente, son muy importantes en el estudio de procesos evolutivos (Hewitt, 1988). Estas zonas suelen ocurrir en el límite de distribución de las especies, en áreas de transición ambiental (o ecotonos), donde los factores ambientales (e.g. precipitación y temperatura) y ecológicos (e.g. competencia interespecífica) juegan un papel primordial en la distribución local y dinámica de las poblaciones de las especies en contacto (e.g. Martínez-Freiría *et al.*, 2008; Martínez-Freiría *et al.*, 2010). Los MNE permiten identificar los requerimientos ambientales de las especies en contacto, la respuesta de cada especie a la variación de éstos y aquellas zonas donde las especies pueden potencialmente coexistir (áreas de potencial simpatría).

En el estudio de zonas de contacto, Brito & Crespo (2002) usaron la regresión logística para calcular por primera vez un único MNE para dos especies a la vez, con el objetivo de identificar los requerimientos ambientales y las zonas de simpatría entre *Vipera latastei* y *V. seoanei* en el Norte de Portugal. Dado que las distribuciones de ambas especies son parapátricas, los autores calcularon sendos MNE donde los datos de presencia corresponden a las presencias de una especie, y los datos de ausencia a las presencias de la otra especie. Espregueira Themudo & Arntzen (2007) emplearon la misma metodología para determinar los factores más importantes que influyen en la distribución local (en la zona de Caldas da Rainha, Portugal) de *Triturus marmoratus* y *T. pygmaeus*. Sin embargo, sólo calcularon un MNE (el de *Triturus marmoratus*). Arntzen & Alexandrino (2004) utilizaron la

regresión logística como método de análisis de la distribución de *C. lusitanica* en el norte de Portugal y obtuvieron varios modelos que identificaron los factores ambientales más relacionados con la distribución de cada uno de los dos grupos genéticamente diferenciados. Aunque no representaron las probables zonas de contacto, sí que señalaron aquellas variables ambientales en las que las dos formas tienen una respuesta similar e identificaron un área de contacto y transición ecológica-morfológica para los dos grupos (al norte del río Mondego, Portugal). Martínez-Freiría *et al.* (2008) analizaron la distribución de las tres especies de víboras ibéricas en su zona de contacto del Alto Ebro (norte de España). Para ello, utilizaron datos de presencias y Maxent, con el que obtuvieron las respuestas de las especies a los factores ambientales y las áreas de potencial ocurrencia y simpatria. Representando y comparando la respuesta de las especies a determinados factores ambientales comunes a ellas, pudieron identificar aquéllos para los que las especies presentan un patrón similar, y que por tanto permiten la coexistencia; o diferente, y que llevan a la segregación de hábitat.

Determinación del estado de conservación de las especies

Los MNE pueden ser utilizados para inferir el estado de conservación de las especies, identificar los posibles factores de amenaza y proponer medidas de gestión. El trabajo más antiguo en este área es el realizado por Brito *et al.* (1999) sobre la identificación de áreas prioritarias para la conservación, delimitación de áreas con elevado riesgo de extinción, evaluación del grado de protección y definición de una estrategia de conservación para *L. schreiberi* en Portugal. Los autores combinaron los resultados obtenidos en trabajos previos (MNE, Brito *et al.*, 1996; selección de hábitats, Brito *et al.*, 1998), junto con otras variables como la

red de áreas protegidas en Portugal, la densidad detectada y datos electroforéticos de las aloenzimas de la especie. De forma similar, Teixeira & Ferrand (2002) identificaron áreas importantes para la conservación de la diversidad genética de *C. lusitanica* mediante la combinación de 1) MNE para las condiciones actuales, usando regresión logística (Teixeira *et al.*, 1996; Teixeira *et al.*, 2001), análisis discriminantes, árboles de clasificación y análisis de superposición; 2) MNE para los años 2050 y 2080, usando regresión logística y análisis discriminante (Teixeira & Arntzen, 2002); y 3) análisis de la variación geográfica de datos moleculares (Alexandrino *et al.*, 2004). Santos *et al.* (2006) y Santos *et al.* (2009) utilizaron ENFA para identificar los factores bióticos y abióticos que intervienen en la distribución de *V. latastei* y *C. austriaca* en la Península Ibérica, respectivamente, y evaluar el estado de conservación de ambas especies. Santos *et al.* (2006) constataron como *V. latastei*, pese a que debería estar presente en prácticamente toda la Iberia Mediterránea dada su gran adaptabilidad ambiental, está relegada a las zonas montañosas por causa de las actividades humanas. Santos *et al.* (2009) combinaron MNE de *C. austriaca* en Iberia a escala regional, junto con un análisis a escala más local de las poblaciones aisladas del sur peninsular (realizado mediante muestreos intensivos), para inferir por qué esta especie presenta poblaciones aisladas con bajos efectivos poblacionales en la mitad sur peninsular.

Los análisis de riqueza específica son de gran importancia a la hora de determinar las áreas que deben ser protegidas e intentar preservar el mayor número de taxones posible (Soares & Brito, 2007). Por ejemplo, Rey Benayas *et al.* (2006) evaluó el posible impacto de las futuras infraestructuras en España sobre la diversidad herpetofaunística española. Estrada *et al.* (2007) y Estrada *et al.* (2008) usaron MNE restringidos a Andalucía para comprobar el grado de concor-

dancia entre la red de espacios protegidos y las áreas importantes para los anfibios y los reptiles, en función de su riqueza, rareza, endemidad y vulnerabilidad. Desde otro punto de vista, aunque parecido al anterior, destaca el reciente trabajo de Ribeiro *et al.* (2009), que usaron MNE para evaluar el impacto de las actividades humanas sobre la diversidad de reptiles en Cataluña. Los autores correlacionaron las diferencias entre la riqueza observada y la riqueza potencial (calculada a partir de MNE de 25 especies de reptiles catalanes) con los diferentes usos del suelo: aquellas áreas de uso agrícola resultaron las menos favorables a los reptiles, al tener las mayores diferencias entre ambas riquezas (Ribeiro *et al.*, 2009).

Predicción de problemas de conservación futuros

La disponibilidad actual de datos climáticos para varios escenarios futuros de cambio climático (e.g. WorldClim: www.worldclim.org/fut-down.htm) ha multiplicado los estudios que predicen la respuesta de los organismos a este proceso. Debido a la gran dependencia de anfibios y reptiles frente a las condiciones ambientales, estos estudios pueden ser una herramienta valiosa para identificar la vulnerabilidad de estas especies al cambio climático y desarrollar medidas eficaces de conservación.

En la Península Ibérica, los primeros en realizar un MNE de predicción del área de distribución de una especie para el futuro fueron Teixeira & Arntzen (2002), en su estudio de *C. lusitanica* para España y Portugal. Utilizaron como métodos de modelación la regresión logística y el análisis discriminante, y como variables climáticas las condiciones presentes y las predicciones del IPCC (*International Panel for Climate Change*) del año 2001, en el que se preveían incrementos en los valores de temperatura para el mes de julio de 2 y 3° C en 2050 y 2080, respectivamente.

Aunque el cambio climático no supone simplemente un aumento de la temperatura, en el año 2002 no había suficiente información sobre cómo la precipitación y otras variables serían alteradas. Araújo *et al.* (2006) utilizaron los MNE, mediante la combinación de GLM, GAM, árboles de clasificación y redes neuronales artificiales, para determinar el efecto que puede tener el cambio climático (datos de WorldClim para los años 2020 y 2050 a una resolución de 50x50 km) sobre la distribución de anfibios y reptiles europeos (Península Ibérica incluida). De forma similar, Carvalho *et al.* (2010) modelaron la distribución de 37 especies ibéricas endémicas o casi-endémicas (15 anfibios y 22 reptiles) para las condiciones climáticas actuales y los proyectaron para las condiciones futuras de los años 2020, 2050 y 2080. Este trabajo utilizó una escala más fina (10x10 km) y combinó varios métodos de MNE como Maxent, GLM, GAM, árboles de clasificación, redes neuronales artificiales, *Generalized Boosting Models* (GBM), bosques aleatorios, análisis discriminantes mixtos, y MARS.

Consideraciones finales: el futuro de los modelos de nicho ecológico en la Península Ibérica

La modelación ecológica es una herramienta muy importante en estudios de biogeografía y ecología, y no cabe duda de su gran utilidad en especies de anfibios y reptiles. La modelación del nicho ecológico en la Península Ibérica tiene casi 20 años de desarrollo. Muchas son las líneas abiertas: modelación de la riqueza específica (Sillero *et al.*, 2009; Ribeiro *et al.*, 2009); status de conservación (Santos *et al.*, 2006; Santos *et al.*, 2009); cambio climático (Carvalho *et al.*, 2010; Sillero, 2010); zonas híbridas (Martínez-Freiría *et al.*, 2008; Martínez-Freiría *et al.*, 2010); expansión de especies autóctonas (Sillero, 2009; Sillero, 2010). Sin embargo, hay otras áreas de estu-

dio donde no hay trabajos publicados: genética a escala del paisaje; idoneidad y establecimiento de áreas protegidas; nuevos métodos de modelación; modelación a escala local (resolución <1x1 km); expansión de especies introducidas e invasoras; modelación en escenarios climáticos del pasado. Esto muestra claramente el mucho camino aún por andar que tiene por delante la modelación ecológica en la Península Ibérica.

Además, el modelado de nicho ecológico de los anfibios y reptiles ibéricos es un escenario óptimo para la realización de trabajos que aborden muy diversos temas de ecología, biogeografía y conservación. Esto es debido a: 1) la gran riqueza de especies, subespecies y/o variedades de anfibios y reptiles, muchos de ellos autóctonos o ibero-africanismos; 2) los amplios gradientes ambientales existentes en la Península Ibérica, que facilitan la utilización y caracterización del nicho; 3) la particular historia biogeográfica de la Península Ibérica y del Norte de África; y 4) la

ocupación humana de este área desde hace miles de años, lo que ha modificado no pocos patrones de distribución. En particular, puede resultar especialmente relevante el desarrollo de estudios que aborden conjuntamente la distribución de especies con herramientas genéticas; estudios de variaciones morfológicas; y análisis de modelado del nicho. Con estas tres herramientas se pueden abordar numerosos aspectos relacionados con la especiación, la diferenciación de nicho, o la expansión de áreas de distribución, que trasciendan el interés puramente herpetológico.

AGRADECIMIENTOS: Gracias en primer lugar a X. Santos, por invitarnos a escribir esta revisión y confiar en nosotros hasta el final. NS y AMB tienen sendas becas postdoctorales (SFRH/BPD/26666/2006 y SFRH/BPD/40387/2007) de la Fundação para a Ciência e a Tecnologia (FCT, Portugal) cofinanciadas por el Fondo Social Europeo. La Cátedra 'Rui Nabeiro' - Biodiversidad es financiada por Delta Cafés.

REFERENCIAS

- Albert, C.H. & Thuiller, W. 2008. Favourability functions versus probability of presence: advantages and misuses. *Ecography*, 31: 417-422.
- Alexandrino, J., Teixeira, J., Arntzen, J.W. & Ferrand, N. 2004. Historical biogeography and conservation of the golden-striped salamander (*Chioglossa lusitanica*) in northwestern Iberia: integrating ecological, phenotypic and phylogeographic data. 189-205. In: Weiss, S. & Ferrand, N. (eds.), *Phylogeography of Southern European Refugia*. Netherlands. Springer.
- Anadón, J.D., Giménez, A., Martínez, M., Martínez, J., Pérez, I. & Esteve, M.A. 2006. Factors determining the distribution of the spur-thighed tortoise *Testudo graeca* in south-east Spain: a hierarchical approach. *Ecography*, 29: 339-346.
- Anadón, J.D., Giménez, A. & Ballestar, R. 2010. Linking local ecological knowledge and habitat modelling to predict absolute species abundance at large scales. *Biodiversity and Conservation*, 19: 1443-1454.
- Anderson, R.P., Peterson, A.T. & Gómez Laverde, M. 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos*, 98: 3-16.
- Araújo, M.B. & Guisan, A. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33: 1677-1688.
- Araújo, M.B. & New, M. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22: 42-47.
- Araújo, M.B. & Pearson, R.G. 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, 28: 693-695.
- Araújo, M.B. & Williams, P.H. 2000. Selecting areas for species persistence using occurrence data. *Biological Conservation*, 96: 331-345.
- Araújo, M.B., Whittaker, R.J., Ladle, R.J. & Erhard, M. 2005. Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 529-538.
- Araújo, M.B., Thuiller, W. & Pearson, R.G. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33: 1712-1728.
- Araújo, M.B., Nogués-Bravo, D., Diniz-Filho, J.A.F., Haywood, A.M., Valdes, P.J. & Rahbek, C. 2008. Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography*, 31: 8-15.
- Arntzen, J.W. 2006. From descriptive to predictive distribution models: a working example with Iberian amphibians and reptiles. *Frontiers in Zoology*, 3.
- Arntzen, J.W. & Alexandrino, J. 2004. Ecological modelling of genetically differentiated forms of the Iberian endemic golden-striped salamander, *Chioglossa lusitanica*. *Herpetological Journal*, 14: 137-141.
- Arntzen, J.W. & Espregueira Themudo, G. 2008. Environmental parameters that determine species geographical range limits as a matter of time and space. *Journal of Biogeography*, 35: 1177-1186.

- Arntzen, J.W. & Teixeira, J. 2006. History and new developments in the mapping and modelling of the distribution of the golden-striped salamander, *Chioglossa lusitanica*. *Zeitschrift für Feldherpetologie, Supplement*: 1-14.
- Aspinall, R.J. & Matthews, K. 1994. Climate change impact on distribution and abundance of wildlife: An analytical approach using GIS. *Environment and Pollution*, 86: 217-223
- Austin, M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157: 101-118.
- Austin, M.P. 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, 200: 1-19.
- Barbosa, A.M., Real, R. & Vargas, J.M. 2009. Transferability of environmental favourability models in geographic space: The case of the Iberian desman (*Galemys pyrenaicus*) in Portugal and Spain. *Ecological Modelling*, 220: 747-754.
- Barbosa A.M., Real R. & Vargas J.M. 2010. Use of coarse-resolution models of species' distributions to guide local conservation inferences. *Conservation Biology*, early view. doi: 10.1111/j.1523-1739.2010.01517.x.
- Beaumont, L.J., Gallagher, R.V., Thuiller, W., Downey, P.O., Leishman, M.R. & Hughes, L. 2009. Different climatic envelopes among invasive populations may lead to underestimations of current and future biological invasions. *Diversity and Distributions*, 15: 409-420.
- Betts, M.G., Diamond, A.W., Forbes, G.J., Villard, M.A. & Gunn, J.S. 2006. The importance of spatial autocorrelation, extent and resolution in predicting forest bird occurrence. *Ecological Modelling*, 191: 197-224.
- Brito, J.C. & Crespo, E.G. 2002. Distributional analysis of two vipers (*Vipera latastei* and *V. seoanei*) in a potential area of sympatry in the Northwestern Iberian Peninsula. 129-138. *In*: Schuett, G.W., Hoggren, M., Douglas, M.E. & Greene, H.W. (eds.), *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain, Utah. Eagle Mountain Publishing, LC.
- Brito, J.C., Brito-e-Abreu, F., Paulo, O.S., Rosa, H.D. & Crespo, E.G. 1996. Distribution of Schreiber's green lizard (*Lacerta schreiberi*) in Portugal: a predictive model. *Herpetological Journal*, 6: 43-47.
- Brito, J.C., Crespo, E.G. & Paulo, O.S. 1999. Modelling wildlife distributions: Logistic Multiple Regression vs. Overlap Analysis. *Ecography*, 22: 251-260.
- Brito, J.C., Godinho, R., Luís, C., Paulo, O.S. & Crespo, E.G. 1999. Management strategies for conservation of the lizard *Lacerta schreiberi* in Portugal. *Biological Conservation*, 89: 311-319.
- Brito, J.C., Santos, X., Pleguezuelos, J.M. & Sillero, N. 2008. Inferring Evolutionary Scenarios with Geostatistics and Geographical Information Systems (GIS) for the viperid snakes *Vipera latastei* and *V. monticola*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95: 790-806.
- Bulluck, L., Fleishman, E., Betrus, C. & Blair, R. 2006. Spatial and temporal variations in species occurrence rate affect the accuracy of occurrence models. *Global Ecology and Biogeography*, 15: 27-38.
- Busby, J.R. 1991. BIOCLIM - A Bioclimatic Analysis and Prediction System. 64-68. *In*: Margules, C.R. & Austin M.P. (eds.), *Nature conservation: Cost effective biological surveys and data analysis*. CSIRO. Canberra.
- Carpenter, G., Gillison, A.N. & Winter, J. 1993. DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation*, 2: 667-680.
- Carretero, M.A., Sillero, N., Ayllón, E., Kaliontzopoulou, A., Lima, A., Hernández-Sastre, P.L., Godinho, R. & Harris, D.J. 2008. Multidisciplinary approaches for conserving Southern isolates of Atlantic lizards in the Iberian Peninsula. *Herpetologia Sardiniae*: 251-255.
- Cartron, J-L. E., Kelly, J.F. & Brown, J.H. 2000. Constraints on patterns of covariation: a case study in strigid owls. *Oikos*, 90: 381-389.
- Cohen, J.A. 1960. A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement*, 20: 37-46.
- Colwell, R.K. & Rangel, T.F. 2009. Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 19651-19658.
- Chefaoui, R.M. & Lobo, J.M. 2008. Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance. *Ecological Modelling*, 210: 478-486.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. & Hawkins, B.A. 2003. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, 12: 53-64.
- Dormann, C.F. 2007. Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 129-138.
- Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, W., Kuhn, I., Ohlemuller, R., Peres-Neto, P., Reineking, B., Schroder, B., Schurr, F.M. & Wilson, R. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, 30: 609-628.
- Elith, J. & Graham, C.H. 2009. Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, 32: 66-77.
- Elith, J., Graham, C., Anderson, R., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R., Huettmann, F., Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L., Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. & Zimmermann, N.E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. London. Sedgwick and Jackson.
- Engler, R., Randin, C.F., Vittoz, P., Czaka, T., Beniston, M., Zimmermann, N.E. & Guisan, G. 2009. Predicting future distributions of mountain plants under climate change: does dispersal capacity matter? *Ecography*, 32: 34-45.
- Espregueira Themudo, G.E. & Arntzen, J.W. 2007. Newts under siege: range expansion of *Triturus pygmaeus* isolates populations of its sister species. *Diversity and Distributions*, 13: 580-586.

- Estrada, A., Márquez, A.L., Real, R. & Vargas, J.M. 2007. Utilidad de los espacios naturales protegidos de Andalucía para preservar la riqueza de especies de anfibios. *Munibe*, 25: 74-81.
- Estrada, A., Márquez, A.L., Real, R. & Vargas, J.M. 2008. ¿En qué medida preservan los espacios naturales la riqueza de reptiles en Andalucía? 367-373. *In*: Redondo, M.M., Palacios, M.T., López, F.J., Santamaría, T. & Sánchez, D. (eds.), *Avances en Biogeografía*. Departamento Análisis Geográfico Regional y Geografía Física. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.
- Ficetola, G.F., Thuiller, W. & Míaud, C. 2007. Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species: the American bullfrog. *Diversity and Distributions*, 13: 476-485.
- Ficetola, G.F., Thuiller, W. & Padoa-Schioppa, E. 2008. From introduction to the establishment of alien species: a preliminary analysis of bioclimatic differences between presence and reproduction localities in *Trachemys scripta*. *Herpetologia Sardiniae*: 266-269.
- Ficetola, G.F., Thuiller, W. & Padoa-Schioppa, E. 2009. From introduction to the establishment of alien species: bioclimatic differences between presence and reproduction localities in the slider turtle. *Diversity and Distributions*, 15: 108-116.
- Fielding, A.H. & Bell, J.F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24: 38-49.
- Flores, T., Puerto, M.A., Barbosa, A.M., Real, R. & Gosálvez, R.U. 2004. Agrupación en corotipos de los anfibios de la provincia de Ciudad Real (España). *Revista Española de Herpetología*, 18: 41-53.
- Godsoe, W. 2010. I can't define the niche but I know it when I see it: a formal link between statistical theory and the ecological niche. *Oikos*, 1: 53-60.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk*, 34: 427-433.
- Guisan, A. & Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- Guisan, A., Lehmann, A., Ferrier, S., Austin, M., Overton, J.M.C., Aspinall, R. & Hastie, T. 2006. Making better biogeographical predictions of species' distributions. *Journal of Applied Ecology*, 43: 386-392.
- Harris, D.J. & Froufe, E. 2005. Taxonomic inflation: species concept or historical geopolitical bias? *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 6-7.
- Hastie, T.J. & Tibshirani, R.J. 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman & Hall. London. New York.
- Hernández, P.A., Graham, C.H., Master, L.L. & Albert, D.L. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29: 773-785.
- Hewitt, G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58: 247-276.
- Hirzel, A.H. & Guisan, A. 2002. Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling? *Ecological Modelling*, 157: 331-341.
- Hirzel, A.H. & Le Lay, G. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45: 1372-1381.
- Hirzel, A.H., Helfer, V. & Metral, F. 2001. Assessing habitat-suitability models with a virtual species. *Ecological Modelling*, 145: 111-121.
- Hirzel, A.H., Hauser, J., Chessel, D. & Perrin, N. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat suitability maps without absence-data? *Ecology*, 83: 2027-2036.
- Holt, R.D. 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research*, 5: 159-178.
- Hosmer, D.W.J. & Lemeshow, S. 1989. *Applied Logistic Regression*. John Wiley & Sons. New York.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbour symposium on quantitative biology: 415-427.
- Isaac, N.J.B., Mallet, J. & Mace, G.M. 2004. Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 464-469.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J.M. & Hortal, J. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 14: 885-890.
- Kalioztopoulou, A., Brito, J.C., Carretero, M.A., Larbes, S. & Harris, D.J. 2008. Modelling the partially unknown distribution of wall lizards (*Podarcis*) in North Africa: ecological affinities, potential areas of occurrence, and methodological constraints. *Canadian Journal of Zoology*, 86: 992-1001.
- Kearney, M. 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos*, 115: 186-191.
- Kearney, M. & Porter, W.P. 2004. Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, 85: 3119-3131.
- Kearney, M. & Porter, W.P. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12: 334-350.
- Keitt, T.H., Bjornstad, O.N., Dixon, P.M. & Citron-Pousty, S. 2002. Accounting for spatial pattern when modeling organism-environment interactions. *Ecography*, 25: 616-625.
- Kidd, D.M. & Ritchie, M.G. 2006. Phylogeographic information systems: putting the geography into phylogeography. *Journal of Biogeography*, 33: 1851-1865.
- Koenig, W.D. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 22-26.
- Lachenbruch, P.A. 1975. *Discriminant Analysis*. Hafner. New York.
- Liu, C., Berry, P.M., Dawson, T.P. & Pearson, R.G. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, 28: 385-393.
- Lobo, J.M. 2008. More complex distribution models or more representative data? *Biodiversity Informatics*, 5
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A. & Hortal, J. 2010. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography*, 33: 103-114.
- Loureiro, A. & Sillero, N. 2010. Metodología. 66-74. *In*: Loureiro, A., Ferrand, N., Carretero, M.A. & Paulo, O. (eds.), *Atlas dos anfíbios e répteis de Portugal*. Lisboa. Esfera do Caos.

- Luiselli, L. 2006. Ecological modelling of convergence patterns between European and African 'whip' snakes. *Acta Oecologica*, 30: 62-68.
- Mac Nally, R. 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between-and reconciliation of -predictive and explanatory models. *Biodiversity and Conservation*, 9: 655-671.
- Manel, S., Williams, H.C. & Ormerod, S.J. 2001. Evaluating presence/absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, 38: 921-931.
- Manel, S., Schwartz, M.K., Luikart, G. & Taberlet, P. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 189-197.
- Martínez-Freiría, F., Sillero, N., Lizana, M. & Brito, J.C. 2008. GIS-based niche models identify environmental correlates sustaining a contact zone between three species of European vipers. *Diversity and Distributions*, 14: 452-461.
- Martínez-Freiría, F., Santos, X., Pleguezuelos, J.M., Lizana, M. & Brito, J.C. 2009. Geographical patterns of morphological variation and environmental correlates in contact zones: a multi-scale approach using two Mediterranean vipers (Serpentes). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 47: 357-367.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A.T. & Hargrove, W.W. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology & Biogeography*, 13: 305-314.
- Martínez-Meyer, E. & Peterson, A.T. 2006. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography*, 33: 1779-1789.
- McPherson, J.M., Jetz, W. & Rogers, D.J. 2004. The effects of species' range sizes on the accuracy of distribution models: ecological phenomenon or statistical artefact? *Journal of Applied Ecology*, 41: 811-823.
- Moisen, G.G. & Frescino, T.S. 2002. Comparing five modelling techniques for predicting forest characteristics. *Ecological Modelling*, 157: 209-225.
- Morin, X. & Lechowicz, M.J. 2008. Contemporary perspectives on the niche that can improve models of species range shifts under climate change. *Biology Letters*, 4: 573-576.
- Moullot, D. & Gaston, K. 2009. Spatial overlap enhances geographic range size conservatism. *Ecography*, 32: 671-675.
- Nogues-Bravo, D. & Martínez-Rica, J.P. 2004. Factors controlling the spatial species richness pattern of four groups of terrestrial vertebrates in an area between two different biogeographic regions in northern Spain. *Journal of Biogeography*, 31: 629-640.
- Pearman, P.B., Guisan, A., Broennimann, O. & Randin, C.F. 2008. Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23: 149-158.
- Pearson, R.G. 2007. Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. Synthesis. American Museum of Natural History: <<http://ncep.amnh.org>> [Consulta: 1 febrero 2010]
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. 2003. Predicting 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., Raxworthy, C.J., Nakamura, M. & Peterson, A.T. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34: 102-117.
- Pereira, J.M.C. & Itami, R.M. 1991. GIS-based habitat modelling using logistic multiple regression: a study of the Mt. Graham Red Squirrel. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, 57: 1475-1486.
- Perrin, N., 1984. *Contribución à l'écologie du genre Cepaea (Gastropoda): Approche descriptive et expérimentale de l'habitat et de la niche écologique*. Tesis Doctoral. Universidad de Lausana.
- Peterson, A.T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 78: 419-433.
- Peterson, A.T. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics*, 3: 59-72.
- Peterson, A.T. & Cohoon, K.P. 1999. Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecological Modelling*, 117: 159-164.
- Phillips, S.J., Dudík, M. & Schapire, R.E. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning*, 655-662.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.
- Phillips, S.J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C.H., Lehmann, A., Leathwick, J. & Ferrier, S. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19: 181-197.
- Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. & Lizana, M. 2002. *Atlas de distribución y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza - Asociación Herpetológica Española, 2ª impresión. Madrid.
- Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S. & Brandl, R. 2002. Geographic variability of ecological niches of plant species: are competition and stress relevant? *Ecography*, 25: 721-729.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, Sinks, and Population Regulation. *The American Naturalist*, 132: 652-661.
- Pulliam, H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3: 349-361.
- Real, R. 1992. Las tendencias geográficas de la riqueza específica. 85-94. In: Vargas, J.M., Real, R. & Antúnez, A. (eds.), *Objetivos y método biogeográficos. Aplicaciones en Herpetología*. Monografías Herpetológicas. Asociación Herpetológica Española. Valencia.
- Real, R., Vargas, J.M. & Guerrero, J.C. 1992. Análisis biogeográfico de clasificación de áreas y de especies. 73-84. In:

- Vargas, J.M., Real, R. & Antúnez, A. (eds.), *Objetivos y método biogeográficos. Aplicaciones en Herpetología*. Monografías Herpetológicas. Asociación Herpetológica Española. Valencia.
- Real, R., Barbosa, A.M., Martínez-Solano, I. & García-París, M. 2005. Distinguishing the distributions of two cryptic frogs (Anura: Discoglossidae) using molecular data and environmental modeling. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 536-545.
- Real, R., Barbosa, A.M. & Vargas, J.M. 2006. Obtaining environmental favourability functions from logistic regression. *Environmental and Ecological Statistics*, 13: 237-245.
- Real, R., Estrada, A., Barbosa, A.M., Vargas, J.M., 2006b. Aplicación de la lógica difusa al concepto de rareza para su uso en *Gap Analysis*: el caso de los mamíferos terrestres en Andalucía. Serie Geográfica 13, 99-116. <<http://www.geogra.uah.es/inicio/revista/index-13.php>> [Consulta: 1 febrero 2010]
- Real, R., Márquez, A.L., Estrada, A., Muñoz, A.R. & Vargas, J.M. 2008. Modelling chorotypes of invasive vertebrates in mainland Spain. *Diversity and Distributions*, 14: 364-373.
- Real, R., Barbosa, A.M., Rodríguez, A., García, F.J., Vargas, J.M., Palomo, L.J. & Delibes, M. 2009. Conservation biogeography of ecologically interacting species: the case of the Iberian lynx and the European rabbit. *Diversity and Distributions*, 15: 390-400.
- Real, R., Márquez, A.L., Olivero, J. & Estrada, A., 2010. Species distribution models in climate change scenarios are still not useful for informing policy planning: an uncertainty assessment using fuzzy logic. *Ecography* 33, 304-314.
- Reese, G.C., Wilson, K.R., Hoeting, J.A. & Flather, C.H. 2005. Factors affecting species distribution predictions: a simulation modeling experiment. *Ecological Applications*, 15: 554-564.
- Rey Beneyas, J.M., Montana, E., Belliure, J. & Eekhout, X.R. 2006. Identifying areas of high herpetofauna diversity that are threatened by planned infrastructure projects in Spain. *Journal of Environmental Management*, 79: 3.
- Ribeiro, R., Santos, X., Sillero, N., Carretero, M.A. & Llorente, G.A. 2009. Biodiversity and land uses: Is agriculture the biggest threat for reptiles' assemblages? *Acta Oecologica*, 35: 327-334.
- Robertson, M.P., Villet, M.H., Palmer, A.R., 2004. A fuzzy classification technique for predicting species' distributions: applications using invasive alien plants and indigenous insects. *Diversity and Distributions*, 10: 461-474.
- Román, R., Ruiz, G., Delibes, M. & Revilla, E. 2006. Factores ambientales condicionantes de la presencia de la lagartija de Carbonell *Podarcis carbonelli* (Pérez-Mellado, 1981) en la comarca de Doñana. *Animal Biodiversity and Conservation*, 29: 73-82.
- Romero, J. & Real, R. 1996. Macroenvironmental factors as ultimate determinants of the distribution of common toad and natterjack toad in the south of Spain. *Ecography*, 19: 305-312.
- Rushton, S.P., Ormerod, S.J. & Kerby, G. 2004. New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology*, 41: 193-200.
- Rödger, D. & Lötters, S. 2009. Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristics of the native and invasive ranges of the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Global Ecology and Biogeography*, 18: 674-687.
- Sa-Sousa, P. 2000. A predictive distribution model for the Iberian wall lizard (*Podarcis hispanicus*) in Portugal. *Herpetological Journal*, 10: 1-11.
- Santos, X., Brito, J.C., Sillero, N., Pleguezuelos, J.M., Llorente, G.A., Fahd, S. & Parellada, X. 2006. Inferring habitat-suitability areas with ecological modelling techniques and GIS: A contribution to assess the conservation status of *Vipera latastei*. *Biological Conservation*, 130: 416-425.
- Santos, X., Brito, J.C., Caro, J., Abril, A.J., Lorenzo, M., Sillero, N. & Pleguezuelos, J.M. 2009. Habitat suitability, threats and conservation of isolated populations of the smooth snake (*Coronella austriaca*) in the southern Iberian Peninsula. *Biological Conservation*, 142: 344-352.
- Segurado, P., Araújo, M.B. & Kunin, W.E. 2006. Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models. *Journal of Applied Ecology*, 43: 433-444.
- Shugart, H.H. 1990. Using ecosystem models to assess potential consequences of global climatic change. *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 303-307.
- Sillero, N. 2009. Potential distribution of the new populations of *Hyla meridionalis* in Salamanca (Spain). *Acta Herpetologica*, 4: 83-98.
- Sillero, N. 2010. Modelling new suitable areas for *Hyla meridionalis* in a current and future expansion scenario. *Amphibia-Reptilia*, 31: 37-50.
- Sillero, N. & Tarroso, P. 2010. Free GIS for herpetologists: free data sources on Internet and comparison analysis of proprietary and free/open source software. *Acta Herpetologica*, 5: 63-85.
- Sillero, N., Celaya, L. & Martín-Alfageme, S. 2005. Using GIS to Make An Atlas: A Proposal to Collect, Store, Map and Analyse Chorological Data for Herpetofauna. *Revista Española de Herpetología*, 19: 87-101.
- Sillero, N., Brito, J.C., Toxopeus, B. & Skidmore, A.K. 2009. Biogeographical patterns derived from remote sensing variables: the amphibians and reptiles of the Iberian Peninsula. *Amphibia-Reptilia*, 30: 185-206.
- Soares, C. & Brito, J.C. 2007. Environmental correlates for species richness and biogeographic relationships among amphibians and reptiles in a climate transition area. *Biodiversity and Conservation*, 16: 1087-1102.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10: 1115-1123.
- Soberón, J. 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*, 33: 159-167.
- Soberón, J. & Nakamura, M. 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 19644-19650.
- Soberón, J. & Peterson, A.T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2.
- Stearns, S.C. & Hoekstra, R. 2000. *Evolution: an introduction*. Oxford University Press. Oxford.
- Stockwell, D.R.B. & Noble, I.R. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: A robust and infor-

- mative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation*, 33: 385-390.
- Stockwell, D.R.B. & Peterson, A.T. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling*, 148: 1-13.
- Stoms, D.M., Davis, F.W. & Cogan, C.B. 1992. Sensitivity of wildlife models to uncertainties in GIS data. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, 58: 843-850.
- Sykes, M.T., Prentice, I.C. & Cramer, W. 1996. A bioclimatic model for the potential distribution of north European tree species under present and future climates. *Journal of Biogeography*, 23: 203-233.
- Teixeira, J. & Arntzen, J.W. 2002. Potential impact of climate warning on the distribution of the Golden-striped salamander, *Chioglossa lusitanica*, on the Iberian Peninsula. *Biodiversity and Conservation*, 11: 2167-2176.
- Teixeira, J. & Ferrand N. 2002. The application of distribution models and Geographical Information Systems for the study of biogeography and conservation of herpetofauna: *Chioglossa lusitanica* as a case study. *Revista Española de Herpetología*, Vol. Especial: 119-130.
- Teixeira, J., Ferrand, N. & Arntzen, J.W. 2001. Biogeography of the golden-striped salamander *Chioglossa lusitanica*: a field survey and spatial modelling approach. *Ecography*, 24: 614-624.
- Thorpe, R.S. 1987. Geographic variation: a synthesis of cause, data, pattern and congruence in relation to subspecies, multivariate analysis and phylogenesis. *Bollettino di Zoologia*, 54: 3-11.
- Thuiller, W., Brotons, L., Araújo, M.B. & Lavorel, S. 2004. Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography*, 27: 165-172.
- VanDerWal, J., Shoo, L.P., Graham, C. & Williams, S.E. 2009. Selecting pseudo-absence data for presence-only distribution modeling: How far should you stray from what you know? *Ecological Modelling*, 220: 589-594.
- Vieites, D.R., Nieto-Román, S. & Wake, D.B. 2009. Reconstruction of the climate envelopes of salamanders and their evolution through time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 19715-19722.
- Walker, P.A. & Cocks, K.D. 1991. HABITAT: a procedure for modelling a disjoint environmental envelope for a plant or animal species. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 1: 108-118.
- West-Eberhard M.-J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Wiens, J.A., Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C.A. & Snyder, M.A. 2009. Niches, models, and climate change: Assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 19729-19736.
- Wiens, J.J. & Graham, C.H. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 519-539.
- Wisz, M.S., Hijmans, R.J., Li, J., Peterson, A.T., Graham, C.H., Guisan, A. & NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14: 763-773.
- Woodward, F. I. & Cramer, W. 1996. Plant functional types and climatic changes: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 7: 306-308.
- Zadeh, L.A. 1965. Fuzzy sets. *Information and Control*, 8: 338-353.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, Nueva York.

Publicidad de la AHE

Nueva web de la AHE

Os invitamos a conocer la nueva página web de la Asociación Herpetológica Española. Nuestra imagen se renueva con un diseño más moderno, con mayor interactividad y nuevos servicios.

Ahora estar al tanto de las novedades será mucho más fácil utilizando las fuentes RSS, nuestra página en facebook o siguiéndonos en twitter.

Compartir y guardar la información de la web será a partir de ahora mucho más sencillo.

The image shows a screenshot of the AHE website. At the top, there is a navigation bar with the AHE logo and the text 'Asociación Herpetológica Española'. Below this, there is a 'Menú Principal' section with a list of links: 'Inicio', 'Acerca de la AHE', 'Programas', 'Publicaciones', 'Actualidad', 'Servicios', and 'Acceso'. To the right of the menu is a large image of two salamanders. Below the image, there is a welcome message: 'Bienvenidos a la Web de la Asociación Herpetológica Española' and a link to 'Curs Pràctic de Manipulació d'Amfibis'. At the bottom, there are social media links for Twitter and Facebook, and a section for 'Acerca de @herpetologica' with statistics: 192 Tweets, 8 Seguidos, 23 Seguidores, and 7 Listas. The page also features a search bar and a 'Búsqueda' button.