

# DEL CONCEPTO A SU APLICACIÓN: EL PROCESO DEL MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS Y SUS ALGORITMOS

## FROM THE CONCEPT TO ITS APPLICATION: THE PROCESS OF ECOLOGICAL NICHE MODELLING AND THEIR ALGORITHMS

CÉSAR A. RÍOS-MUÑOZ<sup>1,2</sup>, MARIEL VEGA-FLORES<sup>3</sup>, KATIA M. VEGA-FLORES<sup>3</sup>, SALVADOR HERNÁNDEZ-RUBIO<sup>3</sup> & DEBORAH V. ESPINOSA-MARTÍNEZ<sup>3,4\*</sup>

<sup>1</sup>Secretaría de Desarrollo Institucional, Universidad Nacional Autónoma de México, Torre de Rectoría piso 8, Ciudad Universitaria, 04510, Ciudad de México.

<sup>2</sup>Centro de Estudios Mexicanos UNAM-Costa Rica, edificio del Centro de Investigación y Capacitación en Administración Pública (CICAP), 2° piso, San Pedro Montes de Oca, 11501-2060 San José, Costa Rica.

<sup>3</sup>Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, Ciudad de México.

<sup>4</sup>Laboratorio de Arqueozoología, Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Moneda 16 Centro, 06060, Ciudad de México.

\*Correspondence: [dvem@ciencias.unam.mx](mailto:dvem@ciencias.unam.mx)

Received: 2021-02-28. Accepted: 2021-04-29.

Existen tres formas diferentes para modelar el nicho ecológico: 1) los modelos correlativos que están basados en las asociaciones ambientales con los registros de ocurrencia de las especies (Peterson et al., 2015), 2) las simulaciones basadas en procesos que estiman las áreas de ocupación y ambientes asociados, con base en supuestos sobre las dimensiones del nicho y las capacidades de dispersión de las especies y 3) los modelos mecanísticos que se basan en conocer la respuesta de las condiciones ambientales en términos biofísicos y fisiológicos (Kearney et al., 2010; Wang et al., 2018). De los primeros, se derivan dos tipos, que aunque han sido considerados sinónimos vale la pena destacar sus diferencias: los modelos de nicho ecológico (MNE) que son el conjunto de condiciones teóricas que ocupan las especies y los modelos de distribución de especies (MDE) que son la representación geográfica de donde ocurren los MNE (Peterson & Soberón, 2012). Ambos se han popularizado gracias a la gran cantidad de información disponible, tanto biológica como geográfica (Ríos-Muñoz & Espinosa-Martínez, 2019a; Ríos-Muñoz et al., 2020), así como por la facilidad que existe para manejar las herramientas que contienen los algoritmos de modelado que son parte fundamental del proceso (Ríos-Muñoz & Espinosa-Martínez, 2019b).

Para entender el funcionamiento de los modelos correlativos es necesario conocer los fundamentos biológicos y teóricos que existen en el proceso de modelado, de no hacerlo se pueden hacer interpretaciones erróneas o ignorar las limitaciones que pueden tenerse, además de las que se han mencionado para los datos biológicos y geográficos en editoriales anteriores (Ríos-Muñoz & Espinosa-Martínez, 2019a; Ríos-Muñoz et al., 2020). Sin duda, el entendimiento de los fundamentos y conceptos es básico para plantear preguntas correctas y sobre todo, saber si este tipo de herramientas son las que necesitamos utilizar para poder contestar las preguntas planteadas (Ríos-Muñoz & Espinosa-Martínez, 2019b).

En esta editorial abordaremos los fundamentos relacionados con el proceso de modelado de nichos ecológicos, con la finalidad de conocer sus principios biológicos. Además, nos enfocaremos en una revisión de los algoritmos que han sido utilizados, con el propósito de que el lector tenga una idea de las diferentes opciones que existen y los programas en donde pueden encontrarse.

## El concepto de nicho ecológico

El término *nicho* en el contexto ecológico ha sido utilizado por diferentes autores en distintos tiempos, desde que apareciera por primera vez publicado por Roswell H. Johnson (1910), en donde se refiere a espacios ambientales ocupados por diferentes especies en una misma región, aunque no da una definición del concepto. Posteriormente y de manera formal, Joseph Grinnell (1917) propuso que las condiciones climáticas y el hábitat están relacionados con el área de distribución de una especie, de manera que la disponibilidad de ambos elementos proporcionan el *nicho* con los recursos necesarios para que sólo una especie pueda ocuparlos y en caso de que llegara a estar disponible, otra especie puede utilizarlos e incluso señaló que los ocupantes de nuevos nichos son producto de un proceso evolutivo (Grinnell, 1924). Posteriormente, Charles Elton (1927) definiría el término como “el lugar de un animal en su comunidad y su relación con la comida y sus enemigos, y en cierta medida también a otros factores” (Elton, 1927: 50). En esta definición, Elton propone que el papel de las especies está dado por la estructura de la comunidad ecológica, de manera que un mismo nicho puede tener diferentes especies en distintas partes del mundo, debido a que las comunidades se estructuran de manera similar (ej. herbívoros, carnívoros y carroñeros) o por tener atributos funcionales similares.

Treinta años más tarde George Evelyn Hutchinson (1957) establecería el nicho como un hipervolumen multidimensional, en donde cada eje que lo conforma corresponde a un estado del ambiente que permite a una especie existir indefinidamente. Sin embargo, de acuerdo con Hutchinson (1957, 1959, 1978) la multidimensionalidad está dada por dos tipos de variables, las que son independientes y las que están ligadas a la presencia de las especies, que actúan a diferentes escalas y que pueden estar ligadas de manera dinámica o no a la presencia de la especie (Soberón, 2007; Peterson et al., 2011).

En el caso de las variables que son independientes de la presencia de la especie (como podrían ser la altitud, la precipitación y la temperatura) han sido llamadas escenopoéticas (Hutchinson, 1978) y típicamente se han ligado a factores abióticos (Ríos-Muñoz et al., 2020) que actúan a macroescala (Peterson et al., 2011). Es importante mencionar que pueden existir factores bióticos que pueden ser independientes a la presencia de la especie y que, por lo tanto, también serían consideradas como variables escenopoéticas (Hutchinson, 1978). Por otro lado, las variables ligadas dinámicamente a la presencia de las especies, llamadas bionómicas (Hutchinson, 1978), son la presencia de depredadores o recursos alimenticios, las cuales operan a escalas locales y están relacionadas con las interacciones

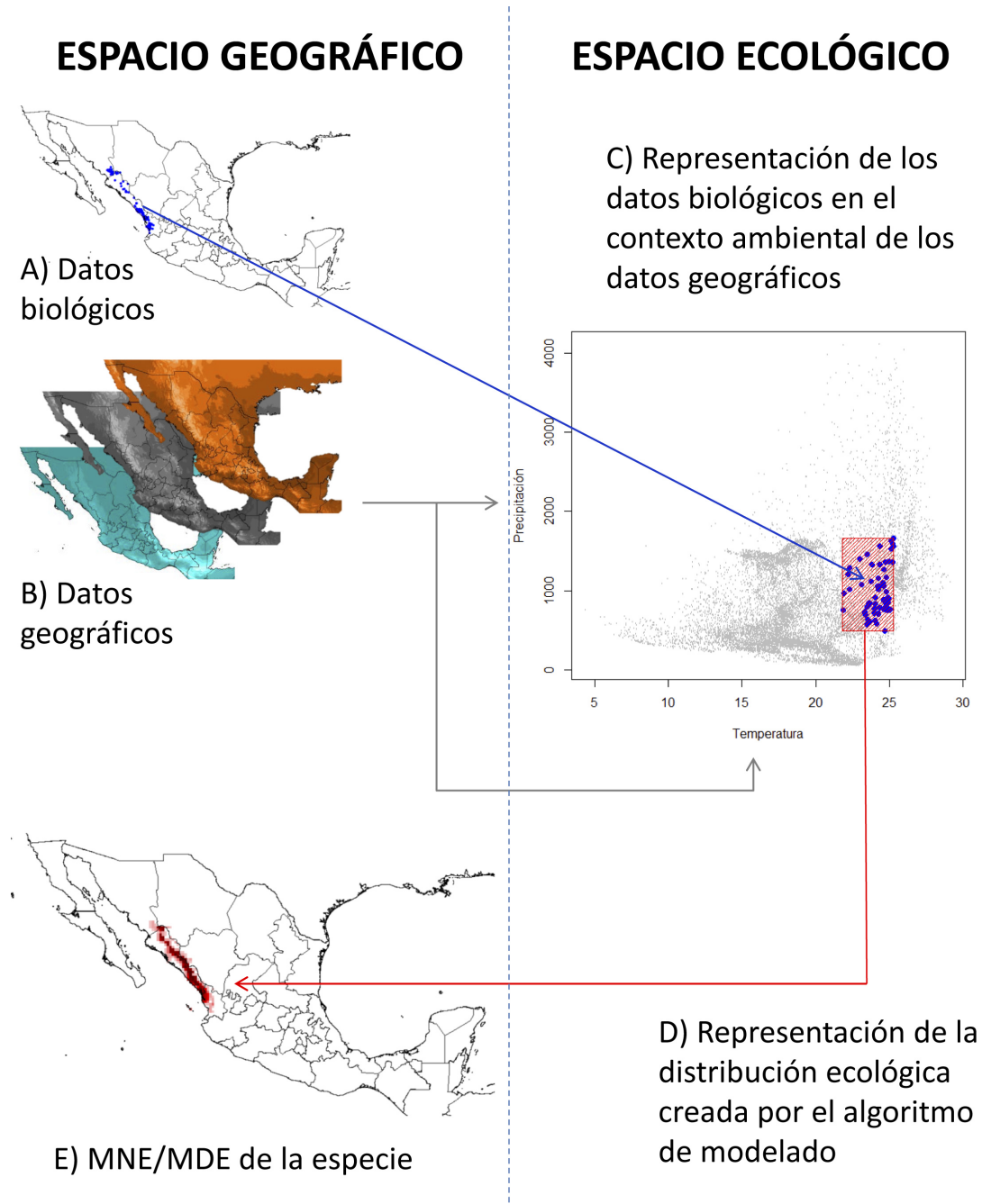
bióticas que puedan existir (Peterson et al., 2011). Ambos tipos de variables forman parte de la multidimensionalidad del nicho (Hutchinson, 1957).

Esta perspectiva de la multidimensionalidad del nicho ha hecho que se hable por un lado de *nichos Grinnellianos*, como aquellos relacionados con aspectos ligados a la distribución geográfica o macroescala y con base en variables escenopoéticas o fundamentales, y por otro de *nichos Eltonianos*, en donde las variables directamente relacionadas o bionómicas tienen influencia a escala local para que sea concretado o realizado (Hutchinson, 1957, 1959; Chase & Leibold, 2003; Soberón, 2007; Peterson et al., 2011).

## Nichos y distribuciones geográficas

De acuerdo con Hutchinson (1957) existe una correspondencia entre el espacio ecológico y el espacio geográfico que ha sido llamada la dualidad de Hutchinson (Colwell & Rangel, 2009). Esta dualidad consiste en que ambos espacios tienen una correspondencia en la que para cada punto en el espacio geográfico existe un punto en el espacio ecológico, dado por las variables ambientales. Sin embargo, un punto en el espacio ecológico puede ser encontrado en uno o más puntos del espacio geográfico. Esta dualidad ha permitido que se pueda partir desde un conocimiento geográfico de las especies (i.e. los sitios donde se han registrado) y junto con variables ambientales independientes (Ríos-Muñoz et al., 2020), pasar a un espacio ecológico en donde se pueda recrear una hipótesis de cómo es su nicho ecológico, para posteriormente ser proyectado al espacio geográfico y visualizarlo de forma bidimensional sobre un mapa (Peterson et al., 2011) (Fig. 1). Esta representación final no es más que una recreación del nicho ecológico hecha bajo las premisas de algún algoritmo de modelado y difícilmente podría ser interpretada como el área de distribución de la especie, ya que existen algunos elementos que valen la pena considerar y que se describirán a continuación.

Para poder ilustrar de manera sencilla los aspectos relacionados con la distribución de las especies y su nicho ecológico se ha propuesto el diagrama BAM (Soberón & Peterson, 2005; Peterson et al., 2011). Este diagrama, nombrado así por los elementos que lo componen (bióticos, abióticos y movilidad) en un contexto geográfico, representa una síntesis basada en diagramas de Venn que permite identificar cómo la alteración en cualquiera de los elementos tiene influencia directa sobre la distribución de las especies (Soberón & Peterson, 2005) (Fig. 2). El primer componente B, representa la región en donde ocurren las interacciones bióticas específicas que son indispensables para que la especie pueda subsistir, mientras que el segundo



**Figure 1.** Process of ecological niche/species distribution modelling (ENM/SDM). The process is divided in a geographic space, where it is possible to represent the biological (A) and geographic (B) data, which are combined in an ecological space (theoretical), where the biological data are located in the environmental context of the geographic data (C). From this identification the modelling algorithms are used to recreate the ecological niche, in this example the envelope algorithm is represented (Bioclim) (D). Finally, the model created by the algorithm is moved to the geographic space as an ENM/SDM (E).

**Figura 1.** Proceso de modelado de nicho ecológico/distribución de especies (MNE/MDE). El proceso está dividido en un espacio geográfico, en el que es posible representar los datos biológicos (A) y los datos geográficos (B), los cuales se combinan en un espacio ecológico (teórico), en donde se ubican los datos biológicos en el contexto ambiental de los datos geográficos (C). A partir de esta identificación se utilizan los algoritmos de modelado para recrear el nicho ecológico, en este ejemplo la representación es de un algoritmo de envoltura (Bioclim) (D). Finalmente, el modelo creado por el algoritmo es trasladado en el espacio geográfico como un MNE/MDE (E).

componente A, se refiere a las condiciones abióticas. Finalmente el componente M, se refiere al área que es accesible para la especie, dada su capacidad de movilidad, así como los medios externos por los que pueda desplazarse (ej. los factores antropogénicos) (Soberón & Peterson, 2005; Peterson et al., 2011) o por la restricción dada debido a su historia biogeográfica, incluyendo su capacidad o incapacidad de superar barreras preexistentes (Morrone, 2004). De esta manera, la intersección de los elementos A y B representa los sitios en donde las condiciones bióticas y abióticas son favorables para que la especie pueda sobrevivir dadas las preferencias de la especie como lo señala Hutchinson (1957). Sin embargo, al agregar el factor M, permite diferenciar entre un área potencial (intersección de A y B) de un área ocupada (la intersección entre los tres elementos). Esto permite identificar que el área de distribución de las especies tiene una restricción espacial de las condiciones bióticas y abióticas que son favorables para una especie.

En el contexto de los MNE/MDE hay que considerar que los datos biológicos con los que contamos provienen de la intersección de los tres elementos. Además, la información que utilizamos para poder relacionarlos proviene en su gran mayoría del contexto abiótico, debido a que las interacciones bióticas son difíciles de interpretar en el contexto geográfico o son completamente desconocidas para algunas especies (Soberón & Peterson, 2005). Por esta razón, la mayoría de los algoritmos de modelado de nicho únicamente relacionan los datos biológicos con características geográficas representadas sólo por el contexto abiótico (MNE), por lo que los MDE son una aproximación a lo que de verdad representa la distribución de las especies.

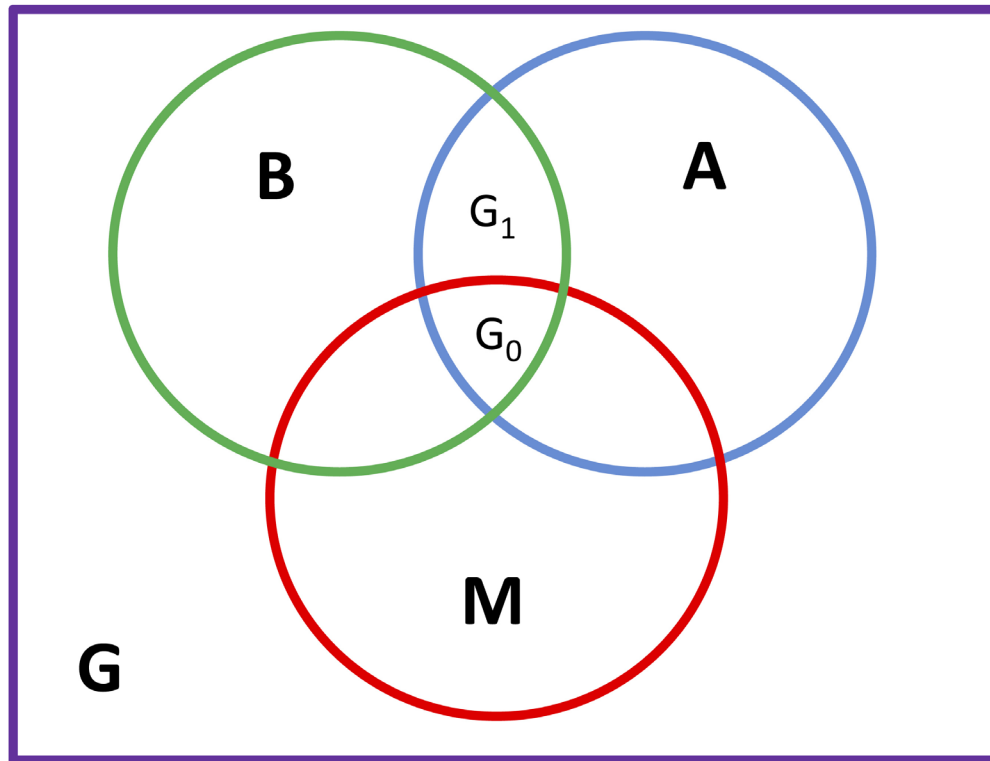
## Los algoritmos de modelado

A pesar de las limitaciones de los MNE/MDE, al no considerar el factor B, son herramientas muy útiles para aproximarse a la distribución de las especies, y los algoritmos de modelado son fundamentales para poder hacer una representación en el espacio ecológico que pueda ser trasladada al contexto geográfico (Fig. 1). A lo largo de los años, se han propuesto distintos algoritmos basados en métodos diferentes para poder hacer la representación del nicho ecológico. Por esta razón hemos clasificado diversos algoritmos en función de los métodos en los que se fundamentan; cabe señalar que no se trata de una clasificación basada en una revisión exhaustiva, sino es más bien un recuento para dar a conocer diferentes grupos de algoritmos, con la finalidad de que se conozcan los principios de su funcionamiento, tomando en cuenta el tipo de método que emplea cada uno para tomar decisiones informadas (en el Apéndice 1 se incluyen todas las ligas y referencias de los algoritmos de los que hacemos mención en esta parte).

Los primeros algoritmos que se propusieron fueron los de envoltura ambiental (*environmental envelope*), cuya lógica de funcionamiento es muy simple, ya que lo hacen a partir de la representación de valores máximos y mínimos de las variables ambientales identificadas a partir de los registros biológicos (Plissock & Fuentes-Castillo, 2011; Franklin, 2012), o se trata de modificaciones que permitan ajustarse mejor a los datos puntuales (ej. HABITAT, Walker & Cocks, 1991). Estos algoritmos tienen algunas limitantes, ya que al considerar los registros extremos se puede ampliar la hipótesis del espacio ecológico de la especie debido a que se trata de individuos fuera de las condiciones favorables al encontrarse durante su migración (Menchetti et al., 2019), individuos que disminuyen su actividad durante estaciones específicas del año como verano o invierno para evitar condiciones desfavorables (Nowakowska et al., 2009; Davis & DeNardo, 2010). También puede tratarse de individuos juveniles que exploran áreas geográficas alejadas donde las condiciones no son favorables para establecerse o de registros accidentales de individuos que se consideran vagabundos o vagantes (Cáceres Murrie et al., 2018). Además, es necesario considerar que el área de distribución de las especies depende del factor de escala al que sea analizado, por lo que aunque a escalas globales, continentales o regionales parecen ser continuas, a escalas locales no son homogéneas debido a que no todos los lugares a nivel local reúnen las condiciones favorables para que una especie pueda subsistir, a lo que se le ha denominado anisotropía (Rapoport & Monjeau, 2001; Soberón & Peterson, 2011), aunque métodos como el de estimación de densidad del Kernel son capaces de ajustarse considerando la anisotropía ambiental (Blonder et al., 2014).

Otros algoritmos se basan en la similitud ambiental (*environmental distance*) de los registros biológicos. A partir de ésta se establecen valores que pueden ser cercanos o lejanos dando una idea del comportamiento de la similitud ecológica entre los registros de manera multidimensional en el espacio ecológico. En algunos casos, este grupo de algoritmos se modifica para transformar las distancias en probabilidades usando una distribución  $\chi^2$ , como en el caso de las distancias de Mahalanobis (Etherington, 2019), lo que da como resultado un mapa de probabilidades basado en las distancias ecológicas de los datos de presencia.

Se han desarrollado también algoritmos con base en estadística multivariada (*multivariate statistics methods*) como los análisis de componentes principales (Hirzel et al., 2002). Estos algoritmos utilizan los datos de presencia y seleccionan combinaciones ambientales de toda el área geográfica donde se realizará el modelo (llamados datos de entorno o *background*).



**Figure 2.** Schematic representation of BAM diagram. The square G represents the geographic space where the biotic factors (green circle, B), abiotic factors (blue circle, A) and mobility (red circle, M) occur. The intersection  $G_0$  represents the distribution area of a given species whereas  $G_1$  represents the invadable distributional area. Taken and modified from Soberón & Peterson (2005).

**Figura 2.** Representación esquemática del diagrama BAM. El cuadro G representa el espacio geográfico donde se encuentran los factores bióticos (círculo verde, B), factores abióticos (círculo azul, A) y movilidad (círculo rojo, M). La intersección  $G_0$  representa el área de distribución de una especie, mientras que  $G_1$  representa el área de distribución invadible. Tomado y modificado de Soberón & Peterson (2005).

para poder representar con variables ortogonales el espacio ecológico; sin embargo, la explicación directa de las variables es complicada, ya que todas las variables tienen un aporte en cada uno de los componentes.

Otro grupo corresponde a los algoritmos basados en análisis de regresión y clasificación (*regression and classification analyses*). Los que se basan en regresión, establecen una relación lineal o no lineal entre las variables ambientales y los datos de presencia para estimar la probabilidad de su presencia (Franklin, 2012). Por otro lado, los algoritmos de clasificación consisten en ordenaciones basadas en un conjunto reglas (ya sean descriptivas y/o discriminantes), donde se asigna una clase para cada combinación de las variables, a partir de la cual generan un modelo en el que se determina la probabilidad de la presencia de una especie (Becerra et al., 2016). Existen algoritmos que combinan estos métodos como los árboles de clasificación y regresión (De'ath & Fabricius, 2000).

Los métodos basados en el procesamiento de imágenes satelitales y aéreas (*images processing methods*) también se han utilizado en la elaboración de los MNE/MDE. El único algoritmo basado en este tipo de métodos es WhyWhere (Stockwell, 2006). El método consiste en filtrar gran cantidad de variables ambientales para encontrar las que mejor se ajusten con los datos de presencia, a través de un proceso iterativo en el que las mejores dos variables son clasificadas y comparadas con el resto para obtener un modelo final.

Los algoritmos de aprendizaje automático (*machine learning*), se basan en procesos iterativos que permiten identificar las asociaciones de datos de presencia y datos de no presencia (*background o pseudoausencias*), los cuales son aleatorizados y divididos en grupos de entrenamiento y validación (Bhattacharya, 2013). Los procesos iterativos permiten reconocer patrones generados a partir de los datos de entrenamiento y validación hasta un umbral, en el que los resultados dejan de

ser significativamente diferentes, o bien cuando se alcanza un número finito de repeticiones (Dey, 2016). Algunos algoritmos han sido muy utilizados como el Algoritmo Genético de Producción de Conjuntos de Reglas (*Genetic Algorithm for Rule-Set Production*, GARP), que funciona a través de un algoritmo genético (Stockwell & Peters, 1999) o Maxent, basado en máxima entropía (Phillips et al., 2006). Es común que este tipo de algoritmos combinen algunos más simples como los de envoltura o los de regresión, con la finalidad de integrar diferentes métodos y poder generar representaciones de los nichos ecológicos más complejas y, en teoría, más precisas (Stockwell & Peters, 1999; Phillips et al., 2006).

Es necesario recordar que cada algoritmo hace una representación distinta del nicho de la especie y que no existen nichos buenos o malos, sino representaciones diferentes por lo que es indispensable entender cómo funcionan para tener un mejor criterio informado de lo que se está utilizando.

**Agradecimientos.**— A la Dra. Leticia M. Ochoa Ochoa por su invitación para participar en esta serie de editoriales sobre MNE/ MDE. Asimismo agradecemos a los dos revisores anónimos por sus comentarios para mejorar el manuscrito.

## LITERATURA CITADA

- Becerra López, J.L., U. Romero-Méndez, A. Ramírez-Bautista & S. Becerra-López. 2016. Revisión de las técnicas para el modelado de la distribución de las especies. *Revista Biológico Agropecuaria de Tuxpan* 5:1514-1525.
- Bhattacharya, M. 2013. Machine learning for bioclimatic modelling. *International Journal of Advanced Computer Science and Applications* 4:1-8.
- Blonder, B., C. Lamanna, C. Violle & B.J. Enquist. 2014. The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography* 23:595-609.
- Cáceres Murrie, B., A. Aguayo Lobo, D. Scholfield, F. Arcos, N. Muñoz García, J. Cabello Stom & J. Acevedo. 2018. New Record of Black Turtle *Chelonia mydas agassizii* in High Latitudes of Eastern South Pacific Ocean. *Journal of Life Sciences* 12:150-158.
- Chase, J.M. & M.A. Leibold. 2003. *Ecological niches. Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Colwell, R.K. & T.F. Rangel. 2009. Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:19651-19658.
- Davis, J.R. & D.F. DeNardo. 2010. Seasonal Patterns of Body Condition, Hydration State, and Activity of Gila Monsters (*Heloderma suspectum*) at a Sonoran Desert Site. *Journal of Herpetology* 44:83-93.
- De'ath, G. & K.E. Fabricius. 2000. Classification and Regression Trees: a powerful yet simple technique for ecological data analyses. *Ecology* 81:3178-3192.
- Dey, A. 2016. Machine Learning Algorithms: A Review. *International Journal of Computer Science and Information Technologies* 7:1174-1179.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. The MacMillan Company, New York, New York, USA.
- Etherington, T.R. 2019. Mahalanobis distances and ecological niche modelling: correcting a chi-squared probability error. *PeerJ* 7: e6678.
- Franklin, J. 2012. *Mapping Species Distributions. Spatial Inference and Prediction*. Cambridge University Press, New York, USA.
- Grinnell, J. 1917. The niche relationships of the California Thrasher. *Auk* 34:427-433.
- Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. *Ecology* 5:225-229.
- Hirzel, A.H., J. Hausser, D. Chessel & N. Perrin. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data?. *Ecology* 83:2027-2036.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415-427.
- Hutchinson, G.E. 1959. Il concetto moderno di nicchia ecologica. *Memorie dell'Istituto italiano di idrobiologia* 11:9-22.
- Hutchinson, G.E. 1978. *An introduction to population ecology*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Johnson, R.H. 1910. *Determinate evolution in the color-pattern of the lady-beetles*. Carnegie Institute of Washington. Washington, D. C. USA.

- Kearney, M., B. Wintle & W. Porter. 2010. Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. *Conservation Letters* 3:203-213.
- Menchetti, M., M. Guéguen & G. Talavera. 2019. Spatio-temporal ecological niche modelling of multigenerational insect migrations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286:20191583.
- Morrone, J.J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48:149-162.
- Nowakowska, A., G. Świdarska-Kołacz, J. Rogalska & M. Caputa. 2009. Antioxidants and oxidative stress in *Helix pomatia* snails during estivation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C* 150:481-486.
- Peterson, A.T., M. Papeş & J. Soberón. 2015. Mechanistic and correlative models of ecological niches. *European Journal of Ecology* 1:28-38.
- Peterson, A.T. & J. Soberón M. 2012. Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. *Natureza & Conservação* 10:102-107.
- Peterson, A.T., J. Soberón, R.G. Pearson, R.P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura & M.B. Araujo. 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Phillips, S.J., R.P. Anderson & R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259.
- Plischoff, P. & T. Fuentes-Castillo. 2011. Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande* 48:61-79.
- Rapoport, E.H. & J.A. Monjeau. 2001. Areografía. Pp. 23-30. En J. Llorente-Bousquets & J.J. Morrone (Eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, D.F., México.
- Ríos-Muñoz, C.A. & D.V. Espinosa-Martínez. 2019a. Datos biológicos: fuentes y consideraciones. *Revista Latinoamericana de Herpetología* 2:5-14.
- Ríos-Muñoz, C.A. & D.V. Espinosa-Martínez. 2019b. ¿Qué es necesario considerar para utilizar de manera adecuada los modelos de nicho ecológico o modelos de distribución de especies?: Cómo no caer en la tentación. *Revista Latinoamericana de Herpetología* 2:5-8.
- Ríos-Muñoz, C.A., D.V. Espinosa-Martínez & K.M. Vega-Flores. 2020. Por qué la geografía sí importa: Fuentes y consideraciones de la información ambiental en el proceso del modelado de nichos ecológicos y/o distribución de especies. *Revista Latinoamericana de Herpetología* 3:5-32.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10:1115-1123.
- Soberón, J. & A.T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
- Soberón, J. & A.T. Peterson. 2011. Ecological niche shifts and environmental space anisotropy: a cautionary note. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:1348-1355.
- Stockwell, D.R.B. 2006. Improving ecological niche models by data mining large environmental datasets for surrogate models. *Ecological Modelling* 192:188-196.
- Stockwell, D.R.B. & D. Peters. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13:143-158.
- Walker, P.A. & K.D. Cocks. 1991. HABITAT: a procedure for modelling a disjoint environmental envelope for a plant or animal species. *Global Ecology and Biogeography Letters* 1:108-118.
- Wang, Y., W. Porter, P.D. Mathewson, P.A. Miller, R.W. Graham & J.W. Williams. 2018. Mechanistic modeling of environmental drivers of woolly mammoth carrying capacity declines on St. Paul Island. *Ecology* 99:2721-2730.

## APÉNDICE 1. CLASIFICACIÓN DE ALGORITMOS DE MNE/MDE Y LOS SOFTWARES DONDE ESTÁN IMPLEMENTADOS/

### CLASSIFICATION OF MNE / MDE ALGORITHMS AND THE SOFTWARE WHERE THEY ARE IMPLEMENTED

Algoritmo	Cita	Software	Cita
1. Envoltura ambiental (Environmental envelope)			
BIOCLIM. Sistema de Predicción y Análisis Bioclimático (Bioclimate Analysis and Prediction System)	Nix (1986); Booth et al. (2014)	openModeller 1.5.0 y openModeller Desktop 1.1.0 ( <a href="http://openmodeller.sourceforge.net/">http://openmodeller.sourceforge.net/</a> )	Muñoz et al. (2011)
		DIVA-GIS ( <a href="https://www.diva-gis.org/">https://www.diva-gis.org/</a> )	Hijmans et al. (2001)
		Paquete de R: dismo ( <a href="https://CRAN.R-project.org/package=dismo">https://CRAN.R-project.org/package=dismo</a> )	Hijmans et al. (2017)
		ModEco ( <a href="http://www.3decology.org/modeco/">http://www.3decology.org/modeco/</a> )	Guo & Liu (2010)
		ANUCLIM 6.1 ( <a href="https://fennerschool.anu.edu.au/research/products/anuclim">https://fennerschool.anu.edu.au/research/products/anuclim</a> )	Xu & Hutchinson (2011)
		mMWeb ( <a href="https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/">https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/</a> )	Qiao et al. (2012)
HABITAT	Walker & Cocks (1991)	NA	NA
KDE. Estimación de Densidad del Kernel (Kernel Density Estimation)	Silverman (1986); Blonder et al. (2014)	Paquete de R: hypervolume (2.0.12) ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/hypervolume/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/hypervolume/index.html</a> )	Blonder (2015)
RES. Idoneidad Ambiental Relativa (Relative Environmental Suitability)	Kaschner et al. (2006)	openModeller 1.5.0 y openModeller Desktop 1.1.0 ( <a href="http://openmodeller.sourceforge.net/">http://openmodeller.sourceforge.net/</a> )	Muñoz et al. (2011)
		Disponible en: <a href="http://www.aquamaps.org">www.aquamaps.org</a>	Kaschner et al. (2019)
2. Similitud ambiental (Environmental distance)			
Distancia de Mahalanobis (Mahalanobis Distance)	Clark et al. (1993); Etherington (2019)	Paquete de R: adehabitat ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/adehabitat/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/adehabitat/index.html</a> )	Calenge (2006)
DOMAIN	Carpenter et al. (1993)	Paquete de R: dismo ( <a href="https://CRAN.R-project.org/package=dismo">https://CRAN.R-project.org/package=dismo</a> )	Hijmans et al. (2017)
		DIVA-GIS ( <a href="https://www.diva-gis.org/">https://www.diva-gis.org/</a> )	Hijmans et al. (2001)
		Paquete de R: adehabitat ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/adehabitat/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/adehabitat/index.html</a> )	Calenge (2006)
DOMAIN	Carpenter et al. (1993)	ModEco ( <a href="http://www.3decology.org/modeco/">http://www.3decology.org/modeco/</a> )	Guo & Liu (2010)

Algoritmo	Cita	Software	Cita
ENVDIST. Distancia ambiental (Environmental Distance)	Carpenter et al. (1993)	openModeller 1.5.0 y openModeller Desktop 1.1.0 ( <a href="http://openmodeller.sourceforge.net/">http://openmodeller.sourceforge.net/</a> )	Muñoz et al. (2011)
		mMWeb ( <a href="https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/">https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/</a> )	Qiao et al. (2012)
NPPEN. Nicho Ecológico No Paramétrico Probabilístico (Non Parametric Probabilistic Ecological Niche)	Beaugrand et al. (2011)	Paquete de R: ( <a href="https://github.com/jiho/nppen">https://github.com/jiho/nppen</a> )	Jean-Olivier (2020)
<b>3. Basados en estadística multivariada (Multivariate statistics methods)</b>			
CSM. Modelo de Espacio Climático (Climate Space Model)	Robertson et al. (2001)	openModeller 1.5.0 y openModeller Desktop 1.1.0 ( <a href="http://openmodeller.sourceforge.net/">http://openmodeller.sourceforge.net/</a> )	Muñoz et al. (2011)
		Biomapper ( <a href="https://www2.unil.ch/biomapper/">https://www2.unil.ch/biomapper/</a> )	Hirzel (2004)
ENFA. Análisis Factorial del Nicho Ecológico/ Análisis de Factores del Nicho Ecológico (Ecological Niche Factor Analysis)	Hirzel et al. (2002)	openModeller 1.5.0 y openModeller Desktop 1.1.0 ( <a href="http://openmodeller.sourceforge.net/">http://openmodeller.sourceforge.net/</a> )	Muñoz et al. (2011)
		Paquete de R: adehabitat ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/adehabitat/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/adehabitat/index.html</a> )	Calenge (2006)
		mMWeb ( <a href="https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/">https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/</a> )	Qiao et al. (2012)
FDA. Análisis Flexible de Discriminantes (Flexible discriminant analysis)	Hastie et al. (1994)	Paquete de R: mda (0.5-2) ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/mda/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/mda/index.html</a> )	Hastie & Tibshirani (2020)
		Paquete de R: biomod2 ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html</a> )	Thuiller et al. (2020)
FloraMap v 2.	Jones et al. (2002)	FloraMap	Jones et al. (2002)
MARS. Regresión Multivariada Adaptativa por Splines (Multivariate Adaptive Regression Splines)	Friedman (1991)	Paquete de R: biomod2 ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html</a> )	Thuiller et al. (2020)
		Paquete de R: mda (0.5-2) ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/mda/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/mda/index.html</a> )	Hastie & Tibshirani (2020)
		mMWeb ( <a href="https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/">https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/</a> )	Qiao et al. (2012)

Algoritmo	Cita	Software	Cita
<b>4. Análisis de regresión y clasificación (Regression and classification analyses)</b>			
CART. Árboles de Clasificación y Regresión (Classification and Regression Trees).	De'ath & Fabricius (2000)	CART (Incluido en software comercial de estadística (ej. JMP)).	NA
		Paquete de R: sdm ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/sdm/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/sdm/index.html</a> )	Naimi & Araujo (2016)
CTA. Análisis de Árboles de Clasificación (Classification Tree Analysis).	Breiman et al. (1984)	Paquete de R: biomod2 ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html</a> )	Thuiller et al. (2020)
		mMWeb ( <a href="https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/">https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/</a> )	Qiao et al. (2012)
GAM. Modelos Aditivos Generalizados (Generalized Additive Model).	Hastie & Tibshirani (1990); Guisan et al. (2002)	Paquete de R: mgcv ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/mgcv/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/mgcv/index.html</a> )	Wood (2017)
		Paquete de R: biomod2 ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html</a> )	Thuiller et al. (2020)
		Paquete de R: dismo ( <a href="https://CRAN.R-project.org/package=dismo">https://CRAN.R-project.org/package=dismo</a> )	Hijmans et al. (2017)
		S-PLUS 8 ( <a href="https://s-plus.software.informer.com/8.0/">https://s-plus.software.informer.com/8.0/</a> )	Insightful Corporation (2007)
		mMWeb ( <a href="https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/">https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/</a> )	Qiao et al. (2012)
GDM. Modelos de Disimilitud Generalizados (Generalized Dissimilarity Modelling).	Ferrier et al. (2007)	Paquete de R: gdm (1.4.2) ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/gdm/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/gdm/index.html</a> )	Fitzpatrick et al. (2020)
GLM. Modelos Lineales Generalizados (Generalized Linear Models).	Nelder & Wedderburn (1972); Guisan et al. (2002)	Paquete de R: biomod2 ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html</a> )	Thuiller et al. (2020)
		Paquete de R: hier.part ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/hier.part/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/hier.part/index.html</a> )	Nally & Walsh (2004)
		Paquete de R: dismo ( <a href="https://CRAN.R-project.org/package=dismo">https://CRAN.R-project.org/package=dismo</a> )	Hijmans et al. (2017)
		mMWeb ( <a href="https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/">https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/</a> )	Qiao et al. (2012)
		ModEco ( <a href="http://www.3decology.org/modeco/">http://www.3decology.org/modeco/</a> )	Guo & Liu (2010)
		S-PLUS ( <a href="https://s-plus.software.informer.com/8.0/">https://s-plus.software.informer.com/8.0/</a> )	Insightful Corporation (2007)

Algoritmo	Cita	Software	Cita
MA. Algoritmo de Marble (Marble Algorithm).	Qiao et al. (2015)	mMWeb ( <a href="https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/">https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/</a> )	Qiao et al. (2012)
SGDM. Modelos de Disimilitud Generalizada Dispersa (Sparse Generalized Dissimilarity Modelling).	Leitão et al. (2015)	Paquete de R: sgdm ( <a href="https://github.com/sparsegdm/sgdm_package">https://github.com/sparsegdm/sgdm_package</a> )	Leitão et al. (2017)
<b>5. Métodos de procesamiento de imágenes (Images processing methods)</b>			
WW. Por qué-Dónde (WhyWhere).	Stockwell (2006)	Paquete de R: WhyWhere ( <a href="https://github.com/davids99us/whywhere">https://github.com/davids99us/whywhere</a> )	Stockwell (2015)
<b>6. Aprendizaje automático (Machine learning)</b>			
ANN. Red Neuronal Artificial (Artificial Neural Network).	Zupan (1994)	OpenModeller 1.5.0 ( <a href="http://openmodeller.sourceforge.net/">http://openmodeller.sourceforge.net/</a> )	Muñoz et al. (2011)
		Stuttgart Neural Network Simulator 4.1 ( <a href="http://www.ra.cs.uni-tuebingen.de/SNNS/welcome.html">http://www.ra.cs.uni-tuebingen.de/SNNS/welcome.html</a> )	Pearson et al. (2002)
		Paquete de R: biomod2 ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html</a> )	Thuiller et al. (2002)
		mMWeb ( <a href="https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/">https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/</a> )	Qiao et al. (2012)
		ModEco ( <a href="http://www.3decology.org/modeco/">http://www.3decology.org/modeco/</a> )	Guo & Liu (2010)
GARP. Algoritmo Genético de Producción de Conjunto de Reglas (Genetic Algorithm for Rule-set Production)	Stockwell (1999); Stockwell & Peters (1999)	Paquete de R: nnet ( <a href="https://CRAN.R-project.org/package=nnet/">https://CRAN.R-project.org/package=nnet/</a> )	Venables & Ripley (2002)
		openModeller 1.5.0 y openModeller Desktop 1.1.0 ( <a href="http://openmodeller.sourceforge.net/">http://openmodeller.sourceforge.net/</a> )	Muñoz et al. (2011)
		mMWeb ( <a href="https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/">https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/</a> )	Qiao et al. (2012)
GBM. Modelo de Incremento Generalizado (Generalized Boosted Models).	Friedman et al. (2000)	DesktopGARP ( <a href="https://desktop-garp.software.informer.com/1.1/">https://desktop-garp.software.informer.com/1.1/</a> )	Scachetti-Pereira (2003)
		Paquete de R: dismo ( <a href="https://CRAN.R-project.org/package=dismo">https://CRAN.R-project.org/package=dismo</a> )	Hijmans et al. (2017)
		Paquete de R: gbm ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/gbm/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/gbm/index.html</a> )	Ridgeway (2010)
		Paquete de R: biomod2 ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html</a> )	Thuiller (2020)

Algoritmo	Cita	Software	Cita
GBM. Modelo de Incremento Generalizado (Generalized Boosted Models).	Friedman et al. (2000)	mMWeb ( <a href="https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/">https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/</a> )	Qiao et al. (2012)
LOBAG. Envoltura de Sesgo Bajo (Low-Bias Bagging).	Drake (2014)	Paquete de R: kernlab ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/kernlab/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/kernlab/index.html</a> )	Karatzoglou et al. (2004)
LOBAG-OC. Envoltura de Sesgo Bajo de Una Clase (Low-Bias Bagging-One-Class).	Drake (2014)	Paquete de R: kernlab ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/kernlab/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/kernlab/index.html</a> )	Karatzoglou et al. (2004)
Maxent. Modelo de Máxima Entropía (Maximum Entropy Modeling).	Phillips et al. (2006, 2017b)	Paquete de R: dismo ( <a href="https://CRAN.R-project.org/package=dismo">https://CRAN.R-project.org/package=dismo</a> )	Hijmans et al. (2017)
		Maxent 3.4.4 ( <a href="https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/">https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/</a> )	Phillips et al. (2017a)
		mMWeb ( <a href="https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/">https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/</a> )	Qiao et al. (2012)
		ModEco ( <a href="http://www.3decology.org/modeco/">http://www.3decology.org/modeco/</a> )	Guo & Liu (2010)
		Paquete de R: biomod2 ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html/">https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html/</a> )	Thuiller et al. (2020)
RF. Bosques Aleatorios (Random Forest).	Breiman (2001)	Paquete de R: biomod2 ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html/">https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html/</a> )	Thuiller et al. (2020)
		Paquete de R: randomForest ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/randomForest/">https://cran.r-project.org/web/packages/randomForest/</a> )	Liaw & Wiener (2002)
		Paquete de R: dismo ( <a href="https://CRAN.R-project.org/package=dismo">https://CRAN.R-project.org/package=dismo</a> )	Hijmans et al. (2017)
		mMWeb ( <a href="https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/">https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/</a> )	Qiao et al. (2012)
SVM. Máquinas de Vectores de Soporte (Support Vector Machine).	Vapnik (1995); Guo et al. (2005)	openModeller 1.5.0 y openModeller Desktop 1.1.0 ( <a href="http://openmodeller.sourceforge.net/">http://openmodeller.sourceforge.net/</a> )	Muñoz et al. (2011)
		mMWeb ( <a href="https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/">https://sourceforge.net/p/mmweb/code/2/tree/trunk/</a> )	Qiao et al. (2012)
		Paquete de R: kernlab ( <a href="https://cran.r-project.org/web/packages/kernlab/index.html">https://cran.r-project.org/web/packages/kernlab/index.html</a> )	Karatzoglou et al. (2004)
		Paquete de R: e1071 ( <a href="https://CRAN.R-project.org/package=e1071">https://CRAN.R-project.org/package=e1071</a> )	Meyer et al. (2020)
		ModEco ( <a href="http://www.3decology.org/modeco/">http://www.3decology.org/modeco/</a> )	Guo & Liu (2010)

## LITERATURA CITADA

- Beaugrand, G., S. Lenoir, F. Ibañez & C. Manté. 2011. A new model to assess the probability of occurrence of a species, based on presence-only data. *Marine Ecology Progress Series* 424:175-190.
- Blonder, B. & D.J. Harris. 2019. Hypervolume: High dimensional geometry and set operations using Kernel Density Estimation, Support Vector Machines, and Convex Hulls, Version 2.0.12 <http://CRAN.R-project.org/package=hypervolume> [Consultado en Febrero 2021].
- Blonder, B., C. Lamanna, C. Violle & B.J. Enquist. 2014. The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography* 23:595-609.
- Booth, T.H., H.A. Nix, J.R. Busby & M.F. Hutchinson. 2014. BIOCLIM: the first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MAXENT studies. *Diversity and Distributions* 20:1-9.
- Breiman, L. 2001. Random Forests. *Machine Learning* 45:5-32.
- Breiman, L., J.H. Friedman, R.A. Olshen & C.J. Stone. 1984. Classification and regression trees. Wadsworth International Group, Belmont, California, USA.
- Calenge, C. 2006. The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197:516-519.
- Carpenter, G., A.N. Gillison & J. Winter. 1993. Domain: a flexible modeling procedure for mapping potential distributions of animals and plants. *Biodiversity and Conservation* 2:667-680.
- Clark, J.D., J.E. Dunn & K.G. Smith. 1993. A multivariate model of female black bear habitat use for a geographic information system. *Journal of Wildlife Management* 57:519-526.
- De'ath, G. & K.E. Fabricius. 2000. Classification and Regression Trees: a powerful yet simple technique for ecological data analyses. *Ecology* 81:3178-3192.
- Drake, J.M. 2014. Ensemble algorithms for ecological niche modeling from presence-background and presence-only data. *Ecosphere* 5:76.
- Etherington, T.R. 2019. Mahalanobis distances and ecological niche modelling: correcting a chi-squared probability error. *PeerJ* 7: e6678.
- Ferrier, S., G. Manion, J. Elith & K. Richardson. 2007. Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distributions* 13:252-264.
- Fitzpatrick, M.C., K. Mokany, G. Manion, M. Lisk, S. Ferrier & D. Nieto-Lugilde. 2021. gdm: Generalized Dissimilarity Modeling, Version 1.4.2.1 <https://CRAN.R-project.org/package=gdm> [Consultado en Febrero 2021].
- Friedman, J.H. 1991. Multivariate adaptive regression splines. *The Annals of Statistics* 19:1-67.
- Friedman, J.H., T. Hastie & R. Tibshirani. 2000. Additive logistic regression: a statistical view of boosting. *The Annals of Statistics* 28:337-407.
- Guisan, A., T.C. Edwards & T. Hastie. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* 157:89-100.
- Guo, Q., M. Kelly & C.H. Graham. 2005. Support vector machines for predicting distribution of Sudden Oak Death in California. *Ecological Modelling* 182:75-90.
- Guo, Y. & Y. Liu. 2010. ModEco: an integrated software package for ecological niche modeling. *Ecography* 33:637-642.
- Hastie, T.J. & R.J. Tibshirani. 1990. Generalized Additive Models. Chapman and Hall, London, UK.
- Hastie, T.J. & R. Tibshirani. 2020. Original R port by Friedrich Leisch, Kurt Hornik and Brian D. Ripley. Balasubramanian Narasimhan has contributed to the upgrading of the code mda: Mixture and Flexible Discriminant Analysis, Version 0.5-2. <https://CRAN.R-project.org/package=mda> [Consultado en Noviembre 2020].
- Hastie, T.J., R. Tibshirani & A. Buja. 1994. Flexible discriminant analysis by optimal scoring. *Journal of the American Statistical Association* 89:1255-1270.
- Hijmans, R.J., L. Guarino, M. Cruz & E. Rojas. 2001. Computer tools for spatial analysis of plant genetic resources data: 1. DIVA-GIS. *Plant Genetic Resources Newsletter* 127:15-19.

- Hijmans, R.J., S. Phillips, J. Leathwick & J. Elith. 2020. dismo: Species Distribution Modeling, Version 1.3-3. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo> [Consultado en Febrero 2021].
- Hirzel, A. 2004. BioMapper 3 User's manual. University of Bern. Lausanne.
- Hirzel, A.H., J. Hausser, D. Chessel & N. Perrin. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data?. *Ecology* 83:2027-2036.
- Insightful Corporation. 2007. S-PLUS 8 for Windows User's Guide. Seattle, Washington, USA.
- Jean-Olivier, I. 2020. nppen: Non-Parametric Probabilistic Ecological Niche. R package version 0.2.0. <https://github.com/jiho/nppen> [Consultado en Octubre 2020].
- Jones, P.G., L. Guarino & A. Jarvis. 2002. Computer tools for spatial analysis of plant genetic resources data: 2. FloraMap. *Plant Genetic Resources Newsletter* 130:1-6.
- Karatzoglou, A., A. Smola, K. Hornik & A. Zeileis. 2004. kernlab - An S4 Package for Kernel Methods in R. *Journal of Statistical Software* 11:1-20.
- Kaschner, K., R. Watson, A.W. Trites. & D. Pauly. 2006. Mapping world-wide distributions of marine mammal species using a relative environmental suitability (RES) model. *Marine Ecology Progress Series* 316:285-310.
- Kaschner, K., K. Kesner-Reyes, C. Garilao, J. Segschneider, J. Rius-Barile, T. Rees & R. Froese. 2019. AquaMaps: Predicted range maps for aquatic species, Version 10/2019. [www.aquamaps.org](http://www.aquamaps.org) [Consultado en Octubre 2020].
- Leitão, P., M. Schwieder & C. Senf. 2017. sgdm: An R Package for Performing Sparse Generalized Dissimilarity Modelling with Tools for gdm. *International Journal of Geo-Information* 6:1-12.
- Leitão, P.J., M. Schwieder, S. Suess, I. Catry, E.J. Milton, F. Moreira, P.E. Osborne, M.J. Pinto, S. van der Linden & P. Hostert. 2015. Mapping beta diversity from space: Sparse Generalised Dissimilarity Modelling (SGDM) for analysing high-dimensional data. *Methods in Ecology and Evolution* 6:764-771.
- Liaw, A. & M. Wiener. 2002. Classification and Regression by randomForest. *R News* 2:18-22.
- Meyer, D., E. Dimitriadou, K. Hornik, A. Weingessel & F. Leisch. 2020. e1071: Misc Functions of the Department of Statistics, Probability Theory Group (Formerly: E1071), TU Wien, Version 1.7-4. <https://CRAN.R-project.org/package=e1071> [Consultado en Noviembre 2020].
- Muñoz, M.E., R. de Giovanni, M. de Siqueira, T. Sutton, P. Brewer, R. Pereira, D.A. Canhos & V. Canhos. 2011. openModeller: a generic approach to species' potential distribution modelling. *Geoinformatica* 15:111-135.
- Naimi, B. & M.B. Araujo. 2016. sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. *Ecography* 39:368-375.
- Nally, R.N. & C.J. Walsh. 2004. Hierarchical partitioning public-domain software. *Biodiversity and Conservation* 13:659-660.
- Nelder, J.A. & R.W. Wedderburn. 1972. Generalized Linear Models. *Journal of the Royal Statistical Society: Series A* 135:370-384.
- Nix, H.A. 1986. A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. Pp. 4-15. En R. Longmore (Ed.), *Australian Flora and Fauna Series Number 7: Atlas of elapid snakes of Australia*. Australian Government Publishing Service, Canberra, Australia.
- Pearson, R.G., T.P. Dawson, P.M. Berry & P.A. Harrison. 2002. SPECIES: A Spatial Evaluation of Climate Impact on the Envelope of Species. *Ecological Modelling* 154:289-300.
- Phillips, S.J., R.P. Anderson & R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259.
- Phillips, S.J., M. Dudík & R.E. Schapire. 2017a. Maxent software for modeling species niches and distributions, Version 3.4.1. [http://biodiversityinformatics.amnh.org/open\\_source/maxent/](http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/) [Consultado en Octubre 2020].
- Phillips, S.J., R.P. Anderson, M. Dudík, R.E. Schapire & M.E. Blair. 2017b. Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography* 40:887-893.
- Qiao, H., C. Lin, L. Ji & Z. Jiang. 2012. mMWeb - An online platform for employing multiple ecological niche modeling algorithms. *PLoS ONE* 7:e43327.

- Qiao, H., C. Lin, Z. Jiang & L. Ji. 2015. Marble Algorithm: a solution to estimating ecological niches from presence-only records. *Scientific Reports* 5:14232.
- Ridgeway, G. 2020. gbm: Generalized Boosted Regression Models. Version 2.1.8. <http://CRAN.R-project.org/package=gbm> [Consultado en Febrero 2021].
- Robertson, M.P., N. Caithness y M.H. Villet. 2001. A PCA-based modelling technique for predicting environmental suitability for organisms from presence records. *Diversity and Distributions* 7: 15-27.
- Scachetti-Pereira, R. 2003. Desktop GARP User's Manual version 1.1.6. University of Kansas Biodiversity Research Center. Publicado por el autor. Lawrence, USA.
- Silverman, B.W. 1986. Density estimation for statistics and data analysis. Chapman and Hall, London, UK.
- Stockwell, D.R.B. 1999. Genetic Algorithms II. Pp. 123-124. En A.H. Fielding (Ed.), *Machine Learning Methods for Ecological Applications*. Springer Science & Business Media, Nueva York, USA.
- Stockwell, D.R.B. 2006. Improving ecological niche models by data mining large environmental datasets for surrogate models. *Ecological Modelling* 192:188-196.
- Stockwell, D.R.B. 2015. WhyWhere2.0: An R package for modeling species distributions on big environmental data. *Artificial Intelligence* 2:1-13.
- Stockwell, D.R.B. & D. Peters. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13:143-158.
- Thuiller, W., D. Georges, R. Engler & F. Breiner. 2020. biomod2: Ensemble Platform for Species Distribution Modeling. R package, Version 3.4.6. <https://CRAN.R-project.org/package=biomod2> [Consultado en Octubre de 2020].
- Vapnik, V.N. 1995. *The Nature of Statistical Learning Theory*. Springer, New York, USA.
- Venables, W.N. & B.D. Ripley. 2002. *Modern Applied Statistics with S*, 4th Edition. Springer, New York, USA.
- Walker, P.A. & K.D. Cocks. 1991. HABITAT: a procedure for modelling a disjoint environmental envelope for a plant or animal species. *Global Ecology and Biogeography Letters* 1:108-118.
- Wood, S.N. 2017. *Generalized Additive Models: an introduction with R* (2nd edition). CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Xu, T. & M. Hutchinson. 2011. ANUCLIM version 6.1 user guide. The Australian National University, Fenner School of Environment and Society, Canberra, Australia.
- Zupan, J. 1994. Introduction to Artificial Neural Network (ANN) methods: what they are and how to use them. *Acta Chimica Slovenica* 41:327-352.

