

Aplicación del modelamiento de distribución de *Bradypus variegatus*, para la conservación del nicho ecológico

Danilo J. Yáñez-Cajo.^{1,2}, María E. Vaca B.³ & Deyanira Lobo L.⁴

¹Escuela Politécnica Nacional, Grupo de Ecología. E-mail: danoyanez@gmail.com

² Escuela Politécnica Nacional, Escuela de Formación de Tecnólogos - ESFOT.

³Agencia de Regulación y Control del Agua - ARCA.

⁴SENESCYT Proyecto Prometeo; Universidad Central de Venezuela, Facultad de Agronomía

RESUMEN

En la gestión de territorio, los modelamientos de distribución de especies interpretados y aplicados de una manera correcta pueden ser útiles como una herramienta para la gestión de la biodiversidad. Se realizaron modelos ecológicos de *Bradypus variegatus* con el fin de determinar las áreas potenciales su distribución. Se aplicaron cuatro algoritmos para el modelamiento ecológico: Máxima Entropía, regresión logística, distancias de Gower y Bioclimático, los cuales establecieron sus respectivas áreas de distribución; estos algoritmos fueron sometidos a una evaluación mediante la prueba estadística AUC la cual estableció a Maxent como el modelo más preciso (0,96). Utilizando este modelo como base, se realizó una síntesis cartográfica con el mapa de uso de suelo y áreas protegidas del Ecuador para determinar las amenazas principales que afectarían a esta especie, además, se determinaron áreas potenciales para su conservación, ejemplos de estas áreas son: corredores ecológicos y zonas de cobertura vegetal dentro de áreas protegidas. Se determinó que la principal amenaza es la dinámica del uso del suelo, principalmente el cambio de cobertura vegetal natural a pasto, arroz y arboricultura tropical. Por las interacciones ecológicas del perezoso, se debería considerar el pronunciar a este taxón como especie paraguas y aprovecharla como instrumento para la conservación de la biodiversidad.

Palabras clave.- Modelo de distribución de especies, Maxent, oso perezoso de tres dedos, uso del suelo.

ABSTRACT

Species distribution model is an important tool for the management of biodiversity, if correctly applied and interpreted. The distribution of *Bradypus variegatus* was modeled to identify potential areas of occurrence of this species. Four algorithms for ecological modeling were applied: Maxent,

logistic regression, Gower distances, and bioclim. All algorithms determined distribution areas of the species. The most accurate algorithm was Maxent, according to the statistical test AUC (0.96). Using Maxent, a cartographic synthesis was carried out with maps of land use and protected areas of Ecuador to determinate the main threats that would affect this species. Among these threats were land use conversion from natural coverage to grasslands, rice crop and tropical trees cropping. The applied methodology enabled the establishment of potential areas of conservation of this species, such as ecological corridors and other zones within the protected areas. As a result of this study, *Bradypus variegatus* could be considered as an umbrella specie that should be used as instrument for biodiversity conservation.

Key words.- Species distribution model, Maxent, three-toed sloth, land use.

ISSN 1390-3004

Recibido: 7-08-2015

Aceptado: 26-08-2015

INTRODUCCIÓN

Una de las herramientas de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) es la Geoestadística, esta es útil para simular relaciones espaciales entre datos permitiendo realizar un análisis prospectivo de los fenómenos espaciales y temporales por medio de herramientas deterministas y estadísticas para entender la variabilidad espacial (Baeza, 2003). El modelamiento del nicho ecológico es una herramienta que ha actualmente se utiliza en estudios de ecología y biogeografía (e.g. Stockwell & Peters, 1999; Solano & Feria, 2007; Guralnick & Pearman, 2009), los cuales consideran que la distribución conocida de las especies provee información suficiente para caracterizar sus requerimientos ecológicos (Kadmon *et al.*, 2003), además que estos son un simplificación de la realidad lo cual ayuda a la determinación de áreas adecuadas para la presencia de una especie (Mateo, 2010).

Estos modelos se inician identificando las condiciones ambientales favorables para el desempeño biológico de una especie (Molles 2002; Pounds & Puschendorf, 2004; Pérez-García & Lira, 2013), además de considerar la relación matemática que se encuentra basada en los registros de presencia, ausencia o pseudo-ausencia con la interacción de insumos provenientes de sensores remotos, esta interacción genera lo que se conoce como modelos de idoneidad que es una perspectiva de la presencia de la especie en función del clima o factores geofísicos. Esto hace posible predecir la distribución potencial de especies de las cuales en muchas ocasiones se cuenta con poca información o son raras de observar en campo (Jackson & Robertson, 2011; Cupul-Magaña & González-Salazar, 2011). Partiendo de este contexto los modelamientos de distribución de especies pueden ser utilizados para trabajar en la gestión de la biodiversidad o de estudios ambientales (Yáñez-Cajo, 2011).

Los perezosos son especies endémicas y típicas de la región Neotropical, que se distribuyen en la zona sur de América Central y toda América del Sur (Cartelle, 1994). En Ecuador su rango de distribución oscila entre 0 a 2 880 m

de altitud y con mayor frecuencia a menos de 1 500 m s.n.m. se la encuentra en la Costa, Amazonia y flancos de los Andes en bosques húmedos, secos, tropicales y subtropicales y en menor frecuencia en áreas templadas noroccidentales (Tirira, 2011), además suele registrárselo en bosques primarios, secundarios e intervenidos e incluso en medio de pastizales, monocultivos y árboles aislados (Tirira, 2011). Nagy y Montgomery (1980) señalan que la abundancia y alta tasa de consumo exhibida por *Bradypus variegatus* en los bosques tropicales lo convierten en un importante agente dispersor de árboles y lianas. En Colombia, Moreno et. al (2007) encontraron que la distribución está hoy en día marginada, y determinada por factores bioclimáticos y la necesidad de una disponibilidad de cobertura vegetal continua (Moreno et al., 2007).

En este contexto, se puede afirmar que la información existente sobre el comportamiento de la distribución y biogeografía de *Bradypus variegatus*, en su mayoría es cualitativa, sobre todo en lo respecta a lugares de registro y estudios etológicos (Sampedro et al, 2011), considerando este criterio, es importante utilizar herramientas bioinformáticas que permitan conocer la distribución de la especie mediante la aplicación de estadística, matemáticas y SIG que se unifican con los registros de los datos biológicos de la especie.

El objetivo de este trabajo fue determinar las características cualitativas descritas por los expertos mastozoólogos y evaluarlas mediante la aplicación de SIG, modelamientos cartográficos del uso de la tierra y un modelo idóneo de distribución de especies para establecer y comprobar la dinámica y ecología de *Bradypus variegatus* en base a la dinámica del uso del suelo.

METODOLOGÍA

Para generar los modelos se estableció dos tipos de variables, dependientes e independientes, las cuales corresponden a presencias o datos biológicos y, a insumos geofísicos levantados por sensores remotos respectivamente.

Las presencias o variables dependientes de este trabajo fueron obtenidas de fuentes de sistemas distribuidos (e.g. GBIF, VertNet), registros personales y registro de instituciones de investigación de biodiversidad, se obtuvieron un total de 45 registros en el Ecuador continental y se realizó una validación de esta información; para el modelo se utilizó estos registros con el fin de optimizar la exactitud del mismo (Papes & Gaubert, 2007).

Los insumos cartográficos o variables independientes utilizadas fueron: 1) para el análisis climático los insumos de temperatura y precipitación del proyecto WorldClim (<http://www.worldclim.org/>), estas se encuentran en formato ráster con una resolución espacial de 1 km y, 2) para el análisis topográfico modelos de altitud y mapa del uso del suelo (MAGAP - PRONAREG / ORSTOM, 1981), equiparados en resolución espacial.

Modelamiento ecológico.- Previo a realizar procedimientos de modelamiento se analizó el comportamiento de los datos disponibles, este análisis se llevó a cabo mediante procedimientos estadísticos como: tablas de frecuencias, test normalidad, valores atípicos y correlación de variables, con la ayuda del programa estadístico R (R Core Team, 2014), con el resultado de comportamiento de los datos se procedió a construir los modelamiento aplicando cuatro algoritmos:

- Maxent (Phillips *et al.*, 2006).- Este algoritmo requiere información de presencias y pseudoausencias, para el presente estudio consideramos un *background* con la información del uso del suelo para generar las pseudoausencias, este enfoque generativo es una ventaja esencial cuando la cantidad de datos para el entrenamiento es limitada, además, se apega a la cantidad de variables utilizadas en torno a la siguiente relación:

$$P(y=1|\mathbf{z}) = \frac{f_1(\mathbf{z})P(y=1)}{f(\mathbf{z})}$$

- En este contexto se estableció la distribución potencial que uniformemente se apegue a la realidad de la distribución real de la especie en base a las variables climáticas y topográficas descritas, esta probabilidad de máxima entropía determina el valor del pixel en la que puede encontrarse la especie. La relación de probabilidad de máxima entropía es:

$$\max_{\alpha, \beta} \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \ln(f(z_i e^{g(z_i)})) - \sum_{j=1}^n \lambda_j |\beta_j|$$

- Regresión logística binaria.- Este modelo utiliza datos de presencias y ausencias. Las ausencias se generaron aleatoriamente con el uso de QGIS 2.10.2. (Quantum GIS Development Team, 2015). Las presencias tienen que ser separadas de las ausencias mediante la generación de zonas tampón, para esto se removió los puntos de ausencias que se encuentran dentro de un radio de 5 000 m cerca de la presencia. Los datos probabilísticos obtenidos de este modelo están comprendidos entre "0 y 1" lo que la convierte en una variable dicotómica de aptitud. La probabilidad se la expresa en la siguiente fórmula:

$$f(z) = \frac{1}{1 + e^{-(\alpha + \sum \beta_i X_i)}}$$

- Distancias de Gower (Carpenter *et al.*, 1993).- Para este modelo se utilizó únicamente la información de las presencias de la especie; este algoritmo hace uso de estas distancias como un índice de similaridad de los insumos cartográficos utilizados (climáticos y topográficos), entre cada píxel las variables de análisis determina la presencia de la especie y el sitio más próximo en el que se encontraría presente, su expresión matemática es:

$$S_{ij} = \frac{\sum_{h=1}^{p1} (1 - |X_{ih} - X_{jh}| G_h) + \alpha + \alpha}{p1 + (p2 - d) + p3}$$

- Bioclim.- Este modelo permite encontrar un rango de variación sobre cada insumo cartográfico, asumiendo una normalidad de estos, el algoritmo calcula la media y la desviación típica de los sitios de ocurrencias, esto permite identificar áreas con clima y topografía similar a estos. Como resultado de este modelo se obtiene un gráfico binario.

Evaluación de los modelos.- La capacidad predictiva de los modelos se comparó mediante el análisis estadístico AUC (*Area Under the Curve*) a partir de la curva ROC (*Receiver Operating Characteristics*) (Hanley & McNeil, 1982), mediante este estadístico es posible calcular la sensibilidad y especificidad de los valores de las ocurrencias de la especie al intersecar las presencias con las capas de cada uno de los modelamientos obtenidos. Esta curva se funda en base a la unión de distintos puntos de corte, correspondiendo el eje Y "sensibilidad" y el eje X "1-especificidad" de cada uno de ellos, los dos ejes contienen valores entre 0 y 1 (0% a 100%) (Cerdad & Cifuentes, 2012).

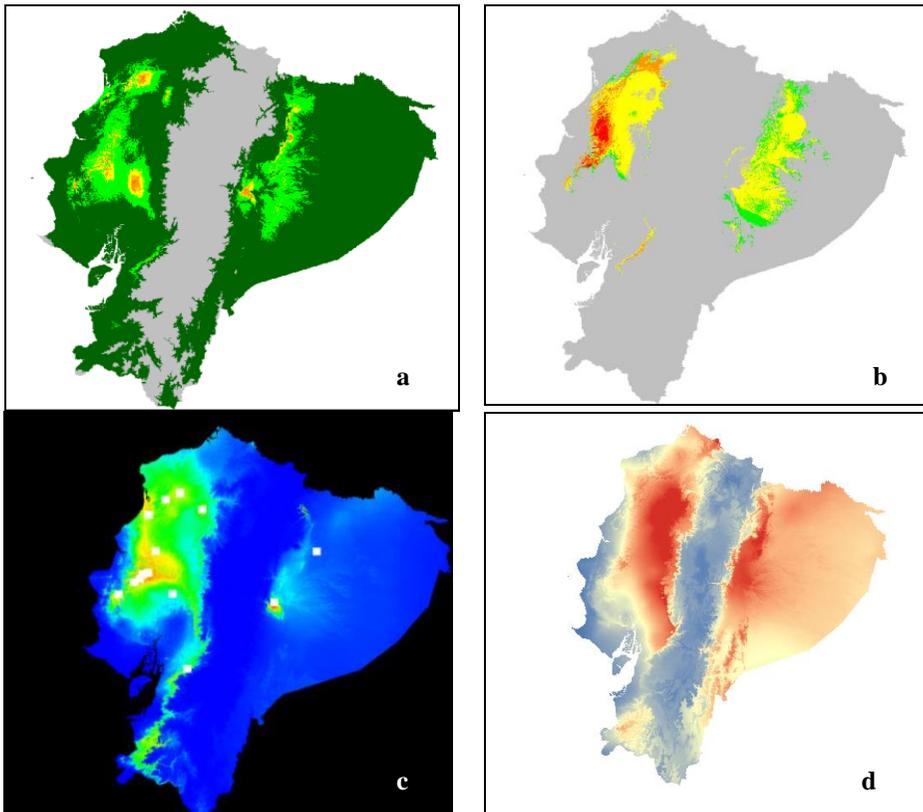


Figura 1. Modelos de distribución de *Bradypus variegatus* a) Bioclimático, b) Distancias de Gower, c) Maxent, d) Regresión Logística Binaria.

RESULTADOS

Desde un punto de vista cualitativo, cada modelo estableció sectores geográficos similares en la predicción de la distribución de *Bradypus variegatus*. Se encontró un alta probabilidad de distribución en la provincia de Manabí y la parte sur y centro de Esmeraldas, además de la distribución en la parte suroccidente de la provincia de Puyo, estos resultados de distribución se pueden apreciar en la (Fig. 1).

Desde el punto de vista cuantitativo, la evaluación permite determinar cuál es el modelo que más se acerca a la realidad de la distribución de la especie y discriminar modelos poco representativos.

Como resultado de la evaluación con la curva ROC se encontró: Bioclimático= 0,68; Distancias de Gower= 0,50; Regresión logística binaria= 0,92 y, Maxent= 0,96, determinando que el modelo más idóneo para la distribución fue el realizado con el algoritmo de máxima entropía (Fig. 2).

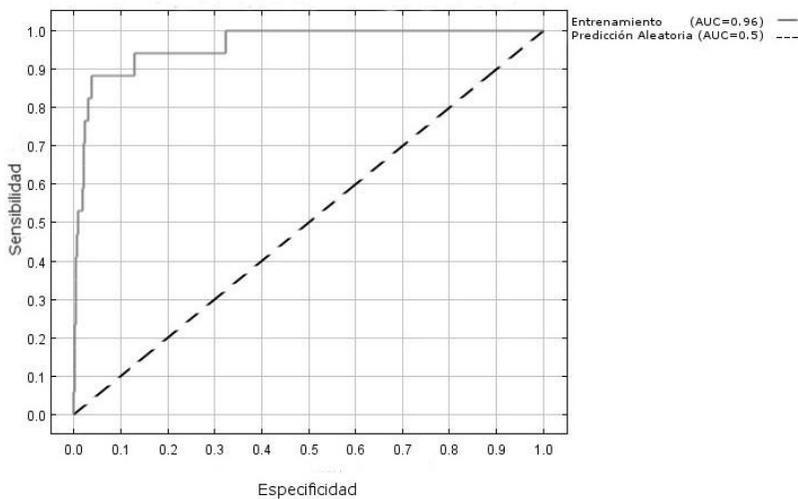


Figura 2. Curva ROC del modelo Maxent, expresando los valores de especificidad y sensibilidad, valor de entrenamiento 0,96.

Síntesis Cartográfica.- Utilizando el modelo de máxima entropía se identificaron las áreas de mayor idoneidad para la distribución de la especie, con este insumo se determinó que la distribución potencial para la especie se encuentra al norte de la provincia de Manabí y sur y centro de Esmeraldas (Fig. 3); con la síntesis con el mapa de uso del suelo (MAGAP - PRONAREG / ORSTOM, 1981), existe mayor probabilidad de encontrar a la especie en sectores que aún conservan superficies considerables de cobertura vegetal natural como Santa Ana, Pichincha, Bolívar, Chone, Flavio Alfaro, Pedernales y Esmeraldas, estos aún poseen ecosistemas como bosques siempre verdes, bosques semidecuidos y bosques deciduos de tierras bajas de la costa, donde habita esta especie.

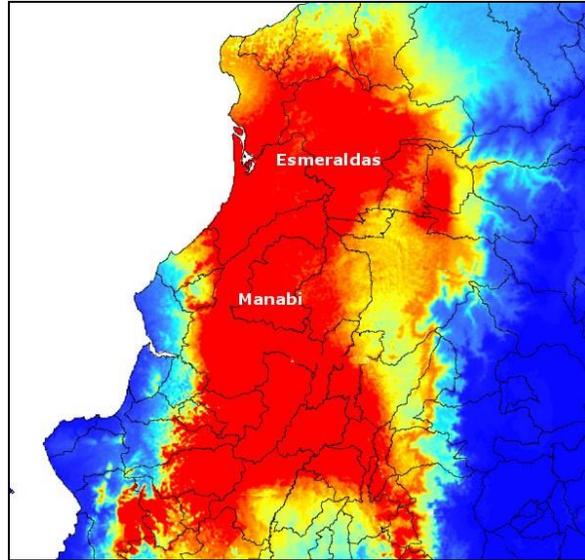


Figura 3. Zona de alta probabilidad de la distribución de *Bradypus variegatus*.

En Esmeraldas se encuentra la presencia de extensas superficies de arboricultura tropical que ha hecho que el perezoso se adapte a ésta zona donde existe disponibilidad de recursos y le permite subsistir. El fenómeno descrito ha hecho que la especie produzca un cambio en su comportamiento y utilice los recursos de estas superficies como parte de su *home range*. A pesar que en la región litoral no se consume al perezoso, los comuneros muchas veces lo cazan o lo matan con la falsa idea que este destruye las cosechas.

Existe una superficie de distribución de la especie al norte de la provincia de Guayas, que actualmente tiene una dinámica extensiva de transformación de uso del suelo hacia cultivos de arroz y cacao. En estas zonas se estableció que los ecosistemas dominantes son: el Bosque Semidecidual de cordillera de Chongón-Colonche y Bosque Deciduo de Tierras Bajas de la Costa. En la Amazonía la distribución de la especie se encuentra en la parte suroccidental de la provincia de Pastaza donde, en su mayor porcentaje, se determinó la presencia del Bosque Siempreverde Piemontano del Norte de la Cordillera Oriental de los Andes (Fig. 4), en el cual existe registros de la sub especie de *Bradypus variegatus* descrita por Schinz, 1825.

Corredor Ecológico.- El modelo determinó un área de distribución geográfica que simula a un corredor biológico (Fig. 5a), este se extiende desde la parte sur y centro de Manabí hasta la parte norte y centro de Loja. Se estableció con la síntesis del mapa de uso de del suelo que en su mayoría son áreas con cobertura vegetal natural; este sector se convierte en un área focal para la conservación no solo de esta especie sino de varias especies animales y vegetales que tienen interacciones ecológicas con *Bradypus variegatus*.

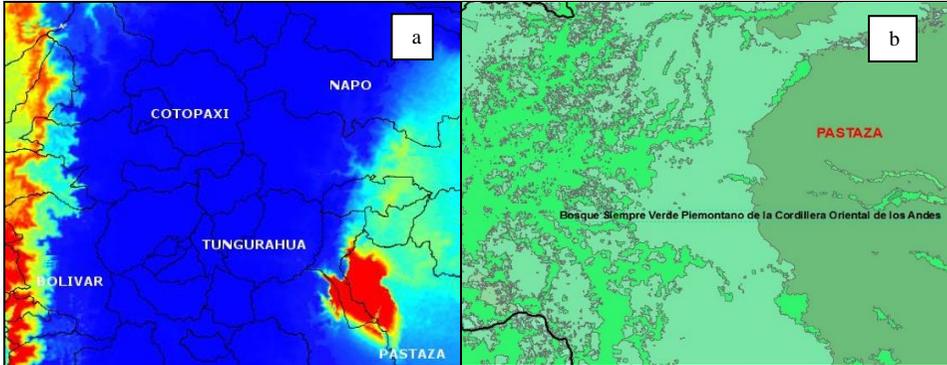


Figura 4. a) Zona de distribución en la Amazonía, b) Bosque Siempreverde Piemontano del Norte de la Cordillera Oriental de los Andes.

Geología de la distribución de la especie.- La geología en general de la distribución de la especie en su mayor parte corresponde a los paisajes tabulares y mesas monoclinares de la zona de Manabí. En Esmeraldas corresponde a la cordillera costera norte y sur y, cordillera de Viche. La geología del corredor corresponde, en los flancos occidentales de la cordillera occidente a la formación Borbón y Macuchi que corresponde al basamento de los flancos de la cordillera occidental de edad cretácica y, en la Amazonía a la formación Arajuno (Winckell et al, 1997).

Áreas protegidas.- La ventaja de usar como insumo de modelación la capa de uso del suelo consiste en determinar objetos geográficos que los insumos climáticos no pueden determinar, uno de estos objetos es la cobertura vegetal natural. El modelo predijo la distribución de la especie dentro de áreas protegidas (Fig. 5b), en donde la cobertura vegetal se encuentra en un estado adecuado de conservación. Esto permite demostrar la precisión obtenida en el modelo.

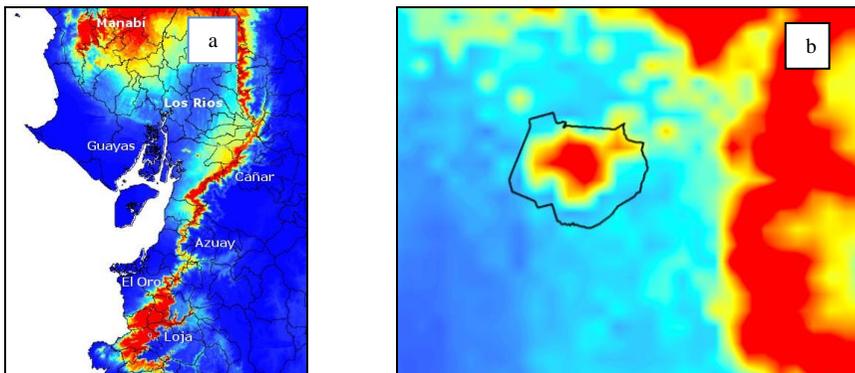


Figura 5. a) Corredor biológico generado por el modelo de distribución de la especie b) Distribución dentro del bosque protector Gincales Sumana y Mumbez, áreas protegidas del Ecuador.

DISCUSIÓN

La dinámica del cambio de uso del suelo ha promovido a que la fragmentación de la cobertura natural vaya en aumento, por lo cual se están creando islas de cobertura natural que pierden su estado de integridad (Valdez, 2011), esto coincide con los resultados del modelo. Hay que considerar que la fragmentación de la cobertura natural genera el efecto biológico conocido como metapoblaciones (Andren, 1994), mismo que somete a las especies a cambios en comportamiento, ecología y genética, problema que conlleva en el tiempo a un proceso de sub-especiación (Gutiérrez, 2002), en este contexto, *Bradypus variegatus* está siendo afectado por este fenómeno basado en las evidencias sobre el cambio de uso del suelo determinado en este trabajo.

La presión más severa para la ecología de *Bradypus variegatus* es el cambio de uso del suelo, en especial de la conversión de bosque a pasto, arboricultura tropical y arroz; esto provocaría también problemas sobre el crecimiento poblacional por efecto de la falta de disponibilidad de nicho, además de aumentar el nivel de alteración en los hábitat. Esto concuerda con los trabajos de Sampredo-Marín et al, (2009), en el cual caracteriza el hábitat del perezoso de tres dedos desde un contexto cualitativo.

El hombre aprovecha las partes bajas para la producción agrícola, por lo que las laderas escarpadas típicas de los relieves tabulares y mesas monoclinares de la zona de Manabí son las que conservan los remanentes de cobertura natural. Esta dinámica del suelo es una de las principales causas de conflicto que sufre el perezoso ya que ha provocado que su *home range* o área de actividad biológica sea afectada y se observe a individuos de esta especie cruzando por los pastos o vías.

El perezoso, según el análisis de corredor biológico, serviría como una especie para la conservación, esto a través de reconocerla como especie paraguas, ya que posee interacciones ecológicas con otras especies vegetales y animales a las cuales se estarían salvaguardando al protegerlo. Como ejemplo de interacción con otras especies, se menciona la relacionada a su hábito alimenticio: ingiere hojas jóvenes, ramas tiernas y brotes de árboles de guarumo (*Cecropia*), este toma su alimento del estrato alto de los árboles (Tirira, 2011), además, que los perezosos escogen los árboles según el contexto de su edad, talla, asociación con lianas y patrones espaciales de distribución (Montgomery & Sunquist, 1978).

El estatus de conservación según la Lista Roja (UICN, 2010) es de Preocupación Menor, la lista Roja de Ecuador (Tirira et al, 2011) coincide con la de UICN y, según CITES esta especie se encuentra dentro del Apéndice II en el cual se incluyen las especies que no se encuentran en peligro de extinción pero se debe evitar una mala utilización para su supervivencia (PNUMA-CMCM, 2011). En este contexto hay que considerar este tipo de trabajos y sus análisis en los que se involucra las herramientas bioinformáticas

para obtener modelos, y, las síntesis cartográficas con insumos de uso del suelo, para realizar los trabajos de investigación sobre el estatus de conservación de las especies. Estos análisis referentes al cambio de uso de suelo y su dinámica determinan la afectación sobre las especies y consecuentemente el estado de conservación.

Se destaca la precisión del modelo no solo con el análisis estadístico AUC sino también incluyendo el factor de áreas protegidas, ya que estas aún disponen de superficies de cobertura vegetal natural y la predicción del modelo coincidió con estas zonas de interés para la conservación y protección.

Hay que considerar que los modelos de distribución de especies es una técnica nueva y de mucho análisis para la determinación de áreas de distribución de estas (Mateo *et al*, 2010), por lo que hay que utilizarlas como una herramienta útil para la gestión de la biodiversidad (Yáñez, 2011). Las medidas de conservación deben ser integrales por lo que considerar a los análisis realizados a partir de modelamientos puede ser favorable para la determinación de áreas estratégicas y herramientas para la conservación de la biodiversidad.

Finalmente, se destaca la construcción del modelo de máxima entropía considerando el requerimiento sobre el *background* para generar pseudoausencias por las necesidades del algoritmo. Muchos autores desconocen este contexto y solamente ingresan los insumos cartográficos para correr el modelo, dejando de lado el análisis mencionado. Para generar las pseudoausencias en este trabajo, se consideró como insumo la capa de uso del suelo ya que permite discriminar objetos geográficos que pueden distorsionar el modelo.

AGRADECIMIENTOS

Especial agradecimiento a Marina Vintimilla de la Escuela de Formación de Tecnólogos (ESFOT) y, a Nathalia Valencia del Departamento de Ingeniería Civil y Ambiental de la Escuela Politécnica Nacional (EPN).

REFERENCIAS

- Andren, H.** 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitats: A review. *Oikos* 71: 355-366.
- Ballesteros, C.J., K. Reyes-C. & J. Racero-C.** 2009. Estructura poblacional y etología de *Bradypus variegatus*, en fragmento de Bosque Seco tropical, Córdoba - Colombia. *Revista MVZ Córdoba* 14(3): 1812-1819.
- Cartelle, C.** 1994. *Tempo passado: Mamíferos hacen Pleistoceno em Minas Gerais*. Palco. Belo Horizonte.
- Cerda, J. & L. Cifuentes.** 2012. Uso de curvas ROC en investigación clínica: Aspectos teórico-prácticos. *Revista chilena de infectología* 29(2): 138-141.

- PNUMA-CMCM.** 2011. *Lista de Especies CITES. Secretaría CITES, Ginebra, Suiza, y PNUMA-CMCM, Cambridge, Reino Unido.*
- Cupul-Magaña, F.G. & C. González-Salazar.** 2011. Distribución potencial para México de cuatro especies de ciempiés (Myriapoda, Chilopoda). *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 35: 289-293.
- Fielding, A. & H. Bell.** 1997. Review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24(1): 38-49.
- Guisan, A. & N. Zimmermann.** 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Gutiérrez, D.** 2002. Metapoblaciones: un pilar básico en biología de conservación. *Ecosistemas*. 11(3):1-3.
- Hanley, H. & N. McNeil.** 1982. Calculation of the Standard Error of the Area under the Curve (AUC) and of the difference between two AUCs. *Radiology* 143: 29-36.
- Jackson, C.R. & M.P. Robertson.** 2011. Predicting the potential distribution of an endangered cryptic subterranean mammal from few occurrence records. *Journal of Nature Conservation* 19: 87-94.
- Kadmon, R., O. Farber & A. Danin.** 2003. A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. *Ecological Applications* 13: 853-867.
- Kadmon, R., O. Farber & A. Danin.** 2004. Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. *Ecological Applications* 14: 401-413.
- MAGAP - PRONAREG / ORSTOM.** 1981. *Cartas de formaciones vegetales y uso actual 1:200,000 [cartography of vegetation formations and land use]. [map].* Ministerio de Agricultura, Ganadería, Acuacultura y Pesca (MAGAP), Programa Nacional de Regionalización (PRONAREG), Institute Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM). Quito, Ecuador.
- Mateo R.G., J.M. Moreno & C. Morales.** 2012. Is it possible high resolution and reliable species distribution models using a random sampling by roads?. *Journal of biogeography* 36: 145-156.
- Molles M.C.** 2002. *Ecology: concepts and applications.* 2nd ed. McGraw-Hill Companies. Inc. Boston.
- Moreno, S., T. Plese & C. Rodríguez.** 2007.- *Estrategia nacional para la prevención y control al tráfico ilegal de las especies silvestres de perezosos en Colombia.* Fundación Aiunau, Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, Corantioquia. Medellín.
- Nagy K.A. & G.G. Montgomery.** 1980. Field Metabolic Rate, Water Flux and Food Consumption in Three - Toed Sloths (*Bradypus variegatus*). *Journal of Mammalogy* 61(3): 465-472.
- Papes, M. & C. Gaubert.** 2001. Modelling ecological niches from low numbers of occurrences: assessment of the conservation status of poorly known viverrids (Mammalia, Carnivora) across two continents. *Diversity and distributions* 12(2): 125-136.

- Pérez-García, B & J. Liria.** 2003. Modelos de nicho ecológico fundamental para especies del género *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 84: 600-611.
- Phillips S.J., R.P. Anderson & R.E. Schapire.** 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190:231-259.
- Pounds, J.A & R. Puschendorf.** 2004. Ecology: Clouded futures. *Nature* 427: 107-109.
- Quantum GIS Development Team.** 2015. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Web site: <http://qgis.osgeo.org>. Consultado: 2015.
- R Core Team.** 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Web site: <http://www.R-project.org/>. Consultado: 2015.
- Santos, T & J.L. Tellería.** 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 15 (2): 3-12
- Scott, J.M., P.J. Heglund., M.L. Morrison., J.B. Haufler., M.G. Raphael., W.A. Wall & F.B. Samson.** 2002. *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale*. Island Press. Washington, D.C.
- Solano, E & T.P. Ferial.** 2007. Ecological niche modeling and geographic distribution of the genus *Polianthes* L. (Agavaceae) in Mexico: Using niche modeling to improve assessments of risk status. *Biodiversity and Conservation* 16: 1885-1900.
- Tirira, D.** 2007. *Mamíferos del Ecuador, guía de campo*. Ediciones Murciélago Blanco. Quito.
- Tirira, D., S. Burneo & G. Montoya.** 2011. *Libro rojo de mamíferos del Ecuador*. Ediciones Murciélago Blanco. Quito.
- Valdez, A.** 2011. Modelos de paisaje y análisis de fragmentación: de la biogeografía de islas a la aproximación de paisaje continuo. *Ecosistemas* 20(3): 11-20.
- Winckell, A., C. Zebrowski & M. Sourdat.** 1997. *Los paisajes naturales del Ecuador*. Quito, EC, CEDIG, IPGH, ORSTOM., IGM. v. 2 (Geografía Básica del Ecuador), tomo 4 (Geografía Física). Quito.
- Yáñez-Cajo, D.** 2011. Modelos de distribución de *Triatoma dimidiata*, vector del mal de chagas y su utilidad para la gestión de territorio. *Teledetección* 21: 48-57.