

Caracterización del nicho espacial y la distribución potencial de especies en una región.

Análisis Factorial de Nicho y mapas de adecuación de hábitat mediante BioMapper

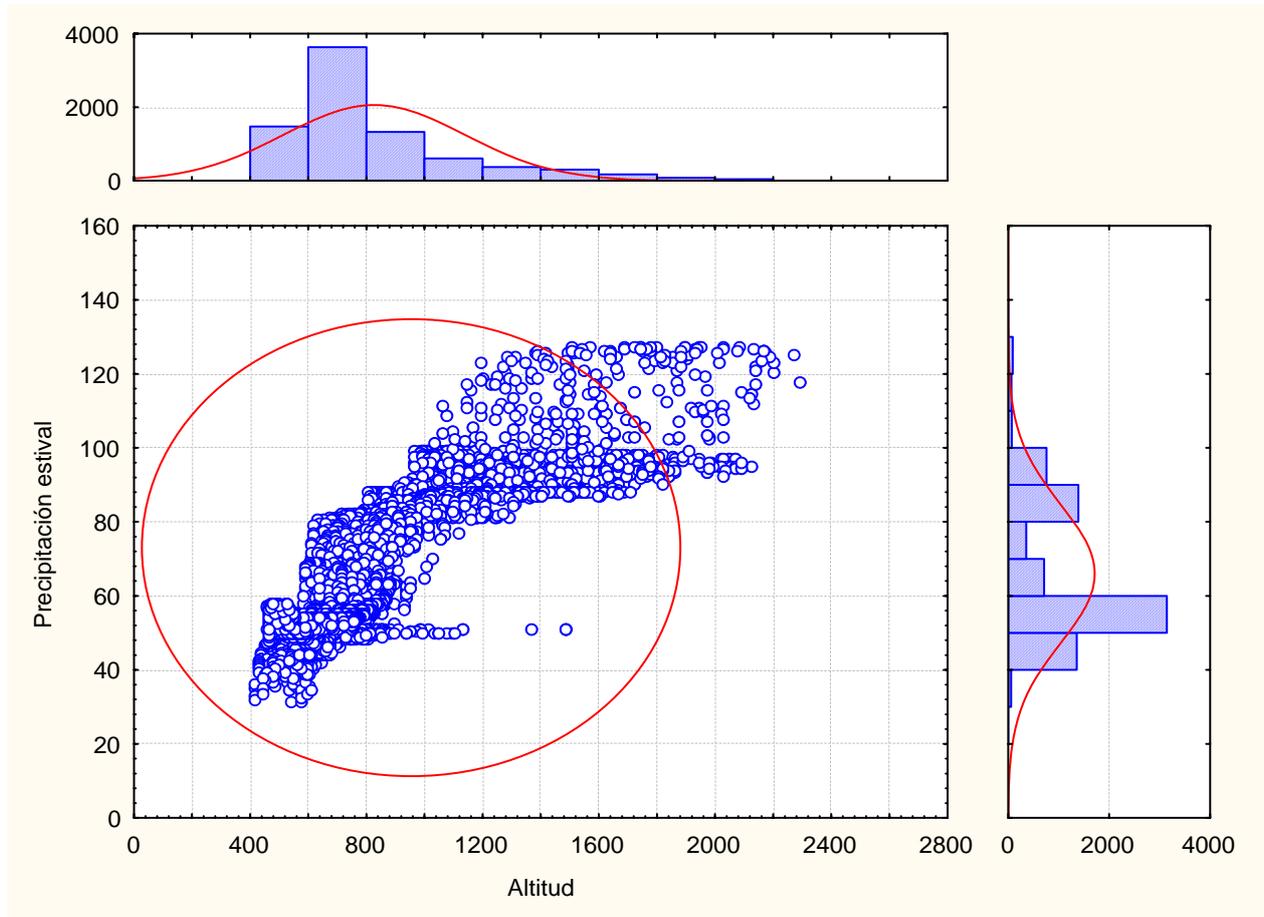
Uno de los grandes problemas relativos al estudio y la conservación tanto de la biodiversidad en general, como de cada una de las especies que dan lugar a ella en particular, es la escasez de datos acerca de su distribución. La modelización predictiva es una respuesta cada vez más real a esta ausencia de datos, y se ha empleado con asiduidad en diferentes escalas, especies, grupos taxonómicos, índices de biodiversidad, etc. (ver Guisan y Zimmermann 2000, Lobo 2000, Hortal y Lobo 2002, Lobo y Hortal 2003). A pesar del avanzado desarrollo de las metodologías de predicción, el punto flaco de estos análisis es la fiabilidad de la información utilizada: sigue siendo necesaria una buena información de partida, que muchas veces no está disponible. Cuando el objetivo es estudiar la distribución espacial de una especie, y sus condicionantes ambientales en una región determinada, es posible compilar toda la información existente en colecciones o herbarios. Esta estrategia a menudo permite contar con una gran cantidad de información útil sobre los lugares en los que está presente. Sin embargo, no nos permite caracterizar las localidades en los que no habita dicha especie, con el consiguiente perjuicio en el análisis de los factores limitantes en su distribución. Una opción a medio plazo es realizar muestreos en diversas localizaciones distribuidas a lo largo de la variabilidad ambiental y espacial de la región, para obtener datos seguros tanto de su presencia, como de su ausencia. Esta alternativa puede ser muy productiva a largo plazo, ya que nos va a permitir obtener un conocimiento más completo de la distribución de la especie.

Sin embargo, en la actualidad es posible realizar un estudio del nicho espacial de la especie mediante un Análisis Factorial del Nicho Ecológico (*ENFA*; *Ecological Niche Factor Analysis*). Este análisis, implementado en BioMapper, una herramienta SIG que utiliza el entorno IDRISI (Hirzel et al. 2001, 2004; ver <http://www2.unil.ch/biomapper/>), permite realizar estimas del nicho observado (*realized niche*) de la especie, y, con ello, de su distribución potencial en la región. La facilidad y rapidez de su ejecución, unido a la fiabilidad y utilidad de sus resultados, así como a la sencillez de su marco teórico de partida, convierten a este programa en una herramienta muy útil para diversos ejercicios de estudio y planificación de la conservación de la biodiversidad.

Fundamentos Teóricos. Análisis Factorial de Nicho (ENFA)

Si tomamos como punto de partida una descripción del medio formada por diversas variables ambientales, el nicho ecológico observado de una especie puede considerarse como la distribución de dicha especie en cada una de dichas variables (a veces llamadas coberturas ambientales). Si i) representamos la localización espacial de los rangos de distribución de la especie en cada una de estas variables (normalmente denominados *environmental envelopes*), a partir de los valores ambientales en los mapas de la región estudiada, y ii) suponemos estas coberturas, obtendremos una representación de los lugares que cumplen las condiciones para la pervivencia de la especie en las variables estudiadas (ver Carpenter et al. 1993). Una aproximación teóricamente más elaborada es obtener la distribución teórica de la adecuación del hábitat a la especie a lo largo de cada variable. Según la teoría ecológica convencional, la respuesta de las especies frente a un gradiente ambiental determinado, o nicho efectivo (*realised niche*) sigue una distribución unimodal, en la que los valores de adecuación disminuyen a partir de un valor óptimo (ver por ejemplo Begon et al. 1990 o Krebs 1994). Aunque esta asunción no tiene por qué ser correcta, ya que muchos factores pueden estar afectando esta respuesta (ver Austin et al. 1990, o Austin 1999, 2002), esta asunción se ha utilizado tradicionalmente para identificar el nicho de la especie. La unión de las adecuaciones en cada dimensión ambiental (gradiente o variable) da lugar al hipervolumen que caracteriza su nicho ecológico y, con ello, su

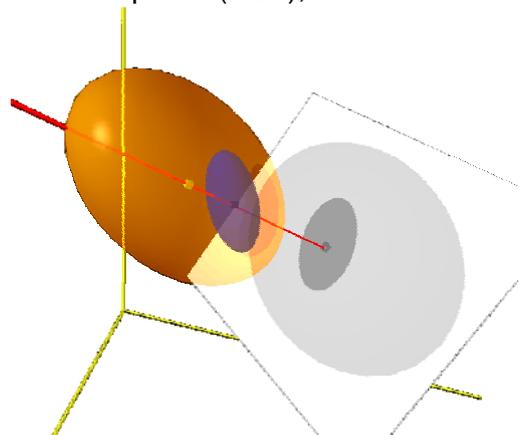
distribución potencial. Por lo tanto, si se utiliza este grado de adecuación en la superposición, en lugar de la variable booleana (1/0) obtenida a partir del rango, obtendremos un mapa de la adecuación del hábitat para la especie en la región.



Distribución de presencias de una especie hipotética en dos gradientes (variables) ambientales. El área marcada por líneas corresponde a su nicho potencial en ellas.

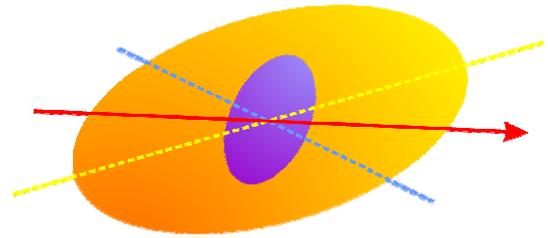
Sin embargo, cuando trabajamos con datos de presencia, este tipo de análisis sólo nos permite explorar la parte del espectro ambiental ocupada por la especie, por lo que los resultados obtenidos no permiten incluir el rango de condiciones en las que las variables ambientales actúan como limitantes. ENFA permite realizar esto, mediante un análisis de las diferencias entre el espectro ambiental de las áreas con presencia constatada, y el de toda la región (Hirzel 2001, Hirzel et al. 2001, 2002, 2004). ENFA está diseñado para obtener los factores (ejes de variación) que explican la mayor parte de la distribución ecológica de la especie. De manera similar al Análisis de Componentes Principales (ACP), los factores extraídos son ortogonales (no correlacionados). Sin embargo, en este caso tienen significación biológica:

- El primer eje, o factor de marginalidad (*marginality factor*), describe lo alejado que está el óptimo de la especie de la media del hábitat de la región. Se computa como la recta que une los centroides (puntos definidos por los valores medios de todas las dimensiones ambientales) de la distribución i) en toda la región, y ii) en los lugares con presencia constatada.



Por cortesía de A. Hirzel. Ver <http://www2.unil.ch/biomapper/>

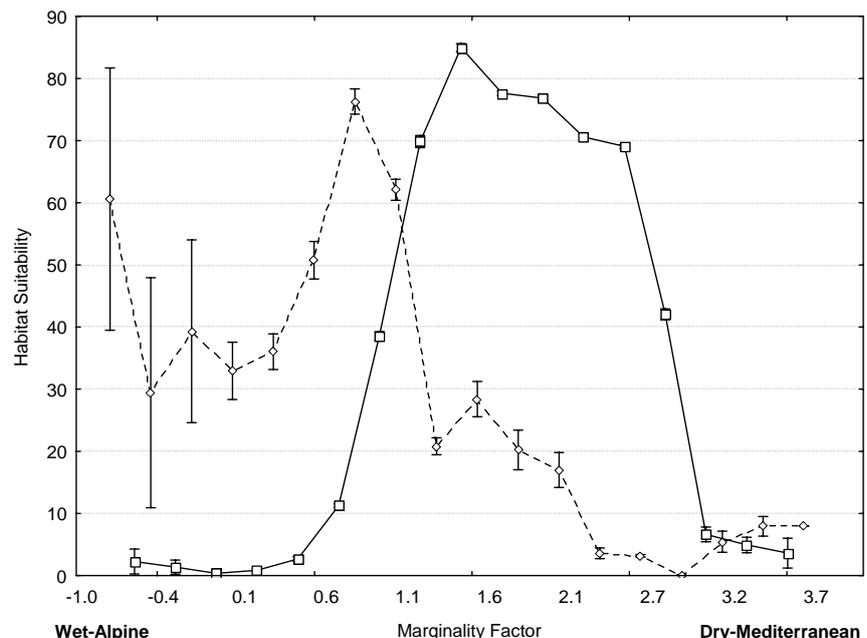
- El resto de los ejes se denominan factores de tolerancia (*tolerance factors*), y describen lo especializada que está la especie con respecto a los rangos de variación ambiental presentes en el área estudiada. Al igual que en un ACP, se calculan ortogonalmente al factor de marginalidad, como la dirección que maximiza la tasa de varianza del espectro ambiental regional con respecto al de la distribución de la especie. Este procedimiento se repite hasta que toda la variabilidad presente en el espectro ambiental de la región ha sido recogida por los ejes, dando lugar a una serie de factores en orden decreciente de explicación.



Por cortesía de A. Hirzel. Ver <http://www2.unil.ch/biomapper/>

Al final, mucha de esta variabilidad suele ser explicada por unos pocos de los primeros factores, por lo que sólo se escoge un número reducido de ellos para intervenir en los análisis de adecuación del hábitat. En estos análisis, se superponen los mapas con la distribución espacial de estos factores relevantes, para dar lugar a una cobertura que describe el grado de adecuación para la especie estudiada del hábitat de cada localidad. Una vez realizado el mapa, es necesario someterlo a un proceso de validación, así como determinar a partir de qué grado de adecuación aparecen poblaciones de la especie. En el primer caso, BioMapper utiliza una validación iterativa, de tipo Jackknife (ver Legendre y Legendre 1998), en el que se comparan los valores de adecuación obtenidos con una menor proporción de datos para determinar el margen de error del mapa de adecuación. Para determinar a partir de qué valores de adecuación empieza a ser posible la existencia de la especie, en el segundo caso, se utiliza el método de frecuencias ajustadas al área descrito por Boyce et al. (2002), identificándose unas pocas categorías de adecuación que describen dónde podemos encontrar a la especie, y dónde no.

BioMapper utiliza capas ráster cuantitativas de variables medioambientales en formato IDRISI, así como datos de presencia de una especie recogidos en un mapa booleano, para realizar un análisis ENFA y determinar la distribución potencial de la especie. Los mapas resultantes se pueden utilizar en IDRISI, y/o exportar a paquetes estadísticos u hojas de cálculo, para realizar análisis complementarios. Por ejemplo, para determinar la efectividad de los espacios naturales protegidos en proteger el hábitat adecuado para una especie, identificar la respuesta ambiental de especies cercanas en simpatria ante un gradiente ambiental determinado (R. M. Chefaoui, J. Hortal y J. M. Lobo, datos no publicados), o seleccionar las áreas potencialmente sensibles al ataque de un determinado patógeno o especie invasora.



Distribución de la adecuación del hábitat en el eje de especialización (correlación del 99%) de dos escarabajos (*Coprion hispanus*, línea continua, y *C. lunaris*, línea discontinua) en Madrid (R. M. Chefaoui, J. Hortal y J. M. Lobo, datos no publicados).

Referencias

- Austin, M. P. 1999. A silent clash of paradigms: some inconsistencies in community ecology. - *Oikos* 86: 170-178.
- 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., Nicholls, A. O. y Margules, C. R. 1990. Measurement of the realized qualitative niche: environmental niches of five *Eucalyptus* species. - *Ecological Monographs* 60: 161-177.
- Begon, M., Harper, J. L. y Townsend, C. R. 1990. *Ecology, Individuals, Populations and Communities*, 2nd Ed. Blackwell Scientific Publications, Boston, 945 pp.
- Boyce, M. S., Vernier, P. R., Nielsen, S. E. y Schmiegelow, F. K. A. 2002. Evaluating resource selection functions. - *Ecological Modelling* 157: 281-300.
- Carpenter, G., Gillison, A. N. y Winter, J. 1993. DOMAIN: A flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. - *Biodiversity and Conservation* 2: 667-680.
- Guisan, A. y Zimmermann, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. - *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Hirzel, A. H. 2001. When GIS come to life. Linking landscape- and population ecology for large population management modelling: the case of Ibex (*Capra ibex*) in Switzerland. Institute of Ecology, Laboratory for Conservation Biology. - University of Lausanne, p. 106. Disponible en
- Hirzel, A., Helfer, V. y Métral, F. 2001. Assessing habitat-suitability models with a virtual species. - *Ecological Modelling* 145: 111-121.
- Hirzel, A. H., Hausser, J. y Perrin, N. 2004. Biomapper 3.0. - Laboratory for Conservation Biology, University of Lausanne.
- Hirzel, A. H., Hausser, J., Chessel, D. y Perrin, N. 2002. Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat- suitability maps without absence data? - *Ecology* 83: 2027-2036.
- Hortal, J. y Lobo, J. M. 2002. Una metodología para predecir la distribución espacial de la diversidad biológica. - *Ecología (n.s.)* 16: 151-178 + 14 figures.
- Krebs, C. J. 1994. *Ecology: The Experimental Analysis of the Distribution of Distribution and Abundance*, 4th ed. Harper & Row, Nueva York.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. - Elsevier.
- Lobo, J. M. 2000. ¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basándonos en variables ambientales? - In: Martín-Piera, F., Morrone, J. J. y Melic, A. (eds.), *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES 2000*. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), pp. 55-68.
- Lobo, J. M. y Hortal, J. 2003. Modelos predictivos: Un atajo para describir la distribución de la diversidad biológica. - *Ecosistemas* 2003/1.

Análisis Factorial de Nicho y mapas de adecuación de hábitat mediante BioMapper

Material:

Archivos XYZ extraídos de SCAMAD 2.1 (J. Hortal, datos no publicados) con las presencias registradas en Madrid y alrededores de 6 especies de escarabeidos coprófagos: *Onthophagus (Palaeonthophagus) latigena*, *O. (P.) merdarius*, *O. (P.) opacicollis*, *O. (P.) similis*, *O. (P.) stylocerus* y *O. (P.) vacca*.

Mapas ambientales procedentes de CM-SIG, una base de datos ambiental del centro peninsular (J. Hortal, datos no publicados):

Mapa temático	Formato (rst/vec)	Tipo (C,O,Q)	Resolución original	Unidades	Fuente
Límites Administrativos					
limite_madrid_cm-sig	V	Q	1:200.000		Servicio Cartográfico de la Comunidad de Madrid 1996
Geomorfología					
mdt_cm-sig	R	C	1 km ²	m	Clark Labs 2000
pendientes_cm-sig	R	C	1 km ²	°	mdt_cm-sig
Clima					
precipitaciones_medias_cm-sig	R	C		mm	MAPA 1986. Elab. propia
precipitaciones_estivales_cm-sig	R	C		mm	MAPA 1986. Elab. Propia
temperaturas_medias_cm-sig	R	C		° C	MAPA 1986. Elab. Propia
temperaturas_mínimas_cm-sig	R	C		° C	MAPA 1986. Elab. Propia
temperaturas_máximas_cm-sig	R	C		° C	MAPA 1986. Elab. Propia
rango_de_temperaturas_cm-sig	R	C		° C	MAPA 1986. Elab. Propia
Sustrato					
tipos_suelo_fao_cm-sig	R	Q	1:5.000.000		FAO 1988
Usos y cobertura del suelo					
usos_suelo_corine99_cm-sig	R	Q	250 m ²		EEA 2000
Cabaña ganadera					
densidad_bovino_cm-sig	R	C		cabezas/km ²	Anónimo 1998. Elab. Propia
densidad_ovino_cm-sig	R	C		cabezas/km ²	Anónimo 1998. Elab. Propia
densidad_caprino_cm-sig	R	C		cabezas/km ²	Anónimo 1998. Elab. Propia
densidad_equino_cm-sig	R	C		cabezas/km ²	Anónimo 1998. Elab. Propia

El objetivo de esta práctica es identificar los nichos potenciales de cada una de estas especies en el área estudiada, mediante ENFA, así como realizar y validar sus mapas de adecuación de hábitat correspondientes. Para ello vamos a utilizar Biomapper 3 (Hirzel et al. 2001, 2004; disponible en <http://www2.unil.ch/biomapper/>). Vamos a utilizar *O. (P.) latigena* como ejemplo.

Tratamiento de los mapas

En primer lugar hay que seleccionar los mapas de las variables que creemos que pueden influir en la distribución de *O. (P.) latigena*. Vamos a utilizar como descriptores del nicho las variables pertenecientes a las categorías de geomorfología, clima, sustrato y usos y cobertura del suelo (ver Tabla). BioMapper sólo puede realizar ENFA a partir de mapas cuantitativos, por lo que es necesario realizar diversas operaciones para adaptar la información procedente de los diferentes mapas a este requisito.

- ❖ La mayoría de estos mapas (los comprendidos en geomorfología y clima), son ya cuantitativos, por lo que, de momento, no vamos a realizar ninguna operación sobre ello.
- ❖ Los mapas de suelos, y de usos del suelo, en cambio, son cualitativos, por lo que es necesario convertirlos en mapas cuantitativos.

- En el caso del mapa de suelos de la FAO, es posible identificar un gradiente que va desde los suelos más xéricos, duros y ricos en bases disueltas, hasta los más húmedos y ácidos. Por ello, vamos a crear una variable semicuantitativa, u ordinal, en la que se ordena a los suelos según su grado de estrés hídrico y riqueza en bases (ver tabla).

Tipo de suelo	Cod	Ncod
Ciudad	1	0
Arenosoles cámbicos	2	11
Cambisoles calcáricos	3	6
Cambisoles dístricos	4	13
Cambisoles éutricos	5	7
Cambisoles gleicos	6	12
Cambisoles húmicos	7	14
Fluvisoles éutricos	8	10
Leptosoles dístricos	9	3
Luvisoles cálcicos	10	4
Luvisoles crómicos	11	5
Luvisoles vérticos	12	8
Planosoles dístricos	13	9
Solonchaks gleicos	14	1
Vertisoles crómicos	15	2

- La influencia principal de la estructura del hábitat sobre los escarabeidos coprófagos ibéricos y paleárticos se debe a la distinción entre biomas cerrados (bosques), y abiertos y semiabiertos (matorrales o pastos), con muchos elementos adaptados al segundo de los ambientes, y una práctica ausencia de fauna exclusiva de ambientes forestales. La mayor parte de los escarabeidos son capaces de volar distancias de uno o varios kilómetros en un solo día, por lo que se puede encontrar a especies procedentes de biomas cerrados en áreas abiertas, y viceversa. Para tener en cuenta esta vagilidad, vamos a crear dos mapas de distancia a los biomas abiertos, y a los biomas cerrados, a partir del mapa de usos del suelo obtenido de CORINE 2000 (ver Tabla).

Uso del suelo	Cod
<u>Biomas abiertos</u>	
Non-Irrigated Arable Land	11
Permanently Irrigated Arable Land	12
Vineyards	13
Fruit Trees and Berry Plantations	14
Olive Growes	15
Pastures	16
Annual Crops associated with Permanent Crop	17
Complex Cultivation Patterns	18
Land principally occupied by Agriculture	19
Natural Grassland	24
Moors and Heathland	25
Sclerophyllous Vegetation	26
Sparsely Vegetated Areas	30
<u>Biomas cerrados</u>	
Agro-Forestry Areas	20
Broad-Leaved Forest	21
Coniferous Forest	22
Mixed Forest	23
Transitional Woodland-Shrub	27

- ❖ Tras prepararlos, incluimos estos mapas en BioMapper, como variables ecogeográficas (EGV) [Files/Ecogeographic maps/Add maps], y los normalizamos mediante una transformación box-cox [Maps/Formatting/Transformation].
- ❖ Los verificamos para determinar su consistencia y utilidad, es decir, si existen discrepancias entre ellos (píxeles sin información para algunas variables), y si alguno de ellos no es cuantitativo. [File/Ecogeographic maps/Verify maps]. En el primer caso, es necesario identificar estos lugares y definir, mediante una máscara, el área completa para la que tenemos información, antes de comenzar de nuevo el análisis. En el segundo, las variables cualitativas o booleanas se descartan.
- ❖ En este momento, añadimos una capa booleano con la distribución observada de la especie estudiada, en este caso *O. latigena*. [Files/Work maps/Add map], y lo marcamos como 'mapa de la especie' (*Species map*) [botón derecho, Mark as species map]. Para obtener el mapa booleano es necesario importar el archivo con la localización de los lugares con presencia de la especie (O_latigena.xyz).

Análisis Factorial del Nicho Ecológico (ENFA)

Durante este apartado, se identifican los factores de marginalidad y especialización.

- ❖ En primer lugar, se calcula la matriz de covarianzas [Multivariate analyses/Matrix/Covariance matrix], a partir de la que se van a computar los ejes durante el ENFA.
- ❖ Después, se lleva a cabo el Análisis Factorial de Nicho Ecológico [Multivariate analyses /Factors/ENFA]. Los resultados de este análisis (es decir, los eigenvectores) se guardan automáticamente en el proyecto.
- ❖ Se comprueban los eigenvalues. Si alguno de ellos es menor de cero, suele ser debido a que existe una elevada correlación entre dos de las variables ecogeográficas utilizadas, y es necesario descartar una de ellas. En este caso, se examinan las correlaciones entre las variables [View/Correlation tree], y se elimina una del par más redundante. Este proceso se repite hasta obtener eigenvalues siempre superiores o iguales a 0 del ENFA.

- ❖ Se examinan los resultados de este análisis, exportando las tablas a excel. Es necesario poner atención en los valores de marginalidad y especiación, así como en las diferencias entre la especie y el total de la región, tanto en la distribución, como en las medias en las diferentes variables ambientales.

Cálculo de la adecuación del hábitat

Durante esta fase se escogen los factores más relevantes, para utilizarlos en el cálculo del mapa de adecuación del hábitat (*Habitat Suitability Map*; HSM).

- ❖ Abrimos el diálogo de cálculo del mapa de adecuación [Habitat suitability/Habitat Suitability map]. En un primer paso se escogen los factores cuyos mapas vamos a incluir en el análisis, a partir de su variabilidad explicada y/o la distribución de los eigenvalues, utilizando un método de broken-stick. Tras ello, se computan los mapas escogidos, que quedan almacenados en el directorio de trabajo.
- ❖ En el paso siguiente, se ofrece la posibilidad de modificar los pesos otorgados a cada factor. En su situación normal, cada factor recibe el peso correspondiente a su eigenvalue, por lo que, a no ser que se cuente con una hipótesis de trabajo bien determinada, sus valores no se deben modificar. Posteriormente, se escoge el algoritmo a utilizar. Como recomiendan Hirzel et al. (2002), escogemos el de medianas (*medians*).
- ❖ Tras ejecutar el programa, obtenemos el mapa de adecuación (HSM-latigena.rst). Observa el mapa obtenido. ¿Se corresponde con la distribución que podríamos esperar de *Onthophagus latigena*? Este escarabeido es un componente importante de los ensamblajes de los ambientes semiáridos de la península, y aparece asociado a las heces de conejo, extremadamente secas (Verdú y Galante 2004).
- ❖ Observa también la distribución del factor de marginalidad, y de los factores de especialización, tanto en Madrid, como con respecto a las variables ambientales. Es posible visualizar el nicho en dos dimensiones [Habitat Suitability/Niche 2D visualisation].

Evaluación y preparación del mapa

En este último paso, se estudia la fiabilidad del mapa, y se identifican los valores de adecuación límites a los que se encuentra la especie. Existen dos maneras de realizar esta evaluación. En ambas, se evalúa la fiabilidad del mapa mediante una serie de particiones de los datos iniciales, a partir de las que se recalcula un mapa de adecuación para cada una, y se estudia la variabilidad de estos mapas para determinar el poder predictivo del mapa de adecuación general.

- ❖ En la primera, la validación cruzada con frecuencias ajustadas al área [Habitat suitability/Area-adjusted frequency cross-validation], se utiliza el método descrito por Boyce et al (2002), en el que se divide cada uno de esos mapas en una serie de porciones que contienen proporciones similares de área y puntos de validación, y se compara la distribución de los valores entre estas porciones. Echando un vistazo a la forma de esta distribución, es posible definir el valor de corte para distinguir los hábitats adecuados de los no adecuados para la especie, o identificar puntos extraños que pueden ser posibles *outliers*.
- ❖ En la segunda, más clásica, se utilizan estos mapas para calcular valores medios, su desviación típica, sus límites de confianza, etc., determinando así su nivel de acierto [Habitat suitability/(Old-Style evaluation)].

La fiabilidad de las estimas de adecuación así obtenidas depende tanto de la calidad de la información ambiental, como de la elección de los mapas incluidos en el análisis. Realiza un análisis utilizando tan sólo los valores de las variables de densidad ganadera. ¿Es igual de fiable el mapa? ¿Se parece la distribución obtenida? Ten en cuenta que no utilizamos ninguna variable de densidad de conejos, especie a la que se encuentra asociada *O. latigena*, y que las variables empleadas no tienen por qué ser los factores causantes de la adecuación del hábitat para la especie, sino estar espacialmente autocorrelacionadas con ella.

Realiza el proceso completo de análisis con el resto de las especies, y discute sus resultados. *O. merdarius* es una especie con requerimientos ambientales xeromediterráneos similares a los de *O. latigena*, aunque está menos relacionada con el conejo. *O. stylocerus*, por el contrario, es una especie típica de los ambientes de montaña del cuadrante noroccidental de la Península Ibérica. Finalmente, *O. opacicollis*, *O. similis* y *O. vacca* son tres especies de amplia distribución y valencia ecológica, aunque la primera tiende a ser más abundante en altitudes medias-altas, y la segunda en altitudes medias-bajas.