

**ESTIMACIÓN DE ADECUABILIDAD DE ESPECIES
EN AMBIENTES ANTROPIZADOS DESDE EL
ENFOQUE DE MODELADO DE NICHOS**

Leticia M. Ochoa-Ochoa^{1*}
César A. Ríos-Muñoz²

¹ Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias,
Universidad Nacional Autónoma de México

² Laboratorio de Arqueozoología, Instituto Nacional de Antropología e Historia

*Autor para correspondencia: leticia.ochoa@ciencias.unam.mx

Resumen

El proceso de modelado de nichos ecológicos y distribución de especies ha sido producto del desarrollo de la teoría de nicho ecológico y algoritmos que han tratado de reproducir las complejas relaciones que dan origen y forma a las áreas de distribución de las especies. El presente trabajo muestra una estrategia metodológica basada en modelos de nicho ecológico para estimar la adecuabilidad –existencia de condiciones ambientales propicias para una especie– en ambientes antropizados. Dicha estrategia consiste en la combinación de modelos de distribución de especies “tradicionales” con variables climáticas y topográficas y modelos basados en variables asociadas a la antropización. Para combinarlos se generaron reglas de decisión basadas en los atributos funcionales de especies de vertebrados asociados a cuerpos de agua, (un ave (*Cinclus mexicanus*), un mamífero (*Noctilio leporinus*), un reptil (*Kinosternon integrum*) y un anfibio (*Hyla eximia*)) que indican el grado de tolerancia a los ambientes antropizados. Aunque la combinación de los modelos climático-antropizados representa una simplificación de una realidad, este tipo de aproximaciones pueden dar una idea acerca de cómo se representan las condiciones propicias para una especie en gradientes antropizados. No obstante, deben ponerse a prueba en campo para conocer la precisión de los modelos.

Introducción

La influencia en los paisajes ejercida por los seres humanos, se ha incrementado de manera exponencial después de la Revolución Industrial desde el siglo XVIII (Sanderson *et al.*, 2002). Estas modificaciones son producto de una vasta gama de actividades que van desde la construcción de viviendas y caminos, el uso de todo tipo de combustibles fósiles, carbón, petróleo y sus derivados, hasta las expansiones de zonas agrícolas y ganaderas, que han transformado los ecosistemas del mundo en paisajes fragmentados (Dornelas, 2010; Newbold *et al.*, 2015). No obstante, el grado de antropización de los ambientes varía dependiendo de la utilización de los recursos, por lo que es necesario establecer

criterios cuantitativos que permitan conocer y evaluar las prioridades de conservación de la biodiversidad (Ochoa-Ochoa *et al.*, 2017).

En general, los estudios de diversidad y esfuerzos de conservación han considerado muy poco las zonas en las cuales existe impacto causado por los seres humanos, aunque esto ha ido cambiando en los últimos años (*e.g.* Agnoletti, 2006; Goddard *et al.*, 2010). El impacto humano refleja la *antropización* que existe en los ambientes (Sanderson *et al.*, 2002), lo que corresponde a un gradiente de modificaciones ocurridas de forma directa o indirecta, donde aquellos paisajes o ambientes que han tenido poca o ninguna influencia del hombre tendrían una antropización nula. Los ambientes con diferentes grados de antropización se alejan de las definiciones rural y urbano que han sido definidos por Auroousseau (1921) como:

[...] rurales a aquellos sectores de la población que se extienden en la región y se dedican a la producción de los artículos primarios que rinde la tierra, mientras que los densos grupos de gente, que no tienen un interés inmediato en la producción de materiales para su alimentación y vestido o de confort en general, sino que están vinculadas a los transportes, a las industrias, a la compra y venta, o a la instrucción de la población, a la administración del Estado o simplemente a vivir en la ciudad, conforman el sector urbano.

La propuesta de utilizar el impacto humano puede ser mucho más incluyente, como ocurre para los ecosistemas marinos (Halpern *et al.*, 2008), donde las condiciones de urbanización no son aplicables. Es por eso que nos referiremos a gradientes de antropización que representan cambios asociados al grado de impacto humano (*e.g.* cercanía a carreteras, cambio en la cobertura vegetal) y no de urbanización a lo largo de este capítulo.

Sabemos que no todas las especies responden de la misma manera a la influencia humana, mientras que algunas otras presentan declives en sus poblaciones o incluso se han extinto (*e.g.* *Quiscalus palustris*, Haemig, 2010), otras no presentan cambios (*e.g.* *Artibeus jamaicensis* y *A. intermedius*, Saldaña-Vázquez *et al.*, 2010), o incluso tienden a aumentar sus poblaciones (*e.g.* *Lithobates berlandieri*, *Sceloporus variabilis* y *Anolis sericeus*, Urbina-Cardona *et al.*, 2006). Estas respuestas diferenciales están directamente relacionadas con plasticidad o capacidad de adaptación de las especies con el grado de modificación ambiental que exista en el ambiente. La plasticidad se

puede inferir a partir de los rasgos de historia de vida, que son todas aquellas características que interactúan con el ambiente y que tienen un efecto, positivo o negativo, en la adecuación de los individuos (Pla *et al.*, 2012). En este sentido, dichas características se pueden utilizar para estimar la probabilidad de presencia de las especies en ambientes antropizados.

En términos de biodiversidad el conocimiento tanto en descripción de especies (carencia Linneana) como en aproximación a las áreas de distribución (carencia Wallaceana) sigue siendo escaso (Whittaker *et al.*, 2005). Debido a esto, la estimación de áreas de distribución ha sido un recurso fundamental, y dentro de este campo, el modelado de la distribución de especies (Species Distribution Modeling-SDM) ha tomado gran auge desde sus inicios en la década de los ochenta. En este sentido el proceso completo de generar una distribución modelada se puede dividir en dos fases: 1) la creación del modelo de nicho ecológico en un espacio multidimensional definido por las variables ambientales utilizadas; y 2) su proyección en un espacio geográfico.

El proceso de modelado se acompaña del desarrollo de la teoría de nicho ecológico y estrategias metodológicas (Peterson *et al.*, 2011) para tratar de reproducir las relaciones complejas (*e.g.* biológicas, históricas) que dan origen y forma a las áreas de distribución. Los algoritmos establecen la relación entre los atributos ambientales y las localidades por medio de valores de probabilidad que son interpretados como la “adecuabilidad del hábitat” (*habitat suitability*) e indican la existencia de condiciones ambientales propicias o adecuadas para una especie (Elith *et al.*, 2010).

Sin duda, el modelado de distribución de especies es una herramienta importante relacionada con la estimación de áreas de distribución y se utiliza en distintos aspectos (biogeográficos, ecológicos, evolutivos). El método se puede relacionar con factores antropogénicos que estén vinculados con los ambientes urbanos, por lo que el objetivo de este capítulo es combinar el marco teórico del modelado de distribución de especies, con la ecología funcional y variables que indiquen impacto humano para poder estimar gradientes de adecuabilidad de hábitat que permitan establecer modelos en ambientes antropizados.

Métodos

Base teórica de la adecuabilidad del hábitat

La estimación de las áreas de distribución, basadas en modelos de nicho ecológico, tiene su fundamento en generar relaciones (de diferentes modos y con distintos algoritmos) de los valores de las variables ambientales en las que geográficamente se encuentra la localidad de registro. En estas relaciones se generan supuestos (*grosso modo*) de la siguiente forma: si la especie (S) está en un lugar dado (G) con los valores ambientales (X), entonces el proceso de modelado corresponde a una primera fase donde la identificación de los valores ambientales (X) es dado por el muestreo geográfico (G) de la especie (S) y el cálculo de la adecuabilidad donde se establece la pertenencia de la fase anterior a un conjunto de variables ambientales (X) de las posiciones geográficas (G) en un área determinada. Esto genera mapas que indican el grado en que las condiciones ambientales reflejan las condiciones propicias donde se tienen localidades de registro.

Tabla 1. Rasgos funcionales de las especies utilizadas en el análisis para evaluar su tolerancia a los ambientes antropizados, los rasgos se obtuvieron de las opiniones de expertos, así como de las observaciones personales de los autores.

	Capacidad de dispersión	Hábitat acuático asociado	Alimentación	Sujeto a explotación	Tolerancia a la perturbación	Referencia
<i>Kinosternon integrum</i>	Media	Ríos y cuerpos de agua	Generalista oportunista	Sí	Alto	Flores-Villela (com. pers.)
<i>Hyla eximia</i>	Baja	Arroyos	Carnívora generalista	No	Medio-alto	Ochoa-Ochoa (Obs. pers.)

<i>Cinclus mexicanus</i>	Baja	Ríos y arroyos	Insectívora principalmente	No	Medio-bajo	Wilson y Kingery (2011)
<i>Noctilio leporinus</i>	Baja	Ríos, arroyos, lagos, lagunas	Piscívora principalmente	No	Bajo	Uribe y Castro-Arellano (2014)

Para evaluar el método propuesto seleccionamos cuatro especies de distintos grupos taxonómicos que a su vez tienen diferentes tolerancias a la perturbación: un ave (*Cinclus mexicanus*), un mamífero (*Noctilio leporinus*), un reptil (*Kinosternon integrum*) y un anfibio (*Hyla eximia*) todos ellos asociados a cuerpos de agua. Estos taxones fueron evaluados con base en sus características funcionales para determinar el nivel de tolerancia a ambientes antropizados (tabla 1).

Base de datos de las especies utilizadas

Los registros de las especies fueron seleccionados a partir del periodo: 1970-2013, para que exista congruencia temporal con las variables ambientales (véase más adelante). En el caso del *H. eximia* y la *K. integrum* los datos se tomaron de la base más completa de Herpetofauna Mexicana que existe, la cual contiene los registros de herpetozoos mexicanos que se encuentran en más de 40 colecciones a nivel mundial. Por otro lado, los registros del *N. leporinus* y de *C. mexicanus* fueron tomados directamente de sistemas de información de biodiversidad, GBIF (<http://www.gbif.org>) y aVerAves (<http://ebird.org/content/averaves>), sólo en el caso de *N. leporinus* se complementó con registros de literatura publicada (Medellín *et al.*, 1986; Elizalde-Arellano *et al.*, 2004; Vargas-Contreras *et al.*, 2008; Santos-Moreno *et al.*, 2010; Avila-Torresgatón *et al.*, 2012). En todos los casos se eliminaron los registros duplicados encontrados en las distintas fuentes.

Modelos de nicho tradicionales

De forma tradicional, para generar los modelos, se relacionan los atributos ambientales, generalmente climáticos y topográficos, con las localidades de registro (Peterson *et al.*, 2011). Nos permitimos llamarles modelos de nicho tradicionales porque utilizamos las mencionadas variables para modelar:

a) **Variables bioclimáticas.** Utilizamos 19 coberturas bioclimáticas derivadas de temperatura y precipitación (CHELSA 1.2, Karger *et al.*, 2017). Éstas incluyen información mensual para el periodo de 1979 a 2013 con una resolución de $\sim 1\text{km}^2$.

b) **Variables topográficas.** Para complementar la información bioclimática, utilizamos dos variables topográficas, la altitud y el índice topográfico. Ambas coberturas fueron obtenidas del proyecto (Hydro1k, <https://lta.cr.usgs.gov/HYDRO1K>), también con una resolución de $\sim 1\text{km}^2$.

Antes de generar el modelo realizamos todas las buenas prácticas que se recomiendan en el proceso: 1) checamos visualmente las localidades geográficas eliminando todas aquellas que no estuvieran en la zona de la distribución reportada por la literatura; 2) eliminamos los registros duplicados por pixel para evitar el sesgo en los modelos; 3) hicimos evaluaciones ambientales a través de un PCA con los valores ambientales de las localidades de registro inspeccionando los registros alejados de la nube de puntos individualmente; 4) evaluamos las variables ambientales a través del factor de inflación de varianza (VIF) para eliminar las variables colineales. Las variables utilizadas para cada especie se encuentran en la tabla 2; y, finalmente, 5) definimos el área accesible o “M” para cada especie seleccionando las ecorregiones de CONABIO (INEGI *et al.*, 2008) a partir de los registros.

Tabla 2. Variables climáticas utilizadas para generar los modelos de adecuabilidad tradicionales (CHELSA 1.2, Karger *et al.*, 2017).

VARIABLES CLIMÁTICAS	<i>Cinclus mexicanus</i>	<i>Noctilio leporinus</i>	<i>Kinosternon integrum</i>	<i>Hyla eximia</i>
Bio2. Intervalo diurno de temperatura.			X	X
Bio3. Isotermalidad.	X	X	X	X
Bio4. Estacionalidad de la temperatura.				X
Bio5. Temperatura máxima del mes más cálido.		X		
Bio9. Temperatura media del trimestre más seco.	X		X	
Bio12. Precipitación anual.			X	
Bio13. Precipitación del mes más húmedo.	X	X		X
Bio14. Precipitación del mes más seco.	X			
Bio15. Estacionalidad de la precipitación.	X	X	X	X
Bio18. Precipitación del trimestre más cálido	X	X	X	X
Bio19. Precipitación del trimestre más seco.	X	X	X	X
Modelo digital de elevación.	X	X		X
Índice topográfico.	X	X	X	X

Modelo de nicho antropizado

Para generar estos modelos utilizamos las siguientes coberturas que reflejan distintos aspectos de antropización:

a) **Densidad poblacional.** Con base en el sistema de integración territorial (ITER; <http://www.beta.inegi.org.mx/proyectos/ccpv/2010>) del Censo de Población y Vivienda 2010, se calculó la cobertura de densidad poblacional, utilizando una función de densidad kernel (*kernel density*) considerando el valor de población total por cada localidad para lograr la interpolación de datos.

b) **Distancia a caminos.** Consideramos la Red Nacional de Caminos 2014 (INEGI, 2014) para tener una estimación lo más aproximada posible de la red carretera nacional acorde con el periodo de las coberturas climáticas que se utilizaron en el modelo de nicho tradicional. Esta cobertura fue preparada calculando, para cada celda, la distancia euclidiana (en metros) más cercana a una carretera.

c) **Cobertura vegetal.** Representan el porcentaje de bosque que se tiene en 30m², tiene valores entre 0 y 1 (Hansen *et al.*, 2013). Para uniformizar las variables a ~1km² se re-escaló la cobertura utilizando el promedio.

d) **Pérdida de cobertura vegetal.** Esta cobertura tiene valores de 0-15, en los que cada uno de los valores representa un año en el que se ha perdido cobertura vegetal (Hansen *et al.*, 2013). Es decir, si todos los años se pierde cobertura en un sitio, el pixel tendrá valor de 15. Para poder estimar la tasa de cambio, agrupamos los años en 2 periodos, 2000-2005 y 2006-2010, y se calculó la tendencia de cambio con la pendiente entre ambos periodos. Debido a que el cambio sólo permite el cálculo de pérdidas de la cobertura vegetal tomamos el valor absoluto de la pendiente. En este sentido, el valor máximo posible es 1 que representa una pérdida total de la cobertura vegetal y el menor es 0 que representa que no hubo cambios. Si los registros de una especie se asocian a valores de cambio altos, entonces se puede suponer que la especie está aprovechando estas modificaciones hacia la antropización.

e) **Mapa de afectación humana.** Es el resultado de una suma aritmética de 10 elementos que representan impacto humano (uso de suelo y vegetación, población, vías de comunicación, presas y cuerpos de agua artificiales, líneas de transmisión, plantas generadoras de energía eléctrica, aeropuertos, minas, pozos petroleros, distritos de

riego) sobre el territorio mexicano. Tiene valores de 0 a 15, donde 0 representa un impacto humano nulo y 15 un alto impacto.

Para estos modelos no se eliminaron las variables colineales con toda la intención de que éstos fueran sobre-ajustados bajo el supuesto de que la adecuabilidad de los ambientes antropizados se encuentran agrupados, principalmente, en centros urbanos.

Para la creación de los modelos tradicionales y los antropizados se utilizó R 3.4.2 (R Core Team, 2017) a través de la plataforma de BIOMOD2 (Thuiller *et al.*, 2016). En esta plataforma se pueden ensamblar los modelos generados por diferentes algoritmos implementados, en nuestro caso utilizamos ocho algoritmos: red neuronal artificial (Artificial Neural Network, ANN), análisis de árboles de clasificación (Classification Tree Analysis, CTA), análisis flexible de discriminantes (Flexible Discriminant Analysis, FDA), modelos de incremento generalizado (Generalised Boosting Model, GBM), modelos lineares generalizados (Generalised Linear Models, GLM), regresiones múltiples adaptativas (Multiple Adaptive Regression Splines, MARS), máxima entropía (Maximum entropy, MaxEnt) y bosques aleatorios (Random Forest, RF). Para hacer el modelo de consenso se utilizó la opción de la mediana debido a que este tipo de ensamble es poco sensible a los valores extremos (Thuiller *et al.*, 2016).

Adecuabilidad en ambientes antropizados

Para obtener el modelo se combinaron el modelo tradicional y el de nicho antropizado con base en los rasgos funcionales de cada especie y a la tolerancia a la perturbación. Utilizamos la estimación del nivel de tolerancia para determinar la adecuabilidad en ambientes antropizados a través de la combinación de los modelos. Esta combinación se da bajo los supuestos de tolerancia a la perturbación de la siguiente forma: tolerancia alta, la adecuabilidad de los modelos (ambientales y antropizados) se suman; tolerancia media, la adecuabilidad de los modelos se promedian y tolerancia baja, en este caso la adecuabilidad los modelos se resta (ambiental menos antropizado).

Resultados

Obtuvimos un total de 739 registros de presencia para las cuatro especies de vertebrados; sin embargo, al descartar los registros duplicados y eliminar los registros duplicados por pixel únicamente utilizamos 223 registros (*H. eximia*, 452 registros

totales con 107 registros depurados por localidad, *K. integrum* 82 registros totales con 33 registros depurados, de *N. leporinus* 38 con 22 registros depurados y de *C. mexicanus* 67 con 61 registros depurados.

Se obtuvieron modelos de distribución con desempeño bueno o malo para cada algoritmo desde el punto de vista tradicional, a diferencia de los modelos únicos de variables antropizadas los cuales tuvieron un bajo desempeño. Sin embargo, el desempeño de ensambles de modelos, en ambos casos, siempre fue mejor con las medidas de evaluación utilizadas (ROC, TSS y Kappa). Aquí presentamos únicamente los valores de la ROC debido a que es la medida de evaluación más utilizada en este tipo de modelos para predecir áreas de distribución (tabla 3). Los modelos consenso de las especies mostraron valores diferenciales de adecuabilidad con los dos juegos de variables y su combinación final aplicada para cada especie (figura 1).

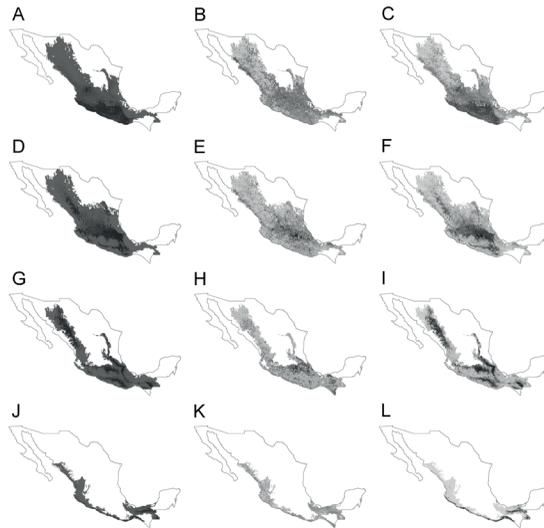


Figura 1. Gradientes de adecuabilidad generados con variables climáticas y topográficas (vct), variables antropizadas (va), y la combinación de ambos a partir de los rasgos funcionales. *Kinosternon integrum* A, B, y C respectivamente, éste último generado con la suma de los modelos. *Hyla eximia* D, E, y F respectivamente, éste último generado con el promedio de los modelos. *Cinclus mexicanus* G, H, y I respectivamente, éste último generado con el promedio de los modelos ponderando el vct. *Noctilio leporinus* J, K, y L respectivamente, éste último generado con la resta de los modelos vct-va . Entre más oscuro el color mejor es la adecuabilidad.

Tabla 3. Resultados de los modelos individuales utilizados para estimar la adecuabilidad de especies en ambientes antropizados.

Variables climáticas	<i>Cinclus mexicanus</i>	<i>Hyla eximia</i>	<i>Kinosternon integrum</i>	<i>Noctilio leporinus</i>
GLM	0.939	0.934	0.912	0.981
GBM	0.952	0.946	0.910	0.997
CTA	0.867	0.885	0.731	0.942
ANN	0.889	0.847	0.910	0.977
FDA	0.922	0.923	0.926	0.999
MARS	0.943	0.929	0.866	0.974
RF	0.967	0.948	0.822	0.992
MaxEnt	0.960	0.874	0.938	0.857
ROC consenso	0.987	0.979	0.968	0.999
Variables antropizadas				
GLM	0.780	0.833	0.660	0.793
GBM	0.854	0.823	0.590	0.794
CTA	0.766	0.719	0.422	0.707
ANN	0.798	0.769	0.629	0.722
FDA	0.803	0.841	0.808	0.351
MARS	0.863	0.824	0.650	0.729
RF	0.837	0.793	0.528	0.753
MaxEnt	0.830	0.846	0.699	0.847
ROC consenso	0.916	0.911	0.903	0.908

Discusión

Los modelos de distribución de especies han sido una herramienta ampliamente utilizada para entender la realidad de las áreas de distribución, al grado de que recientemente se han implementado modelos mecanicistas que tratan de incluir características fisiológicas y biofísicas de las especies. Sin embargo, involucrar el gradiente de antropización en los modelos no ha sido abordado de forma amplia. Lo que se ha hecho de manera tradicional es descartar las áreas antropizadas como no viables (*e.g.* Peterson *et al.*, 2006, Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2009), bajo el supuesto de intolerancia a estos tipos de ambientes, eliminando la posibilidad de plasticidad, adaptación y/o tolerancia que pueden presentar las especies a los ambientes antropizados, tema que ha sido abordado solo de manera somera (Sierra-Morales *et al.*, 2016).

La combinación de los modelos climático-antropizados representa la simplificación de una realidad que puede llegar a ser más compleja y que, en algunos casos, ha sido abordada sólo utilizando coberturas impacto humano como una variable más en los modelos, sin prestar atención a la posible respuesta de las especies (Tytar *et al.*, 2015). Aunque la combinación de los modelos no permite representar modificaciones diferenciales a nivel geográfico, en lugares donde los modelos antropizados representan una ventaja para las especies y, al mismo tiempo, un detrimento en otras, la identificación de características funcionales es un componente importante en la determinación de su posible adaptación a los cambios antropogénicos. Un posible ejemplo es el de la cotorra argentina (*Myiopsitta monachus*) que se encuentran en el “Central Park” de Nueva York, donde las condiciones microclimáticas y de cobertura vegetal de la ciudad le permiten sobrevivir, aunque este fenómeno no necesariamente se da en otros centros urbanos. Por otro lado, la simplificación de la realidad es la naturaleza misma de todo modelo matemático por lo que es necesario ponerlo a prueba. A pesar de lo anterior creemos que este tipo de aproximaciones nos pueden dar una idea acerca de cómo se representan las condiciones propicias para la especie en gradientes antropizados a diferencia de lo que se ha hecho en otras aproximaciones. Queremos enfatizar que la propuesta metodológica que aquí presentamos debe probarse en campo con la finalidad de conocer la precisión de los modelos de distribución generados.

Literatura citada

- Agnoletti, M., ed. (2006). *The conservation of cultural landscapes*. CABI. Cambridge, USA.
- Aurousseau, M. (1921). The distribution of population: a constructive problem. *Geographical Review*, 11, 563-592.
- Avila-Torresgatón, L. G., Hidalgo-Mihart, M. y Guerrero, J. A. (2012). La importancia de Palenque, Chiapas, para la conservación de los murciélagos de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 184-193.
- Dornelas, M. (2010). Disturbance and change in biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 365, 3719-3727.
- Elith, J., Kearney, M. y Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 330-342.
- Elizalde-Arellano, C., Uría-Galicia, E. y López-Vidal, J. C. (2004). Morfología lingual del murciélago piscívoro *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 20, 69-78.
- Goddard, M. A., Dougill, A. J. y Benton, T. G. (2010). Scaling up from gardens: biodiversity conservation in urban environments. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 90-98.
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., Agrosa, C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., Fox, H. E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H. S., Madin, E. M. P., Perry, M. T., Selig, E. R., Spalding, M., Steneck, R. y Watson, R. (2008). A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science*, 319, 948-952.
- Haemig, P. D. (2010). Ecology and Ethnobiology of the Slender-billed Grackle *Quiscalus palustris*. *Journal of Ornithology*, 151, 391-399.
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V., Goetz, S. J., Loveland, T. R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C. O. y Townshend, J. R. G. (2013). High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, 342, 850-853.
- INEGI (2014). *Red Nacional de Caminos (RNC) 2014*. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. Shapefile.

- INEGI, CONABIO, INE (2008). *Ecorregiones Terrestres de México. Escala 1:1000000*. México.
- Karger, D. N., Conrad, O., Böhrer, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P. y Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4, 170-122.
- Medellín, R. A., Urbano-Vidales, G., Sánchez-Herrera, O., Téllez-Girón, G. y A. W. H. (1986). Notas sobre murciélagos del este de Chiapas. *The Southwestern Naturalist* 31, 532-535.
- Newbold, T., Hill, L. N., Hudson, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I. et al. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520, 45-50.
- Ochoa-Ochoa, L. M., Mejía-Domínguez, N. R. y Bezaury-Creel, J. (2017). Priorización para la Conservación de los Bosques de Niebla en México. *Revista Ecosistemas*, 26, 27-37.
- Peterson, A. T., Sánchez-Cordero, V., Martínez-Meyer, E. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2006). Tracking population extirpations via melding ecological niche modeling with land-cover information. *Ecological Modelling*, 195, 229-236.
- Peterson, A. T., Soberón, J., R. Pearson, G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. y Araujo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press. Princeton, USA.
- Pla, L., Casanoves, F. y Rienzo, J. Di (2012). *Quantifying functional biodiversity*, Springer.
- R. Core Team (2017). R. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ríos-Muñoz, C. A. y Navarro-Sigüenza, A. G. (2009). Efectos del cambio de uso de suelo en la disponibilidad hipotética de hábitat para los psitácidos de México. *Ornitología Neotropical*, 20, 491-509.
- Saldaña-Vázquez, R. A., Sosa, V. J., Hernández-Montero, J. R. y López-Barrera, F. (2010). Abundance responses of frugivorous bats (Stenodermatinae) to coffee cultivation and selective logging practices in mountainous central Veracruz, Mexico. *Biodiversity Conservation*, 19, 2111-2124.
- Sanderson, E. W., Jaiteh, M., Levy, M. A., Redford, K. H., Wannebo, A. V. y Woolmer, G. (2002). The Human Footprint and the Last of the Wild. *BioScience*, 52, 891-904.

- Santos-Moreno, A., Ruiz Velásquez, E. y Sánchez Martínez, A. (2010). Efecto de la intensidad de la luz lunar y de la velocidad del viento en la actividad de murciélagos filostómidos de Mena Nizanda, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 839-845.
- Sierra-Morales, P., Almazán-Núñez, R. C., Beltrán-Sánchez, E., Ríos-Muñoz, C. A. y Arizmendi, M. C. (2016). Distribución geográfica y hábitat de la familia Trochilidae (Aves) en el estado de Guerrero, México. *Revista de Biología Tropical*, 64, 363-376.
- Thuiller, W., Georges, D., Engler, R., Breiner, F., Georges, M. D. y Thuiller, C. W. (2016). *Package 'biomod2'. R package version 3*, 3-7.
- Tytar, V., Mezhzherin, S. y Sobolenko, L. (2015). Using ecological niche modeling for biodiversity conservation guidance in the Western Podillya (Ukraine): Amphibians. *Vestnik Zoologii*, 49, 135-144.
- Urbina-Cardona, J. N., Olivares-Pérez, M. y Reynoso, V. H. (2006). Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 132, 61-75.
- Uribe, J. y I. Castro-Arellano (2014). *Noctilio leporinus* (Linnaeus, 1758). Geater bulldog bat. En Ceballos, G. (Ed.), *Mammals of Mexico*. (pp. 752-754). Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Vargas-Contreras, J. A., Escalona-Segura, G. Cú-Vizcarra, Arroyo-Cabrales, J. D. J. y Medellín, R. A. (2008). Estructura y diversidad de los ensambles de murciélagos en el centro y sur de Campeche, México. En Lorenzo, C., E. Espinoza y J. Ortega (Eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México II* (pp. 551-577). México: Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C.
- Whittaker, R. J., Araújo, M. B., Jepson, P., Ladle, R. J., Watson, J. E., & Willis, K. J. (2005). Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11(1), 3-23.
- Wilson, M. F. y Kingery, H. E. (2011). American Dipper (*Cinclus mexicanus*), version 2.0. En Poole, A. F. (Ed.) *The Birds of North America*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, USA.



