

PREDICCIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DEL ALCORNOQUE EN MONTES DE MÁLAGA MEDIANTE MODELOS DE NICHO ECOLÓGICO A PARTIR DE REGISTROS DE PRESENCIA Y VARIABLES AMBIENTALES IN SITU Y EX SITU.

Oliver Gutiérrez-Hernández ¹; José M. Senciales-González ²; María T. Camacho-Olmedo ³; Luis V. García ¹

¹ Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología (IRNAS – CSIC). Departamento de Biogeoquímica, Ecología Vegetal y Microbiana. Av. / Reina Mercedes 10, 41012 Sevilla, España.

² Universidad de Málaga (UMA). Departamento de Geografía. Campus Teatinos s/n, 29071 Málaga, España.

³ Universidad de Granada (UGR). Departamento de Geografía Física y Análisis Geográfico Regional. Campus Cartuja s/n, 18071 Granada, España.

Autor de la correspondencia: ogutierrez@irnas.csic.es

RESUMEN

Los modelos de nicho ecológico analizan el hábitat de una especie a partir de las inferencias estadísticas sobre los registros de presencia (y ausencia) y las variables ambientales explicativas.

En el presente trabajo, nuestro objetivo principal ha sido estimar la distribución potencial del alcornoque en los Montes de Málaga, donde las poblaciones de la especie se encuentran históricamente muy mermadas. Para ello, hemos utilizado una doble estrategia para desarrollar un mapa de distribución potencial del alcornoque en el conjunto de Andalucía y, particularmente, en los Montes de Málaga, utilizando registros de presencia y variables ambientales de toda la región, y registros de presencia y variables ambientales exclusivamente del entorno de los Montes de Málaga, comparando los resultados de las predicciones.

Los resultados mostraron una distribución potencial del alcornoque mucho mayor que la distribución actual, principalmente en el área de los Montes de Málaga. Las precipitaciones y la litología fueron las variables con mayor importancia en la distribución de la especie, y la evapotranspiración potencial en la distribución de las poblaciones locales. Los mapas de distribución generados suponen una efectiva herramienta para el estudio de la distribución de la flora en el marco de una gestión integrada del territorio.

Palabras clave: *Quercus suber*; Alcornoque; Biogeografía; Modelos de nicho ecológico; Maxent.

ABSTRACT

Environmental niche models analyze the habitat of species by using statistical inferences from records of presence (and absence) and explanatory environmental variables.

In this work, our main objective has been to predict the potential distribution area of cork oak in Montes de Malaga (South of Spain), where populations of this species were historically deforested by human activities. To do this, we used a dual strategy to mapping the potential distribution area of cork oak in Andalusia and, mainly, in Montes de Málaga; We used only-presence records and environmental variables of Andalusia and only-presence records and environmental variables of Montes de Malaga, and finally we compared the results of our predictions.

The results showed that our models predicted a potential area distribution of cork oak greater than the current distribution, mainly in Montes de Malaga. The rainfall and the lithology were the most important factors in the distribution of *Quercus suber* at regional scale, and potential evapotranspiration in the distribution of local populations. The distribution maps generated are an effective tool for the study of the distribution of flora and environmental management.

Keywords: *Quercus suber*; Cork oak; Biogeography; Environmental niche modelling; Maxent.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Los modelos de nicho ecológico

Desde los inicios de la geografía moderna, el estudio de la distribución de los seres vivos ha sido uno de los principales objetivos de los geógrafos (Humboldt, 1805). Este interés también está presente el núcleo originario de la ecología moderna (Darwin, 1859).

La Biogeografía, entendida como ciencia que estudia los modelos de distribución de los seres vivos sobre la Tierra, destaca la importancia de los factores mesológicos (Ferrerías Chasco y Hidalgo Hijano, 1991). Biogeografía y macroecología son disciplinas coalescentes. El desarrollo de los Sistemas de Información Geográfica y la estadística computacional ha permitido aplicar conceptos y metodologías a grandes volúmenes de datos para el estudio de la distribución espacial de los organismos vivos (Franklin, 2009). Los modelos de distribución de nicho ecológico, como se conocen a los modelos estadísticos que analizan el hábitat ecológico de una especie a partir de las inferencias estadísticas sobre los registros de presencia (y ausencia) y variables ambientales explicativas, se introdujeron a finales de los años 70 y, actualmente, están experimentando un nuevo auge debido a la gran cantidad de aplicaciones que comportan (Zimmermann et al., 2010).

Desde el punto de vista operativo (Figura 1), estos modelos se asientan sobre hipótesis con base en la teoría del nicho ecológico (Hutchinson, 1957) y abordan la distribución de organismos o comunidades de seres vivos en función de un conjunto de variables ambientales, todo ello apoyado por un potente aparato estadístico con el objeto de realizar predicciones. De este modo, los modelos de nicho ecológico analizan las reciprocidades existentes entre registros de presencia y factores ambientales (biofísicos, geográficos, históricos, etc.) y son especialmente útiles porque pueden trabajar con datos escasos e incompletos para estimar el conjunto de la distribución (favorable, probable) de una especie. En todas las fases de la modelización está presente la componente espacial de la información a través de los SIG, que permiten capturar los registros de presencia, superponer las coberturas medioambientales o proyectar espacialmente las predicciones de los modelos (Guisan y Zimmermann, 2000). Una de las principales salidas de estos modelos son los mapas.

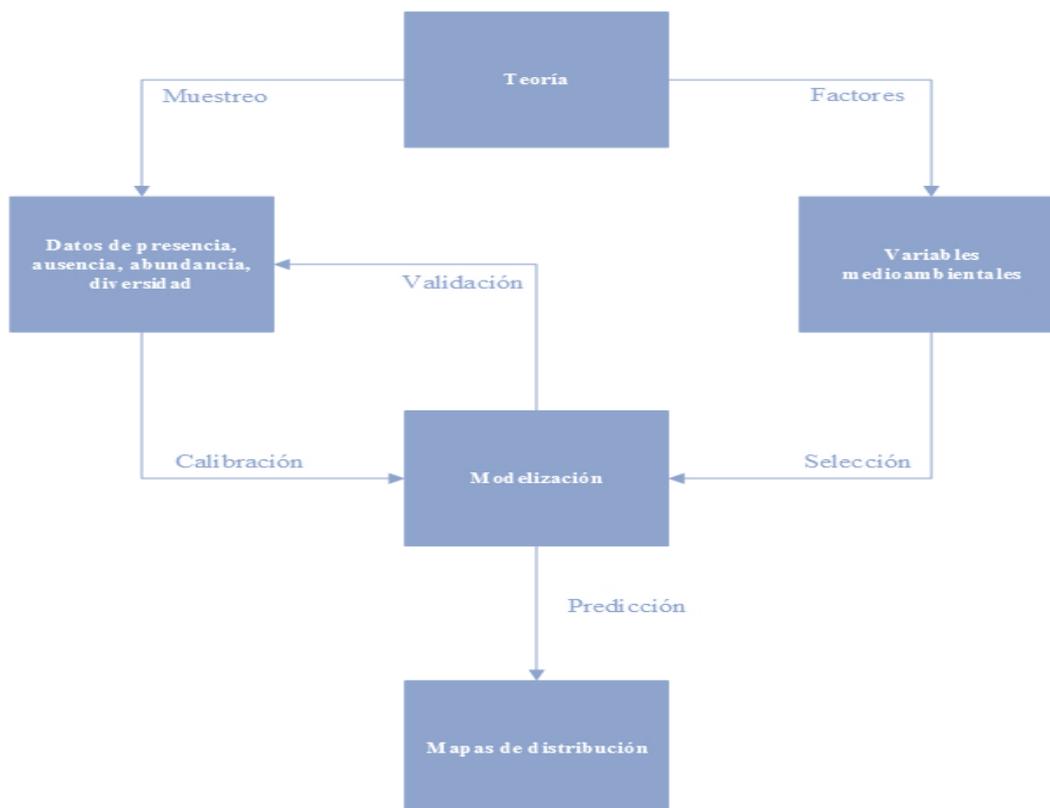


Figura 1. Esquema conceptual de los modelos de distribución de especies. Fuente: Elaboración propia a partir de (Franklin, 2009).

En la literatura científica, los “modelos de nicho ecológico” reciben también otras denominaciones, como “modelos predictivos del hábitat”, “modelos de idoneidad” o “modelos de distribución de especies” (Mateo et al., 2011). La más citada en la Web of Science (Thomsons Reuters, 2016) es “Species Distribution Models”, aunque quizás por ello es la que induce mayores confusiones terminológicas. En esta misma fuente de reconocido prestigio, el principal “Research fronts” (Essential Science Indicators, 2015) para el ámbito de la ecología y medio ambiente está constituido por los trabajos sobre modelos de nicho ecológico.

No podemos obviar que todo modelo es una simplificación del mundo real -siempre más complejo e inabarcable- y asume una serie de asunciones previas para dotar de coherencia a su función. En el caso de los modelos de nicho ecológico asumimos una fundamental: las especies (más allá de determinadas poblaciones) están en equilibrio –o más bien pseudo-equilibrio- con las condiciones ambientales lo largo del tiempo (Austin, 2007). Este equilibrio realmente alcanza una determinada plasticidad porque, aunque las especies sobreviven dentro de un rango de condiciones ambientales, pueden adaptarse (o no) a determinados cambios. Además, hay otros factores que también explican la presencia o ausencia de una determinada especie en el espacio y en el tiempo: biogeográficos (dispersión), bióticos (competencia), históricos (acción antrópica), etc. Todos estos factores enredan la cuestión y adornan de matices los objetivos planteados por estas metodologías, de ahí la variedad de acepciones que, en realidad, referencian distintos soportes teóricos y aplicaciones prácticas.

1.2 El nicho ecológico y la distribución geográfica de una especie

Antes de modelar la distribución de las especies, es importante manejar con claridad una serie de conceptos esenciales. Hutchinson (1957) define el nicho ecológico como el espacio n dimensional donde cada dimensión representa la respuesta de la especie a la variación de un determinado factor. En el mundo real, este espacio ecológico multidimensional proyecta una distribución geográfica (Pulliam, 2000).

Los datos de presencia (y ausencia) ofrecen pistas sobre la distribución de los organismos que han de ser tomadas con cierta cautela. Nosotros inferimos la distribución interpretando el nicho ecológico a partir de los datos de presencia y ausencia, y realmente caben muchas interpretaciones ecológicas sobre estos registros y qué expresión del nicho ecológico representan. Existe una serie de factores bióticos y abióticos que combinados explican el área de distribución de una especie; particularmente tres son de importancia capital y se representan en el conocido Diagrama de BAM (Soberón and Townsend Peterson, 2005).

El Diagrama de BAM (Figura 2) es una representación abstracta del espacio geográfico (G) en el que se distinguen tres regiones: (A) La región donde se encuentran las condiciones ambientales adecuadas para la supervivencia y reproducción de la especie, es lo que se conoce como nicho fundamental; (B) La región que contiene el ambiente biótico adecuado para la especie, considerando todas las relaciones interespecíficas; (M). La región que representa aquellos lugares que la especie ha tenido tiempo de ocupar desde un momento dado. La superposición de estas regiones abstractas permite hablar de: el área ocupada por la especie (G0), es el espacio donde confluyen todas las regiones ecológicas descritas, esto es, el lugar con las condiciones ambientales y bióticas adecuadas que además ha sido accesible por la especie; y el área invadible (G1), que es el espacio donde confluyen las regiones donde se producen las condiciones bióticas y ambientales propicias.

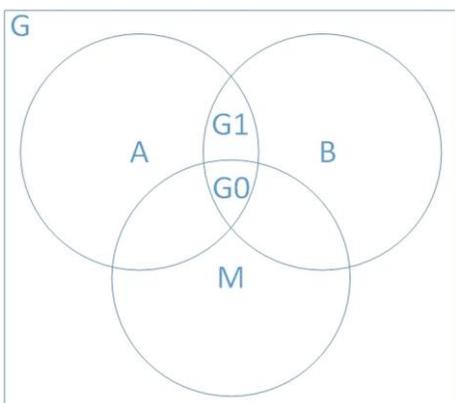


Figura 2. Diagrama de BAM. Fuente: Elaboración propia, a partir de (Soberón and Townsend Peterson, 2005).

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1 El alcornoque

El alcornoque (*Quercus suber* L.) es la especie objeto de nuestro estudio. En Andalucía presenta una distribución muy importante, con una extensión que alcanza las 438.000 hectáreas, de las cuales 91.816 hectáreas constituyen masas puras incluidas como Hábitat de Interés Comunitario 9330 (2015). Se trata de una especie poco xerófila, pues requiere cierta humedad ambiental, de carácter termófilo y calcífugo, se presenta sobre suelos pobres y áreas con oscilaciones térmicas moderadas (Montero González y Cañellas, 2002). Es una especie característica de las formaciones esclerófilas de la península Ibérica, que tiene un gran valor tanto ecológico como económico, de ahí la importancia del estudio de su distribución potencial. Ha sido objeto de un aprovechamiento amplio y antiguo de sus productos, por lo que su área de distribución se haya fuertemente alterada por la acción del hombre, que ha seleccionado individuos, favorecido determinadas poblaciones y eliminado otras tantas .

2.2 Área de estudio y problemática ambiental

Los Montes de Málaga constituyen un entorno montañoso limitado por el valle del Guadalhorce hacia el oeste, el valle del río Vélez hacia el este, el corredor de Colmenar al norte y las llanuras costeras hacia el sur (Ferre Bueno, 1999). Se trata de un conjunto montañoso, de algo más de 80.000 hectáreas de extensión, con alturas que se mantienen entre los 400 y 800 m, que puntualmente sobrepasan los 1.000 m; de pendientes escarpadas en sus laderas y alomadas en la zona de cumbres formando montañas convexas, está constituido estratigráficamente por un zócalo paleozoico mayoritariamente pizarroso y una cobertera mesozoica de materiales calcáreos que aflora discontinuamente, en el contexto geológico del Complejo Maláguide, unidad morfo estructural incluida en las Zonas Internas de la Cordillera Béticas (Sanz de Galdeano, 1997). Esta zona incluye buena parte de los montes del término municipal de Málaga, el Parque Natural Montes de Málaga (4.995 has), algunos municipios vecinos del interior como Almogía o Casabermeja y se adentra por la comarca histórica de La Axarquía, de ahí que muchas veces este territorio reciba la denominación Montes de Málaga – Axarquía en sentido amplio, que es el área objeto de nuestro estudio (Figura 3).

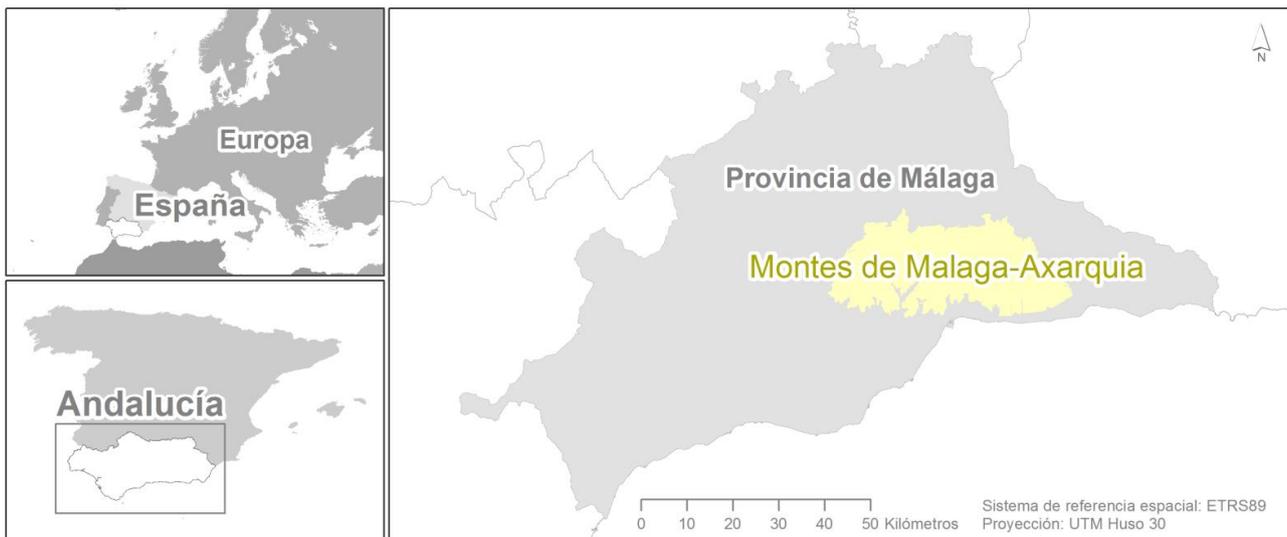


Figura 3. Situación de Montes de Málaga – Axarquía. Fuente: Elaboración propia, a partir de DERA - Datos Espaciales de Referencia de Andalucía (IECA).

El paisaje actual de los Montes de Málaga es el resultado de un largo proceso histórico que ha conducido a la práctica desaparición de la cubierta arbórea original (Justicia Segovia, 1988). Las escasas poblaciones de alcornoque existentes están situadas en las zonas más elevadas del entorno. La mayor parte de estas

poblaciones de *Quercus suber* existentes están protegidas bajo la figura legal de Hábitat de Interés Comunitario (Directiva 91/244/CEE), aunque no están incluidas dentro del Parque Natural.

2.3 Objetivos: La distribución potencial del alcornoque y comparativa de modelos

En los Montes de Málaga la representación del alcornoque es muy reducida y ello podría responder a dos circunstancias: bien porque que en estas áreas no se dan las condiciones adecuadas para el *Quercus suber*; o bien, porque la especie tuvo una mayor representación en el pasado y fue desapareciendo por la acción de las actividades humanas, pero podrían mantenerse las condiciones ambientales para un futuro asentamiento de la especie. Como hay documentados procesos de deforestación (Gómez Moreno, 1989) y la especie persiste dispersa por diferentes zonas del entorno, trabajamos con la segunda hipótesis.

De este modo, nuestro objetivo principal ha sido estimar la distribución potencial del alcornoque en los Montes de Málaga. Entendemos la distribución potencial como sinónimo del nicho ecológico fundamental, esto es, allí donde se dan las condiciones ambientales favorables o propicias para la presencia de la especie. Debido al carácter relicto de las poblaciones, trabajamos siguiendo una doble estrategia para producir cuatro modelos:

1. Predicción regional. Basada en registros de presencia y variables ambientales del conjunto de Andalucía.
 - a. Modelo 1 (M1): Basado en registros de presencia de masas mixtas con *Quercus suber*.
 - b. Modelo 2 (M2): Basado en registros de presencia de masas puras de *Quercus suber*.
2. Predicción local. Basada en registros de presencia y variables ambientales del entorno de Los Montes.
 - a. Modelo 3 (M3): Basado en registros de presencia de masas mixtas con *Quercus suber*.
 - b. Modelo 4 (M4): Basado en registros de presencia de masas mixtas con *Quercus suber*.

2.4 Los datos I. Registros de presencia

Los registros de presencia son las localizaciones donde consta que la especie está presente actualmente. Hemos obtenido estos registros a partir de distintas fuentes: el Mapa de Vegetación a escala de detalle 1:10.000 (Rediam, 2007), el Sistema de Información sobre Ocupación del Suelo (Rediam, 2011) y las parcelas de la Red de equilibrios biológicos de los ecosistemas forestales de Andalucía (SEDA) e Inventario Forestal Nacional (IFN). Como hemos descrito en los objetivos, diferenciamos registros de presencia donde el alcornoque aparece formando masas mixtas (junto con otras especies) y también donde aparece como masas puras monoespecíficas (en su estrato arbóreo). Para trabajar con los datos, convertimos polígonos de la cartografía en puntos basados en el centroide de cada uno. Para reducir el tamaño de la muestra y el efecto de la autocorrelación espacial redujimos el tamaño de la muestra con una primera selección aleatoria.

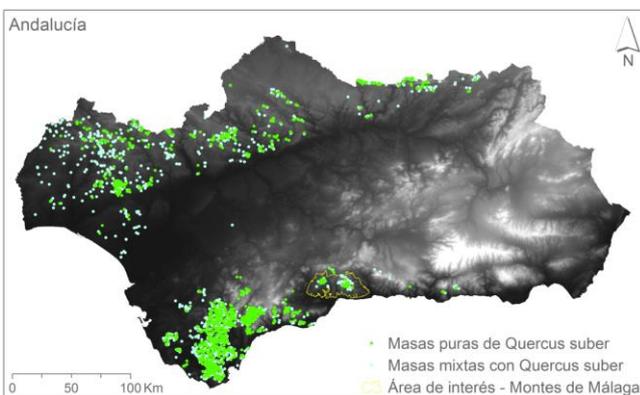


Figura 4. Registros de presencia de alcornoque en Andalucía. Fuente: Elaboración propia. Muestreo.

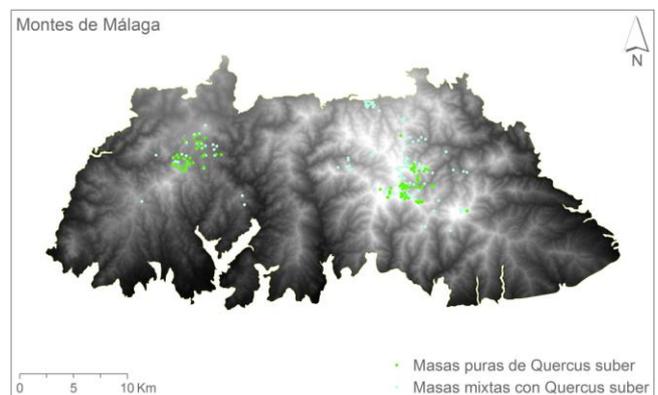


Figura 5. Registros de presencia de alcornoque en Montes de Málaga. Fuente: Elaboración propia. Muestreo.

2.5 Los datos II. Variables ambientales

En modelos de nicho ecológico, las variables ambientales son los factores explicativos. Desde el punto de vista estadístico, constituyen las variables independientes, los predictores empleados en los modelos para definir la variable dependiente o variable respuesta. A continuación (Tabla 1), se muestran las variables empleadas.

Variable	Código	Unidades	Fuente - Procesos	Resolución
Modelo digital de elevaciones	Elev	Metros	IECA	100 m
Evapotranspiración anual	Etp_anual	Milímetros	Modelo de evapotranspiración.	100 m
Litología	Litologic	Clases	IGME. Geológico 1:400.000	100 m
Precipitación anual	Pp_anual	Milímetros	Datos AEMET. Regresión múltiple.	100 m
Precipitación invierno	Pp_invierno	Milímetros	Datos AEMET. Regresión múltiple.	100 m
Temperatura media anual	Tma	C °	Datos AEMET. Regresión múltiple.	100 m
Temperatura media mes más cálido	Tmc	C °	Datos AEMET. Regresión múltiple.	100 m
Temperatura media del mes más frío	Tmf	C °	Datos AEMET. Regresión múltiple.	100 m

Tabla 1. Variables ambientales Fuente: Elaboración propia.

Normalmente, la selección de las variables ambientales está condicionada por el conocimiento que se tiene de una especie. Los investigadores seleccionan aquellos factores que pueden ejercer una influencia explicativa sobre la distribución del organismo que se está estudiando. En nuestro caso, la selección se ha realizado a partir del conocimiento de la especie y trabajos publicados sobre el alcornoque y modelos de distribución de *Quercus suber* (Hidalgo et al., 2008; Latorre, 1996; Vessella y Schirone, 2013). En cualquier caso, hemos evitado la selección de demasiadas variables. En total, partimos con 8 variables registradas en formato raster. Trabajamos con 100 metros de resolución para capturar las variaciones topográficas del terreno, un aspecto especialmente interesante en el caso del área de interés.

Algunas capas se obtuvieron directamente de proveedores de datos, caso del modelo digital de elevaciones o el mapa litológico (convirtiendo el original en formato raster). Variables como temperatura y precipitaciones se obtuvieron a partir de las estaciones meteorológicas mediante modelos estadísticos de regresión múltiple (Benito et al., 2014; Ninyerola et al., 2000).

2.6 Métodos estadísticos, calibración y evaluación de modelos

Los datos geográficos están auto correlacionados por definición y los datos ecológicos también muestran cierta autocorrelación espacial. Por ejemplo, la presencia de una especie en un lugar determinado puede estar condicionada por la proximidad de poblaciones vecinas. Desde el punto de vista del análisis estadístico, esto afecta al supuesto de independencia de las observaciones, y los modelos de nicho ecológicos son modelos estadísticos (no geoestadísticos). Además, muchas variables ambientales están relacionadas unas con otras, como por ejemplo la altitud y la temperatura.

Para solucionar estos problemas, realizamos un tratamiento previo de los datos: registros de presencia y variables ambientales. Como comentamos anteriormente, se realizó una primera criba de los registros de presencia para eliminar buena parte de los agregados mediante una selección aleatoria de una muestra. Además, para reducir el efecto de la multicolinealidad entre variables ambientales explicativas se calculó el VIF (Variance inflation factor). Siguiendo un procedimiento secuencial, excluimos las variables con un VIF superior a 10 (Naimi et al., 2014) y valoramos la posibilidad de excluir aquellas variables con un VIF superior a 5, pues también reportan problemas de multicolinealidad con un VIF superior a 5 (James et al., 2013).

Empleamos el software Maxent – Máxima Entropía para calibrar los modelos de distribución (Phillips y Dudík, 2008). Maxent trabaja con registros de sólo presencia (puntos) y variables ambientales (archivos raster) y produce diferentes outputs, entre los que nosotros hemos utilizado mapas, curvas de respuesta e importancia de las variables explicativas. Además, el software incorpora la curva ROC (Receiver Operating Characteristic) y estadístico AUC (área bajo la curva) para evaluar la bondad de los modelos. Este estadístico oscila entre 0 y 1,

donde 0,5 denota que el modelo no tiene capacidad discriminante y 1 que tiene un ajuste perfecto. Por encima de 0,85 se considera que el ajuste es bueno.

No trabajamos con los parámetros “default” de Maxent, sino que ajustamos manualmente los parámetros buscando un suavizado de las curvas de respuesta y una mayor coherencia del AUC (Radosavljevic y Anderson, 2014), y utilizamos el procedimiento de remuestreo aleatorio bootstrapping (Efron, 1981) con 10 repeticiones en las que guardamos un 70 % de los puntos por iteración para entrenar el modelo y un 30 % para validarlo, por lo que de esta manera volvimos corregir el efecto de la autocorrelación espacial en la nube de puntos.

2.7 Software empleado

El procesado de datos espaciales se ha llevado a cabo con Grass GIS 7.0.3. El tratamiento estadístico con R, específicamente con el paquete “usdm” - Uncertainty Analysis for Species Distribution Model. Los modelos de nicho ecológico se han ejecutado con Maxent 3.3. Finalmente, el mapeado se ha realizado con ArcGIS 10.3.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1 Reducción de las variables ambientales

Se constató una alta colinealidad entre las variables ambientales, especialmente aquellas basadas directa o indirectamente en el modelo digital del terreno. De este modo, eliminamos el modelo digital de elevaciones, la precipitación en invierno y la temperatura media anual. En una segunda iteración se constató la no existencia de colinealidad en las variables, pero dejó en el límite la temperatura media anual, y esto es así porque mantiene una correlación $r = 0,76$ con el modelo de evapotranspiración para el conjunto de la región, y hasta de $r = 0,84$ en el área de interés. Por este motivo, también prescindimos de la temperatura media del mes más cálido. En la Tabla 2 se ilustra los resultados del análisis y las variables seleccionadas (en azul).

Variable	VIF 1 Global	VIF2 Global	VIF 1 Local	VIF 2 Local
Modelo digital de elevaciones	55,35	Eliminada	105,5	Eliminada
Evapotranspiración anual	4,37	2,73	3,46	3,08
Litología	1,01	1,02	1,13	1,07
Precipitación anual	85,52	1,01	67,17	1,52
Precipitación invierno	85,87	Eliminada	58,97	Eliminada
Temperatura media anual	260,85	Eliminada	208,71	Eliminada
Temperatura media mes más cálido	31,62	4,08 (Eliminada)	25,38	5,70 (Eliminada)
Temperatura media del mes más frío	84,40	1,87	50,86	3,41

Tabla 2. Análisis de colinealidad (VIF) de las variables ambientales Fuente: Elaboración propia.

De este modo seleccionamos cuatro variables ambientales como predictores: Evapotranspiración anual, Litología, Precipitación anual y Temperatura media del mes más frío.

3.2 Mapas de distribución

Nuestros modelos predijeron una distribución potencial de la especie mayor que la distribución actual existente, tanto en el conjunto de Andalucía como, especialmente, en el entorno de los Montes de Málaga. Esta circunstancia es común con muchas especies de la ecorregión mediterránea. El área distribución potencial es mayor si consideramos los registros de presencia donde el alcornoque aparece formando tanto masas puras como mixtas, junto con otras especies. Cuando trabajamos con registros de presencia donde sólo aparece el alcornoque formando masas puras, se redujeron las zonas más favorables para la especie.

Los modelos basados en datos del conjunto de Andalucía predijeron una mayor favorabilidad de las condiciones para el entorno de los Montes de Málaga que los propios modelos basados en datos ajustados a nuestra área de interés. En todos los modelos, los espacios más favorables para la presencia del alcornoque fueron en las zonas más elevadas y umbrosas. Los modelos basados en datos regionales proyectaron en la

cartografía una mayor importancia de los factores litológicos, mientras que los modelos basados en datos locales lo hicieron con factores relacionados con el modelo digital del terreno y su incidencia de los factores bioclimáticos en el control de la distribución de la especie. En todos los modelos los valores más bajos de favorabilidad se produjeron en las zonas más deprimidas y expuestas al mediodía.

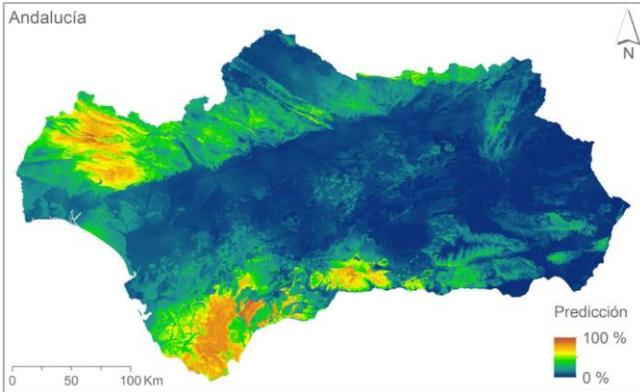


Figura 6. Distribución potencial de *Quercus suber* basada en masas mixtas (M1). Registros de presencia de toda Andalucía. Predicción para Andalucía. Fuente: Elaboración propia.

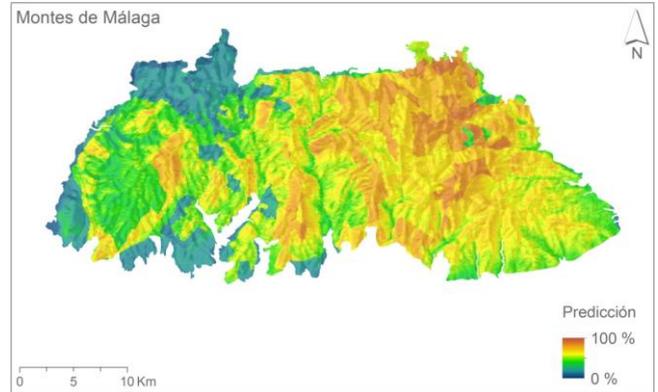


Figura 7. Distribución potencial de *Quercus suber* basada en masas mixtas. Registros de presencia de toda Andalucía (M1). Predicción para Montes de Málaga. Fuente: Elaboración propia.

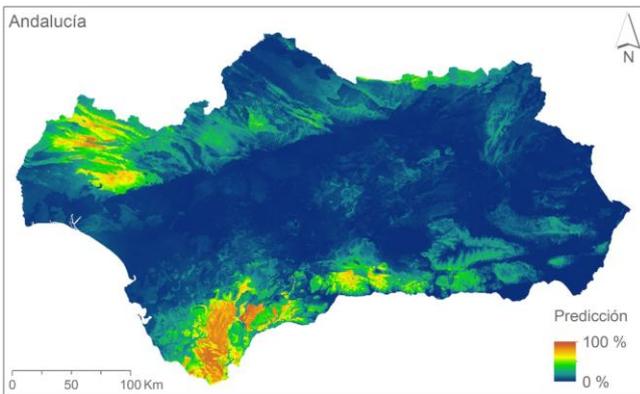


Figura 8. Distribución potencial de *Quercus suber* basada en masas puras (M2). Registros de presencia de toda Andalucía. Predicción para Andalucía. Fuente: Elaboración propia.

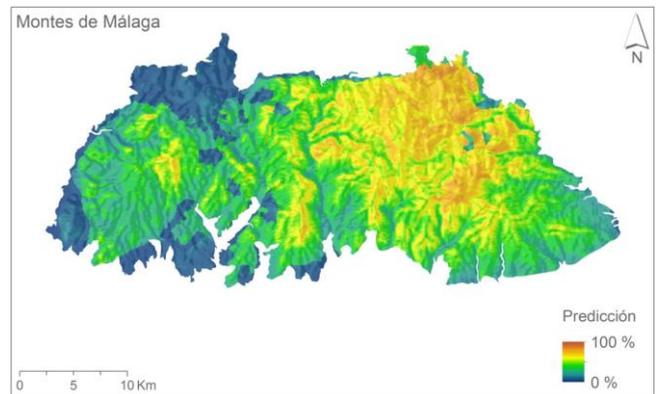


Figura 9. Distribución potencial de *Quercus suber* basada en masas puras (M2). Registros de presencia de toda Andalucía. Predicción para Montes de Málaga. Fuente: Elaboración propia.

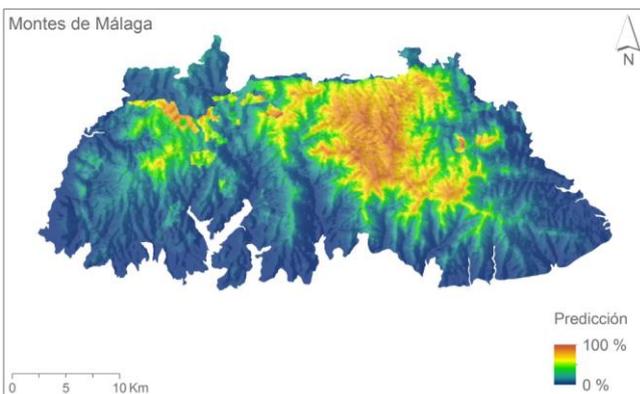


Figura 10. Distribución potencial de *Quercus suber* basada en masas puras (M3). Registros de presencia de Montes de Málaga. Predicción para Andalucía. Fuente: Elaboración propia.

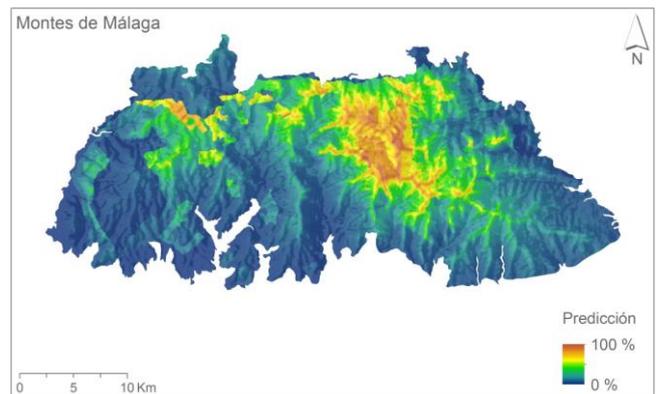


Figura 11. Distribución potencial de *Quercus suber* basada en masas puras (M4). Registros de presencia de Montes de Málaga. Predicción para Montes de Málaga. Fuente: Elaboración propia.

3.3 Evaluación de modelos e importancia de las variables explicativas y los registros de presencia

Todos los modelos ofrecieron una buena capacidad discriminante. Obtuvimos un mejor ajuste del AUC a medida que confinamos registros de presencia y área de estudio (Tabla 3). En cualquier caso, más allá de la utilidad para conocer la capacidad discriminante de un modelo, el AUC no es un estadístico adecuado para comparar entre modelos entrenados en áreas con distinta extensión (Lobo et al., 2008).

Modelo	Descripción	AUC Promedio	AUC Mínimo	AUC Máximo
Modelo 1 (M1)	Masas mixtas y variables de Andalucía	0,872	0,864	0,876
Modelo 2 (M2)	Masas puras y variables de Andalucía	0,907	0,888	0,914
Modelo 3 (M3)	Masas mixtas y variables de Montes de Málaga	0,914	0,897	0,934
Modelo 4 (M4)	Masas puras y variables de Montes de Málaga	0,928	0,902	0,939

Tabla 3. Evaluación de modelos con AUC (Area Under the Curve).

Las curvas de respuesta de la especie traducen al espacio ecológico la influencia de cada variable en la predicción. A escala regional, la predicción muestra cómo la especie responde conforme se produce un descenso de la evapotranspiración potencial y un aumento de las precipitaciones (hasta un umbral máximo), así como también muestra predilección por determinadas clases litológicas. La termicidad de la especie se representa en la curva de respuesta regional. La distribución en el conjunto de la región, como era de esperar, respondió en sentido inverso a uno de sus principales factores limitantes, la temperatura media del mes más frío (tmf), pues la predicción revela una mayor idoneidad para la especie según aumenta este parámetro. De hecho, es poco común que la especie se encuentre presente más allá de los 1000 metros sobre el nivel del mar. Las poblaciones más elevadas se encuentran entorno a los 1300 m en Haza del Lino (Granada). Sin embargo, a escala local (en el entorno de Málaga), las poblaciones mostraron preferencia por los lugares más frescos del área de estudio, que realmente no son zonas donde la temperatura suponga un auténtico factor limitante para la especie, sino más bien todo lo contrario, pues esta reducción de la temperatura también provoca una reducción de la ETP, lo que permite a las poblaciones locales sobrellevar mejor el estrés hídrico.

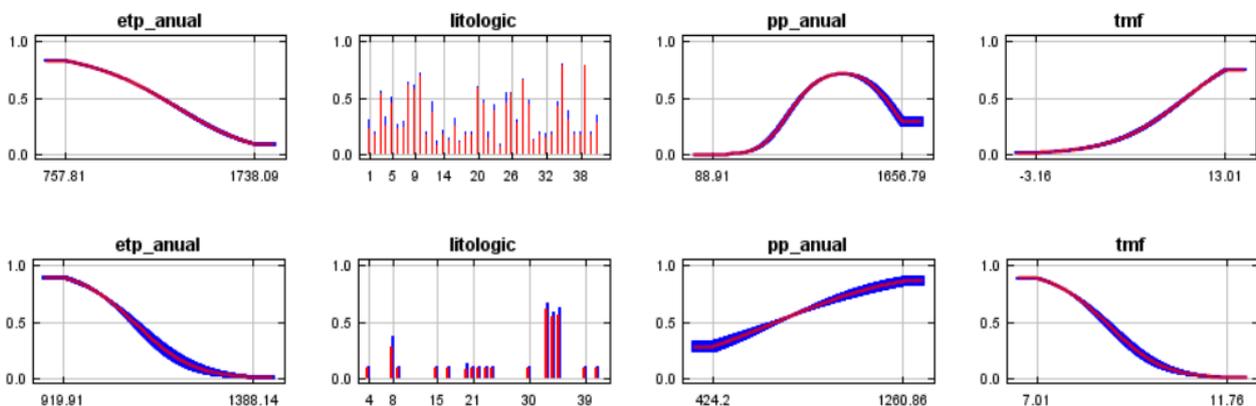


Figura 12. Curvas de respuesta de *Quercus suber*. Fila superior: a nivel regional. Fila inferior: a nivel local. Fuente: elaboración propia.

Respecto a la importancia de las variables predictoras. Todos los modelos mostraron un binomio de variables fundamentales para explicar la distribución: la precipitación anual y la litología. La evapotranspiración potencial tuvo una mayor importancia para explicar la distribución potencial a escala local: las zonas altas y umbrosas son las más idóneas. Los modelos basados en datos locales y masas puras proyectan zonas idóneas más similares a los lugares donde se encuentran las actuales poblaciones, y los que están basados en datos regionales y masas mixtas ofrecen zonas idóneas más extensas que guardan relación con poblaciones vecinas.

4. CONCLUSIONES

Todos los modelos predijeron una distribución potencial del alcornoque mucho mayor que la distribución actual, como ocurre con muchas especies arbóreas en la eco-región mediterránea, mostrando además una buena capacidad predictiva. Las precipitaciones y la litología fueron las variables con mayor importancia para explicar la distribución de la especie.

Los modelos de nicho ecológico son útiles para caracterizar los factores que controlan la distribución de las especies. Aunque conviene emplear un “extent” que abarque todo el rango de condiciones de una especie o comunidad, las predicciones basadas en datos locales pueden servir para la caracterización de los factores ambientales que explican mejor la distribución de determinadas poblaciones locales.

Concluyendo, la modelización del nicho ecológico constituye un efectivo aparato teórico-empírico y una poderosa herramienta para el estudio de los factores que controlan la distribución de las especies y, por tanto, emerge como un buen soporte para el estudio integrado de la distribución de los seres vivos en el marco de la ordenación del territorio y la gestión medioambiental.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Austin, M., 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecol. Modell.* 200, 1–19.
- Benito, B.M., Lorite, J., Pérez-Pñerez, R., Gómez-Aparicio, L., Peñas, J., 2014. Forecasting plant range collapse in a mediterranean hotspot: When dispersal uncertainties matter. *Divers. Distrib.* 20, 72–83.
- Darwin, C., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, 1st edn. ed. Murray, John, London.
- Efron, B., 1981. Nonparametric estimates of standard error: The jackknife, the bootstrap and other methods. *Biometrika* 68, 589–599.
- Ferre Bueno, E., 1999. Las unidades naturales de la provincia de Málaga, en: *Elementos de Los Paisajes de La Provincia de Málaga*. pp. 13–22.
- Ferreras Chasco, C., Hidalgo Hijano, C., 1991. *Biogeografía y edafogeografía*. Síntesis, Madrid.
- Gómez Moreno, M.L., 1989. *La montaña malagueña, estudio ambiental y evolución de su paisaje*. Diputación Provincial de Málaga, Málaga.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Modell.* 135, 147–186.
- Hidalgo, P.J., Marín, J.M., Quijada, J., Moreira, J.M., 2008. A spatial distribution model of cork oak (*Quercus suber*) in southwestern Spain: A suitable tool for reforestation. *For. Ecol. Manage.* 255, 25–34.
- Humboldt, A. Von, 1805. *Essai sur le Géographie des Plantes*. Schoell, Lebrault & CO, París.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 415–427.
- James, G., Witten, D., Hastie, T., Tibshirani, R., 2013. *An Introduction to Statistical Learning, with Applications in R*. Springer.
- Justicia Segovia, A., 1988. *La axarquía malagueña y la costa oriental*. Editorial Arguval, Málaga.
- Latorre, R.E.Z., 1996. Restauracion del alcornocal en andalucia. *eleccion* 9–19.
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A., Real, R., 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 145–151.
- Mateo, R.G., Felicísimo, Á.M., Muñoz, J., 2011. Modelos de distribución de especies : Una revisión sintética *Species distributions models : A synthetic revision*. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 84, 217–240.

- Montero González, G., Cañellas, I.M., 2002. El alcornoque (*Quercus suber*. L). Manual de reforestación y cultivo. Madrid.
- Naimi, B., Hamm, N.A.S., Groen, T.A., Skidmore, A.K., Toxopeus, A.G., 2014. Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography (Cop.)*. 37, 191–203.
- Ninyerola, M., Pons, X., Roure, J.M., 2000. A methodological approach of climatological modelling of air temperature and precipitation through GIS techniques. *Int. J. Climatol.* 20, 1823–1841.
- Phillips, S.J., Dudi, M., 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography (Cop.)*. 31, 161–175.
- Pulliam, H.R., 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecol. Lett.* 3, 349–361.
- Radosavljevic, A., Anderson, R.P., 2014. Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *J. Biogeogr.* 41, 629–643.
- Rediam, 2011. Guía Técnica SIOSE Andalucía 2011. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Sevilla.
- Rediam, 2007. Cartografía de la vegetación y flora a escala de detalle (1:10.000). Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Sevilla.
- Sanz de Galdeano, C., 1997. La zona interna bético-rifeña antecedentes, unidades: tectónicas, correlaciones y bosquejo de reconstrucción paleográfica. Universidad de Granada. Granada.
- Soberón, J., Townsend Peterson, A., 2005. Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodivers. Informatics* 2, 1–10.
- Vessella, F., Schirone, B., 2013. Predicting potential distribution of *Quercus suber* in Italy based on ecological niche models: Conservation insights and reforestation involvements. *For. Ecol. Manage.* 304, 150–161.