



ARTÍCULO DE REVISIÓN

Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética

Species distributions models: A synthetic revision

RUBÉN G. MATEO^{1,3,*}, ÁNGEL M. FELICÍSIMO² & JESÚS MUÑOZ^{3,4}¹ Universidad de Castilla-La Mancha, Av. Carlos III s/n, 45071 Toledo, España² Escuela Politécnica, Universidad de Extremadura, 10071 Cáceres, España³ Real Jardín Botánico (CSIC), Plaza de Murillo 2, 28014 Madrid, España⁴ Universidad Tecnológica Indoamérica, Quito, Ecuador

*Autor correspondiente: ruben.gmateo@uclm.es

RESUMEN

En los últimos años se ha generalizado una nueva herramienta que permite analizar objetivamente los patrones espaciales de presencia de organismos: los modelos de distribución de especies. Estos modelos se basan en procedimientos estadísticos y cartográficos que partiendo de datos reales de presencia permiten inferir zonas potencialmente idóneas en función de sus características ambientales. Los datos de colecciones de historia natural pueden ser utilizados para este fin adquiriendo así una nueva utilidad. Los modelos han evolucionado desde su aplicación a especies aisladas hasta análisis de cientos o miles de taxones para combinarlos en el análisis de la biodiversidad y riqueza específica. En este trabajo se hace una revisión sobre la variedad de métodos utilizables, sus potencialidades e inconvenientes y los factores limitantes que influyen en la interpretación de lo que los modelos de distribución significan.

Palabras clave: modelización ecológica, modelos de distribución de especies, revisión.

ABSTRACT

In the last years a new tool has become widely used in ecological studies: species distribution models. These models analyze the spatial patterns of presence of organisms objectively, by means of statistical and cartographic procedures based on real data. They infer the presence of potentially suitable areas according to their environmental characteristics. Data stored in natural history collections can be used for this purpose, which gives new opportunities to use to these types of data. The models have evolved from the analysis of single species to the study of hundreds or thousands of taxa which are combined for the assessment of biodiversity and species richness. In this paper we review the variety of methods used, their potential and weaknesses, and the limiting factors that influence the interpretation of species distribution models.

Key words: ecological modeling, revision, species distribution models.

INTRODUCCIÓN

La generalización de los Sistemas de Información Geográfica y el desarrollo de técnicas estadísticas aplicadas ha permitido en los últimos años la expansión de herramientas para el análisis de los patrones espaciales de presencia y ausencia de especies: los modelos de distribución de especies (Franklin 1995, Guisan & Zimmermann 2000, Rushton et al. 2004, Foody 2008, Swenson 2008). Los modelos de distribución de especies están en pleno desarrollo y expansión con nuevos métodos y estrategias para el tratamiento e interpretación (Wilson et al. 2005, Elith et al. 2006, Ferrier & Guisan 2006, Mateo 2008). Como consecuencia, se han acumulado

abundantes artículos con contribuciones metodológicas y teóricas significativas para la modelización de la distribución de especies.

Este trabajo sintetiza la información disponible en la actualidad de una forma ordenada. Para ello se ha partido de las principales revisiones publicadas hasta la fecha (Guisan & Zimmermann 2000, Elith 2002, Rushton et al. 2004, Guisan & Thuiller 2005, Soberón & Peterson 2005, Araújo & Guisan 2006, Peterson 2006, Hirzel & Lay 2008, Jiménez-Valverde et al. 2008, Mateo 2008, Elith & Leathwick 2009), que han sido complementadas, en cada apartado que se trata, con otros trabajos pertinentes para el tema en discusión, incluyendo gran cantidad de ejemplos. Por lo tanto, es un trabajo de gran

relevancia para científicos no vinculados con esta herramienta y estudiantes que se quieren iniciar en esta técnica de modelización.

BASES DE LOS MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES

Definimos un modelo como una representación parcial de la realidad que refleja algunas de sus propiedades. Los modelos son, por tanto, simplificaciones, debidas tanto a la necesidad de reducir la complejidad del objeto real como a nuestro desconocimiento de muchas de sus propiedades. Los modelos de distribución de especies son por tanto representaciones cartográficas de la idoneidad de un espacio para la presencia de una especie en función de las variables empleadas para generar dicha representación. La idoneidad no es más que la relación matemática o estadística entre la distribución real conocida y un conjunto de variables independientes que se usan como indicadores. Estas variables suelen ser geológicas, topográficas o climáticas, y se espera que con algunas de ellas, individualmente o en combinación, se puedan definir los factores ambientales que delimiten las condiciones favorables para la presencia de la especie (Guisan & Zimmermann 2000). La construcción de modelos de distribución de especies es, esencialmente, un proceso de clasificación (Guisan & Zimmermann 2000). La variable dependiente es dicotómica (presencia/ausencia) y las independientes pueden ser cuantitativas (e.g., temperatura o elevación) o nominales (e.g., litología o uso del suelo). Los métodos implicados son clasificadores que deben generar un valor numérico para cada punto del terreno. Dicho valor refleja, directa o indirectamente, la idoneidad de presencia de la especie en función de los valores locales de las variables independientes.

Las primeras aproximaciones para modelizar la distribución de especies a partir de sus relaciones con variables ambientales tienen casi 50 años (Godron 1965). No obstante, la disponibilidad de los Sistemas de Información Geográfica permitió comenzar el proceso de construcciones cartográficas en sentido estricto. Los primeros métodos se basaron esencialmente en la determinación de envueltas ambientales (Nix 1986), método que

continúa utilizándose (Vargas et al. 2004, Tsoar et al. 2007). Desde entonces se han desarrollado técnicas de modelización más complejas y flexibles que buscan superar problemas como la colinearidad entre variables independientes, sesgos de muestreo o inclusión de variables nominales, entre otros (Muñoz & Felicísimo 2004, Phillips 2008, Phillips et al. 2009).

La construcción de modelos de distribución de especies se realiza en una serie de pasos (Fig. 1), cada uno de los cuales presenta múltiples alternativas de ejecución que influyen en la calidad del resultado final. En un primer paso, los datos conocidos sobre la distribución del organismo se asocian matemática o estadísticamente con diferentes variables independientes que describen las condiciones ambientales. De existir, esta relación se extrapola al resto del área de estudio y se obtiene un valor en cada lugar que suele interpretarse como la probabilidad de presencia de la especie en ese punto. En realidad, solo señalan la similitud ambiental de cada punto del terreno con las zonas de presencia actual de la especie. La “probabilidad de presencia” es, por tanto, una interpretación abusiva de la medida de similitud ambiental que debería ser interpretada, como mucho, como un valor de idoneidad para el desarrollo de la especie. Así, por ejemplo, es posible que el modelo delimite zonas potenciales muy alejadas geográficamente de las actuales; la probabilidad de encontrar la especie en ellas no es a priori alta, aunque potencialmente las condiciones ambientales fueran favorables.

En la bibliografía científica estos modelos han recibido denominaciones diferentes en función de su interpretación. Por ejemplo, modelos de nicho (niche models), modelos de idoneidad (suitability models) o modelos predictivos del hábitat (predictive habitat distribution models). Últimamente se están unificando criterios y el término más frecuentemente utilizado es “modelos de distribución de especies” (species distribution models) que se reflejan cartográficamente en un mapa de idoneidad de hábitat o de hábitat potencial (habitat suitability maps). El debate en torno a la denominación de los modelos está fundamentado en la interpretación ecológica que reciben por diferentes autores. Algunos consideran que estamos trabajando

con “modelos de idoneidad”, que representan la distribución potencial de la especie entendiendo como tal aquel espacio donde podría estar presente la especie objeto de estudio en función de sus características ambientales (Felicísimo et al. 2005). Otros autores optan por describirlos como “modelos del hábitat potencial”, afirmando que el concepto de hábitat puede ser aplicado a la descripción de la asociación entre los organismos y los factores ambientales; entienden por tanto que la mayoría de las aproximaciones empleadas en modelización ecológica son ejercicios descriptivos de modelización del hábitat de una determinada especie (Kearney 2006). Por último, otros autores prefieren emplear el término “modelo del nicho ecológico” (e.g., Pulliam 2000, Vetaas 2002, Araújo & Guisan 2006), que sería la combinación de condiciones ecológicas que la especie objeto puede tolerar (Grinnell 1917).

Cuando además de este espacio multidimensional se tienen en cuenta las interacciones con otras especies (e.g., competencia) se hablará de nicho real (Hutchinson 1957). Otros autores, como Soberón (2007), diferencian entre nicho grinneliano y nicho eltoniano. El primero definido como las variables y condiciones ambientales fundamentales y no interactivas importantes para conocer las propiedades geográficas y ecológicas de una especie, dentro de un contexto espacial amplio; mientras que el eltoniano considera las interacciones bióticas y las relaciones entre los recursos y las especies, variables que pueden ser medidas en una escala local (Elton 1927). La discusión anterior no carece de sentido a la hora de interpretar el resultado final y de su aplicación al mundo real; los modelos son una herramienta con muchas aplicaciones (Peterson 2006) y deben ser interpretados correctamente.

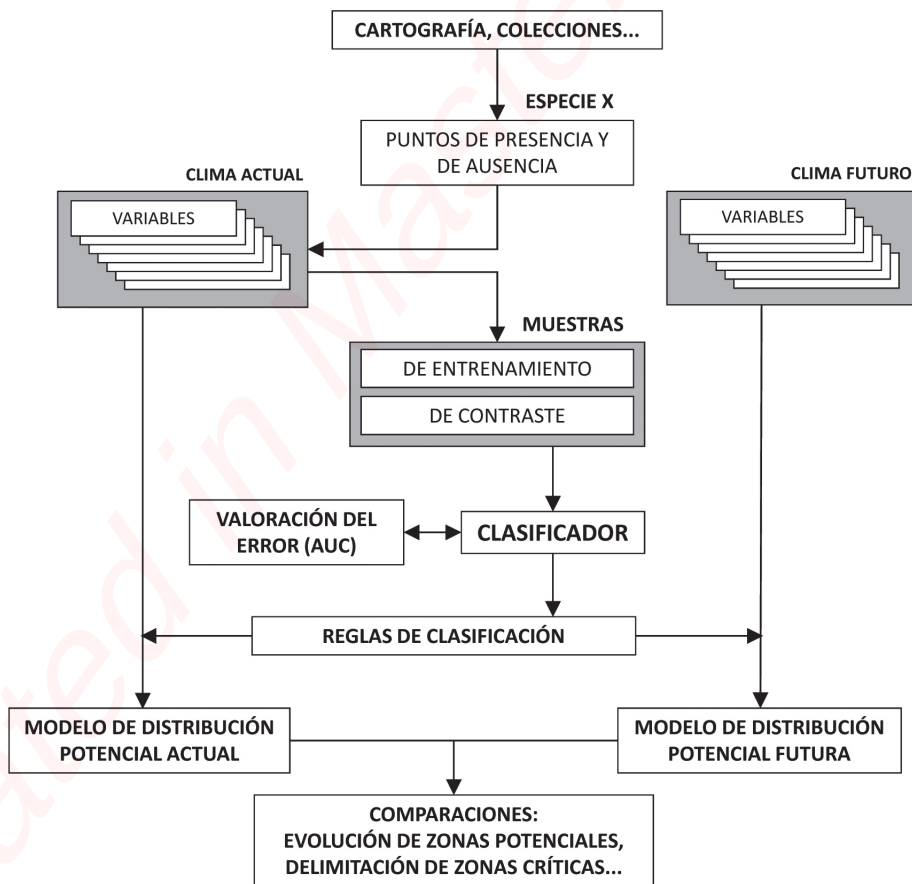


Fig. 1: Esquema de flujo de trabajo para la realización y validación de modelos de distribución de especies.

A schematic workflow for the generation and validation of species distribution models.

VARIABLE DEPENDIENTE (VARIABLES RESPUESTA)

En la mayoría de los estudios publicados solo se dispone de datos de presencia del organismo investigado (Zaniewski et al. 2002, Ottaviani et al. 2004, Olivier & Wotherspoon 2006, Tsoar et al. 2007), unos pocos estudios cuentan además con datos de ausencia (Manel et al. 2001, Elith et al. 2006, Graham et al. 2008) (Fig. 2), y hay finalmente ocasiones en las que se tienen datos de abundancia (Guisan et al. 1998, Guisan & Harrell 2000, Leathwick 2001, Pearce & Ferrier 2001, Cawsey et al. 2002). Generalmente, los datos provienen de muestreos no dirigidos (Soberón et al. 1996, Graham et al. 2004a) y de observaciones oportunistas (Brotons et al. 2007). Son raros los casos donde existen muestreos diseñados expresamente para estimar la distribución de un organismo (Guisan et al. 1998, Cawsey et al. 2002).

La mayor parte de la información referente a la distribución de especies está recogida en colecciones de historia natural –museos o herbarios– cada día más fácilmente accesibles vía Internet (Bisby 2000, Soberón & Peterson 2004, Guralnick et al. 2007). Estos datos suelen presentar algunos inconvenientes: (1) solo registran datos de presencia y no de ausencia; (2) Un porcentaje variable pero significativo presenta errores de georreferenciación e identificación taxonómica (Margules & Pressey 2000, Soberón & Peterson 2004, Rowe 2005, Edwards et al. 2006, Papeş & Gaubert 2007); (3) Están colectados con diferentes fines y por diferentes recolectores, sin una estrategia común de muestreo, por lo que en muchas ocasiones son una representación sesgada de la distribución de la especie (Reddy & Dávalos 2003, Soberón & Peterson 2004, Hopkins 2007, Papeş & Gaubert 2007, Schulman et al. 2007). En el caso de recolecciones a lo largo de

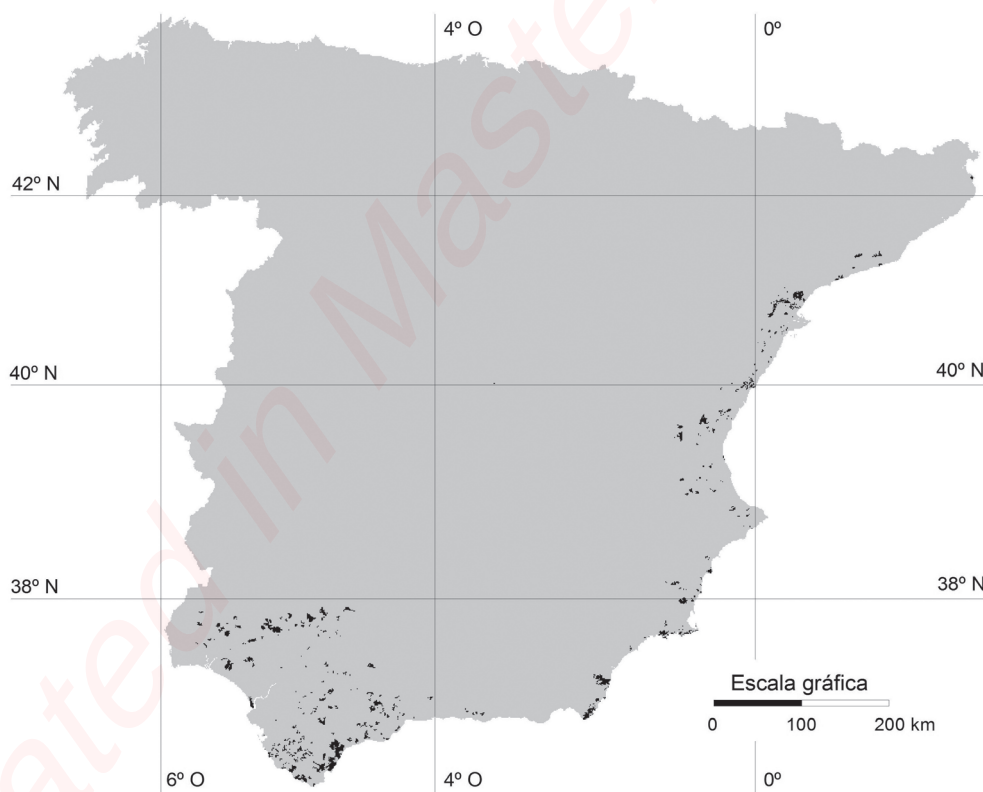


Fig. 2: Variable dependiente: en negro, presencia de *Chamaerops humilis* en España en la actualidad (fuente: Mapa Forestal de España). Las ausencias se extraen, en este caso, de superficies ocupadas por otras especies.

Dependent variable: in black, current distribution of *Chamaerops humilis* in Spain (source: Forest Map of Spain). Absence data were taken, in this case, from areas occupied by other species.

carreteras, el sesgo generado no tiene por qué ser evidente, ya que podría suceder que el trazado represente las diferentes regiones climáticas y una variedad de situaciones ambientales. Los trabajos de Kadmon et al. (2004) en Israel, de Loiselle et al. (2008) en Ecuador y de Osborne & Leitão (2009) en Bolivia concluyen que los modelos resultantes son fiables a pesar de no haber sido obtenidos mediante oportunista aleatorios y que el factor realmente limitante es el número mínimo de presencias con el que se generen los modelos, no el que hayan sido realizados mediante un muestreo oportunista. Algunos autores sugieren remuestrear los datos para superar estos inconvenientes (Araújo & Guisan 2006), aunque el limitado número de datos disponibles hace imposible esta estrategia en la mayoría de los casos. A pesar de sus limitaciones y las críticas que reciben los trabajos que emplean únicamente datos de presencia, la realidad es que la inmensa mayoría de estudios se basan –exclusivamente– en este tipo de datos, ya que no existen datos de ausencias (e.g., Graham et al. 2004a, Mateo et al. 2010b).

VARIABLES INDEPENDIENTES (INDICADORES MEDIOAMBIENTALES)

Los factores ambientales tienen un efecto sobre la distribución de las especies, ya sea de una forma directa o indirecta (Guisan & Zimmermann 2000). Estas relaciones entre organismos y medio abiótico son una de las causas de los patrones espaciales de distribución, lo que hace que la distribución de los organismos sea descrita razonablemente bien por factores climáticos a escalas espaciales amplias, de kilómetros. Sin embargo, a escalas menores –cientos de metros o menos–, es probable que la distribución responda a factores como la distribución de recursos y variaciones microtopográficas en las condiciones ambientales. Por lo tanto, la extensión espacial y la escala del trabajo condicionan la selección de variables independientes a incluir en la modelización. Lo razonable es incluir variables que cumplan simultáneamente tres condiciones. La primera es que sean potencialmente explicativas, es decir, que tengan una relación potencial con la distribución de la especie (ver

Hirzel & Lay 2008), bien como factor limitante, bien como indicador a través de relaciones indirectas. La segunda es que muestren una variabilidad significativa en la zona de estudio. Finalmente, la tercera es que sean independientes o, al menos, no estén excesivamente correlacionadas entre sí, especialmente si se busca una interpretación biológica de los resultados (Graham 2003, Muñoz & Felicísimo 2004).

Las variables ambientales comúnmente utilizadas son: (1) variables climáticas, generadas normalmente a partir de la interpolación de datos de estaciones climatológicas y utilizando la elevación como covariable (Hijmans et al. 2005, Soria-Auza et al. 2010, Felicísimo et al. 2011) (Fig. 3); (2) información sobre edafología, litología y geología, que representan la dependencia de la vegetación con el tipo de sustrato; (3) elevación y variables derivadas, tanto topográficas –pendiente, curvatura o rugosidad–, microclimáticas –radiación solar potencial– como hidrológicas –red de drenaje o flujo potencial–; (4) variables obtenidas mediante teledetección, como índices de vegetación, temperatura en superficie o clasificaciones de la cubierta del suelo (ver Bradley & Fleishman 2008), que han sido relativamente poco empleadas aunque tienen un importante potencial (Muñoz et al. 2004, Zimmermann et al. 2007, Buermann et al. 2008, Saatchi et al. 2008, Tingley & Herman 2009); (5) finalmente, algunos modelos han tenido en cuenta variables de tipo demográfico y de ocupación del espacio, como índices de población, accesibilidad, densidad o proximidad a vías de comunicación, que son útiles como indicadores del grado de influencia antrópica (Pahari & Murai 1999, Cuesta et al. 2003, Kadmon et al. 2004).

MÉTODOS DE MODELIZACIÓN

Los modelos de distribución de especies pueden generarse, en principio, con cualquier clasificador estadístico apropiado para el tipo de variable modelizada, dicotómica si tenemos datos de presencia/ausencia y continua si son datos de abundancia. La revisión más completa hasta el momento de los métodos disponibles es Elith et al. (2006), donde se mencionan las

ventajas y problemas de cada método. Las diferentes técnicas se pueden clasificar básicamente en tres grupos:

Técnicas discriminantes

Son aquellas que necesitan datos de presencia y ausencia para construir el clasificador. Pueden subdividirse a su vez en: (1) árboles de clasificación –CART, classification and regression trees– (Breiman et al. 1984) y la pléyade de técnicas derivadas, como random forest (Breiman 2001), boosted regression trees –BRT– (Friedman 2001, Elith et al. 2008) o mixture discriminant analysis –MDA– (Hastie & Tibshirani 1996); (2) técnicas de ordenación, como el análisis de correspondencia canónica –CCA– (Guisan et al. 1999); (3) redes neuronales –ANN, assisted neural network– (Pearson et al. 2002, Venables & Ripley 2002);

(4) multivariate adaptive regression splines –MARS– (Friedman 1991); (5) modelos lineales generalizados –GLM, generalized linear models–, entre los que la regresión logística puede considerarse el método pionero (McCullagh & Nelder 1989), al que han seguido técnicas como support vector machines –SVM– (Vapnik 1995) o generalized regression analysis and spatial prediction o GRASP (Lehmann et al. 2003); (6) modelos aditivos generalizados –GAM, generalized additive models– (Hastie & Tibshirani 1986), BRUTO (Hastie et al. 1994); (7) regresión por cuantiles (Vaz et al. 2008); (8) estadística bayesiana (Ternansen et al. 2006, Latimer et al. 2009); y (9) máxima entropía, entre los que destaca Maxent (Phillips et al. 2006, Phillips & Dudík 2008). Maxent genera sus propias ausencias, denominadas “background” por lo que no es necesario introducir datos de ausencia en el programa.

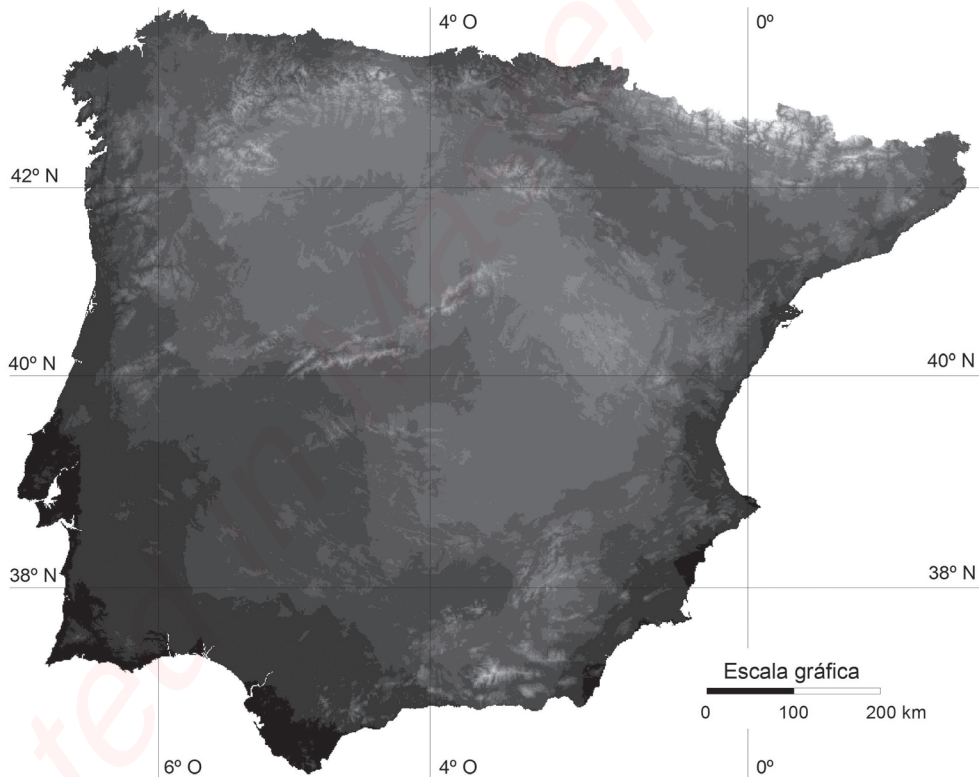


Fig. 3: Las variables independientes usadas en modelado de distribución de especies son frecuentemente variables climáticas. En esta figura se muestra el mapa de temperatura media de las mínimas de febrero para el periodo 1961-1990. El rango va desde los -16.2 °C (gris claro) hasta los 8.4 °C (negro). Las temperaturas mínimas pueden actuar como limitantes para la vegetación.

The independent variables used on ecological modeling are often climatic variables. This figure shows the map of the average of the minimum February temperatures for the period 1961-1990. They range from -16.2 °C (light gray) to 8.4 °C (black). Minimum temperatures limit vegetation growth.

De algunos de estos métodos han surgido extensiones de tipo “multirrespuesta”, que utilizan como ausencias aquellos lugares en donde no se ha encontrado el organismo objeto de estudio, pero sí otros relacionados –ecológica o filogenéticamente– con él (Elith & Leathwick 2007).

Técnicas descriptivas

Estas técnicas, que solo requieren datos de presencia, fueron las primeras utilizadas en modelización: (1) deductivas, como la opinión del experto, (2) envueltas geográficas o convex hull (Worton 1995); (3) envueltas ambientales, como BIOCLIM (Busby 1986, 1991), ANUCLIM (Houlder et al. 1999), BIOMAP (Nix and Switzer 1991), HABITAT (Walker & Cocks 1991) o FLORAMAP (Jones & Gladkov 1999); (4) métodos de distancias matemáticas, como DOMAIN, que utiliza la distancia de Gower (Walker & Cocks 1991, Carpenter et al. 1993) o Biomapper, ENFA, LIVES y MADIFA, que se basan en la distancia de Mahalanobis (Hirzel et al. 2002, Calenge et al. 2008); y, finalmente, (5) Expectation-Maximization Algorithm –EM– (Ward et al. 2008).

Técnicas mixtas

Estos métodos emplean varias reglas, algunas de ellas descriptivas y otras discriminantes, a la vez que generan sus propias pseudo-ausencias; Desktop-GARP (Stockwell & Peters 1999) y OM-GARP (Elith et al. 2006) son los mejor y más ampliamente conocidos.

A partir de los modelos individuales obtenidos con diferentes métodos se pueden generar “modelos de consenso”, en los que el modelo final indica el grado de coincidencia entre varios modelos (Araújo & New 2007, Marmion et al. 2009); BIOMOD (Thuiller et al. 2009) es una herramienta programada específicamente para la generación de modelos de consenso.

APLICACIONES DE LOS MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES

Las aplicaciones de los modelos de distribución de especies son muy numerosas, y cada día aparecen nuevas ideas para sacar

fruto de estos métodos. Entre los campos de aplicación quizás los más evidentes sean los relacionados con la riqueza de especies (Cumming 2000, Lehmann et al. 2002, Hortal et al. 2004, Wohlgemuth et al. 2008) y su distribución, habiendo sido publicados trabajos para casi cada grupo imaginable: angiospermas (Wohlgemuth et al. 2008) (Fig. 4), endemismos vegetales (Raes et al. 2009), helechos (Zaniewski et al. 2002), anfibios (Pineda & Lobo 2008, Puschendorf et al. 2009, Zanini et al. 2009), hongos (Wollan et al. 2008), himenópteros (Hinojosa-Díaz et al. 2009), primates (Thorn et al. 2009), briófitos (Vegar et al. 2009), reptiles (Martínez-Freiría et al. 2008), aves (Brambilla et al. 2009), insectos (Titeux et al. 2009), peces (Domínguez-Domínguez et al. 2006) o cetáceos (Hamazaki 2002), por presentar unos pocos ejemplos. También han sido aplicados a la distribución potencial de comunidades (Felicísimo et al. 2002, Felicísimo et al. 2005, Maggini et al. 2006), de hábitats amenazados (Mücher et al. 2009, Riordan & Rundel 2009), de especies en el pasado (Benito Garzón et al. 2007, Carnaval & Moritz 2008, Pearman et al. 2008, Nogués-Bravo, 2009, Alba-Sánchez et al. 2010) incluyendo la localización de refugios de flora en el pasado (Médail & Diadema 2009). Otras aplicaciones han sido el estudio del riesgo asociado a las especies invasoras (Kolar & Lodge 2002, Peterson 2003, Broennimann et al. 2007, Fitzpatrick et al. 2007, Richardson & Thuiller 2007, Beaumont et al. 2009, Herborg et al. 2009), la protección y conservación de especies amenazadas (Godown & Peterson 2000, Benito De Pando & Peñas De Giles 2007, Parviainen et al. 2008, Parviainen et al. 2009, Williams et al. 2009), los posibles efectos del cambio climático (Iverson et al. 1999, Pearce & Ferrier 2001, Peterson et al. 2002a, Iverson 2004, Araújo et al. 2005a, Araújo et al. 2006, Benito-Garzón 2006, Benito-Garzón et al. 2007, Botkin et al. 2007, Felicísimo et al. 2011, Loarie et al. 2009) (Fig. 5), los patrones de diversidad (Ortega-Huerta & Peterson 2004, Ferrier et al. 2007, Hortal 2008) (Fig. 6), el diseño de reservas (Araújo & Williams 2000, Margules & Pressey 2000, Ortega-Huerta & Peterson 2004, Hannah et al. 2007, Early et al. 2008), estudios de conservación (Flather et al. 1997, Araújo et al. 2005b, Ceballos et al. 2005, Rissler et al. 2006, Rodríguez et al. 2007,

Mateo 2008), filogeografía (Peterson et al. 1999, Graham et al. 2004b, Weaver et al. 2006, Waltari & Guralnick 2009), biogeografía (Lobo et al. 2001, Luoto et al. 2006, Richards et al. 2007), delimitación de regiones biogeográficas (Peters & Thackway 1998), localización de lugares donde pueden existir nuevas especies (Raxworthy et al. 2003), localización de nuevas presencias de especies raras (Bourg et al. 2005, Williams et al. 2009), delimitación de lugares para futuros trabajo de campo (Guisan et al. 2006), reintroducción de especies amenazadas (Wiser et al. 1998, Danks & Klein 2002, Martínez-Meyer et al. 2006), localización de corredores óptimos para la distribución de especies (Williams et al. 2005), conservación de especies raras (Bourg et al. 2005, Sattler et al. 2007, Parviainen et al. 2008), delimitación de puntos calientes de biodiversidad (Schwartz 1999, Richardson et al. 2006), el contraste de hipótesis relacionadas con la teoría de la evolución (Peterson et al. 1999), los efectos de

las actividades humanas en la distribución de especies (Jarnevich et al. 2006, Seoane et al. 2006), la taxonomía (Gaubert et al. 2006) y la distribución potencial de enfermedades infecciosas (Peterson et al. 2002b).

Esta enorme variedad de aplicaciones exige tener claras las potencialidades y limitaciones de los MDE, como se comenta en el siguiente apartado.

LIMITACIONES DE LOS MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES

La naturaleza es compleja y heterogénea y no es razonable esperar que los modelos nos reflejen con precisión los mecanismos inherentes a un proceso espacio-temporal tan complejo como es la distribución de las especies. En la bibliografía se encuentran trabajos diversos sobre las limitaciones asociadas a estos modelos (Guisan &

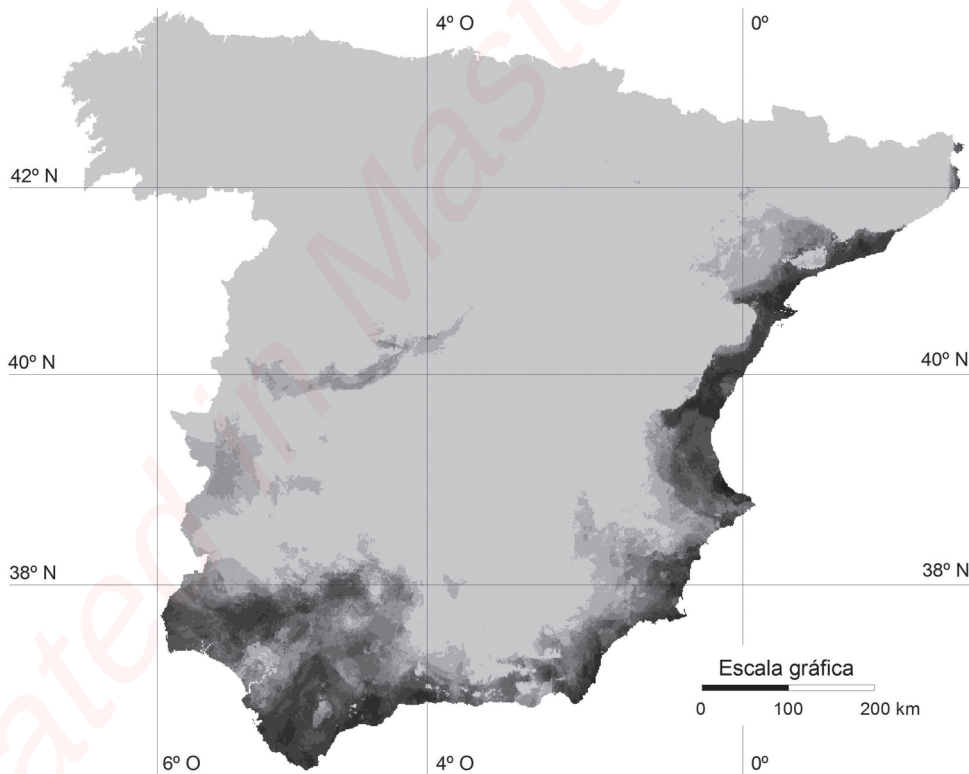


Fig. 4: Mapa de distribución potencial de *Chamaerops humilis*, la única palmera autóctona de Europa, para la actualidad. La idoneidad aumenta cuanto más oscuro el tono.

Potential distribution map for current climate of *Chamaerops humilis*, the only palm native to Europe. Darker tone indicates increasing suitability.

Zimmermann 2000, Pearson & Dawson 2003, Hampe 2004, Pearson & Dawson 2004, Guisan & Thuiller 2005, Soberón & Peterson 2005, Pearson et al. 2006, Zurell et al. 2009). Muchas de estas limitaciones son inherentes al proceso y difícilmente salvables, mientras que otras están siendo el objeto de investigaciones en la actualidad (Pearson & Dawson 2004). A continuación describiremos brevemente las limitaciones más comúnmente destacadas en la literatura.

Hipótesis de pseudoequilibrio y representatividad

Al generar modelos se asume que la población está en equilibrio o pseudoequilibrio con las condiciones ambientales (Araújo & Pearson

2005). Eso supone que la distribución de la especie es estable en el tiempo y el espacio, algo que normalmente se desconoce, al igual que se ignora cómo afectarían al modelo las desviaciones con respecto al equilibrio. Por ejemplo, los bosques mediterráneos cubren en la actualidad una porción reducida de su área original, fundamentalmente a causa de su tala. Los modelos generados para estas especies serán muy conservadores por faltar datos de presencia en lugares que hoy son cultivos, pero cuyo óptimo desconocemos. Otro ejemplo lo tenemos en los modelos de etapas climáticas, al final de la sucesión ecológica, que normalmente se acercan más a la realidad que los de especies pioneras o etapas intermedias (Guisan et al. 2007b).

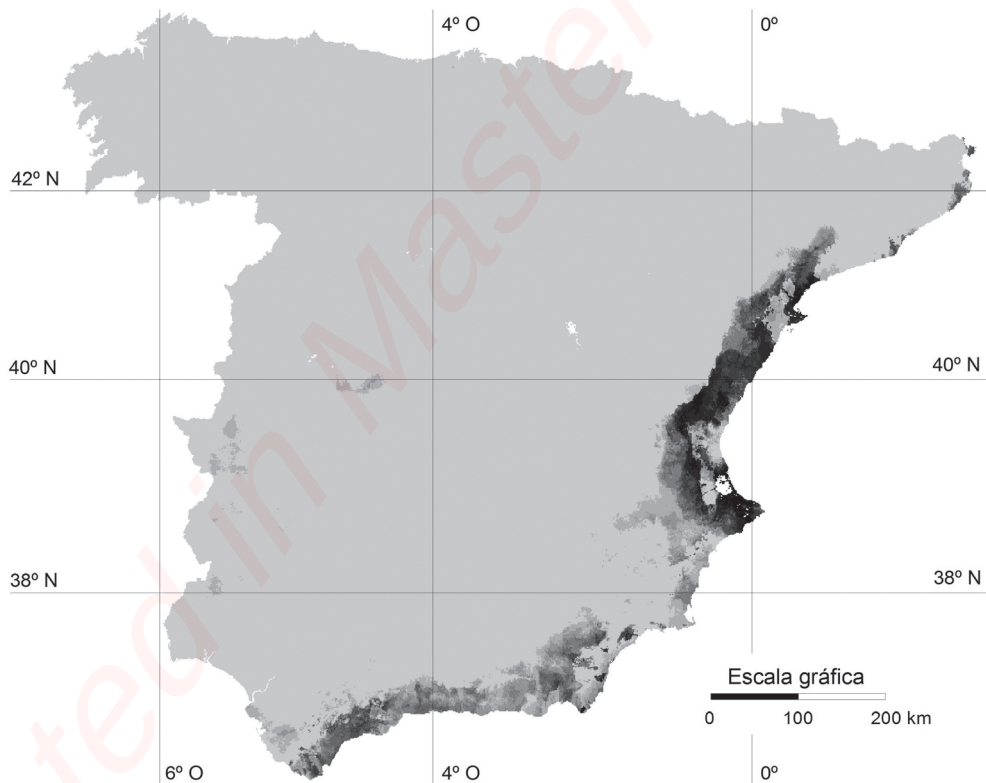


Fig. 5: Mapa de distribución potencial de *Chamaerops humilis* para el periodo 2041-2070 según las previsiones de cambio climático del modelo CGCM2, escenario A2. Como en la figura anterior, la idoneidad aumenta cuanto más oscuro el tono de gris. Estas proyecciones permiten modelizar los cambios potenciales de distribución de especies cuando los escenarios definidos por las variables independientes cambian.

Potential distribution map of *Chamaerops humilis* for the period 2041-2070 according to GCM CGCM2, scenario A2. Darker tone indicates increasing suitability. These projections allow to model the potential changes in species distribution when the scenarios defined by the independent variables change.

Relaciones bióticas

La distribución de las especies responde a procesos complejos donde las relaciones bióticas tienen una gran influencia. La competencia por ejemplo puede llevar a que las especies no ocupen más que una parte del área de distribución potencial (Anderson et al. 2002, Pearson & Dawson 2003). Este factor no se toma en consideración en la mayoría de los trabajos (Davis et al. 1998, Fitzpatrick et al. 2007), al igual que sucede con otras interacciones, como la facilitación, polinización, herbivoría, depredación (Sánchez-Cordero & Martínez-Meyer 2000, Hebblewhite et al. 2005), parasitismo (Peterson et al. 2002b), simbiosis o el mutualismo (Gutiérrez et al. 2005). Aunque

incorporar las relaciones bióticas a los modelos sería probablemente difícil, el desconocimiento casi universal sobre su dinámica a nivel de especies individuales ha hecho que sencillamente se ignoren por completo a la hora de generar modelos de distribución de especies. Tampoco hay consenso sobre su influencia, y mientras algunos autores consideran que estas interacciones solo tienen un efecto importante a escala local y a resolución detallada (Whittaker et al. 2001, Pearson & Dawson 2004, Guisan & Thuiller 2005), otros obtienen resultados opuestos (Araújo & Luoto 2007). Este es sin duda un campo que se desarrollará en el futuro inmediato, ya que se ha alcanzado una suficiente madurez en las técnicas para abordar tareas más complejas, como estas.

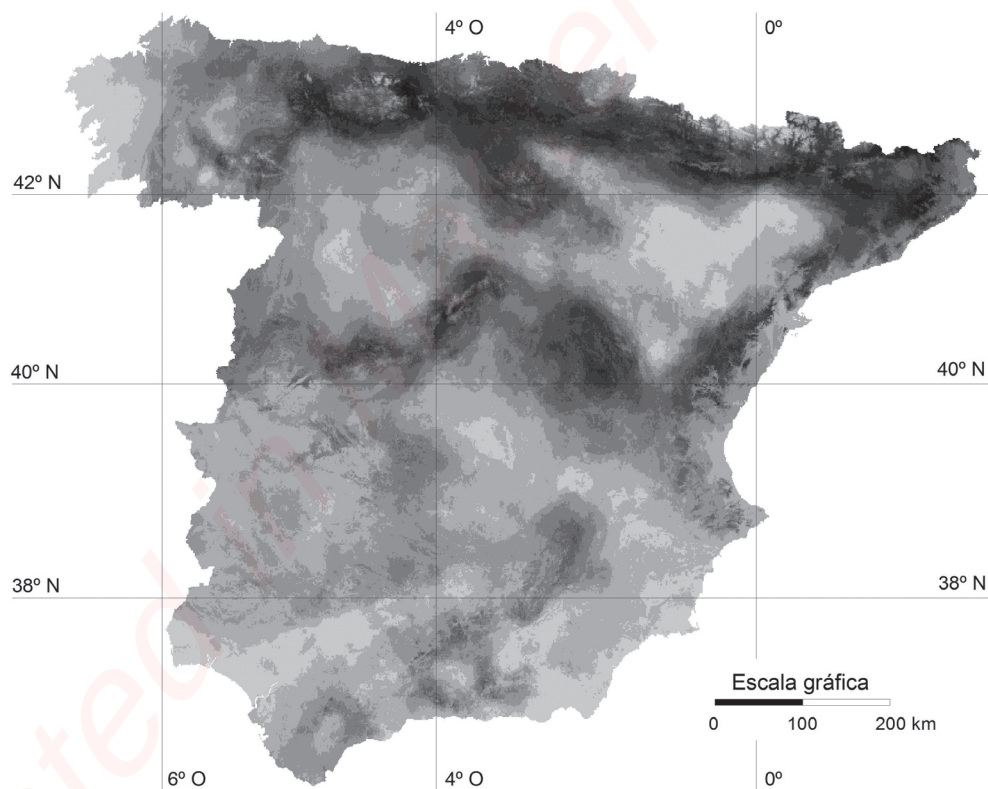


Fig. 6: La combinación de diferentes modelos de distribución potencial permite elaborar modelos de riqueza específica. Este mapa muestra esa estimación para el periodo actual donde el rango va desde cinco especies (gris claro) hasta 46 (negro). Las especies modeladas son leñosas propias de formaciones forestales y sus etapas de sucesión.

The sum of models of potential distribution generated for individual species allows modeling diversity richness. This map shows the estimate for the current climatic condition. It ranges from five species (light gray) to 46 (black). It was generated using woody species characterizing forest formations and their succession series.

Ausencia de la componente espacial en el proceso

Es paradójico que en la generación de los modelos de distribución de especies, cuyo resultado es un mapa, no se tengan en cuenta las relaciones espaciales entre los puntos a partir de los cuales derivan, ya que las coordenadas de cada presencia se utilizan exclusivamente para extraer los valores de las variables independientes en ese punto, sin considerar lo que sucede a su alrededor. Dos efectos derivados son que el valor de idoneidad de un punto concreto del terreno se estima con total independencia de los valores de sus vecinos, y que la posible correlación espacial resulta de la existencia de asociación entre las variables independientes, pero no de la estructura espacial de las presencias/ausencias. Debido a esta forma de generar los modelos es frecuente encontrar zonas potenciales separadas por amplias barreras climáticas cuando, en realidad, la especie está presente solamente en una de esas zonas y la otra podría considerarse aislada e inaccesible. Las soluciones a esta limitación existen, pero no están desarrolladas en las aplicaciones disponibles; se trataría de añadir una o más reglas en el cálculo de la idoneidad de forma que el contexto espacial de cada punto se tenga en cuenta en la estimación.

Ausencia de la componente temporal en el proceso

Los modelos de distribución de especies son fotografías fijas de un instante y no reflejan ningún proceso histórico ni pueden contemplarlo en sus reglas ni en sus clasificadores. Por este motivo no es posible tener en cuenta con facilidad factores históricos como eventos geológicos, antropogénicos o climáticos que han sucedido en el pasado, como glaciaciones o aparición de barreras biogeográficas (Guisan & Zimmermann 2000, Svenning & Skov 2006). Varios modelos han evaluado los escenarios climáticos como los propuestos por el IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), pero siguen siendo instantáneas en el sentido de que se calculan independientemente y no existen reglas de transición entre un periodo temporal y otro. Debido a esta limitación, no es posible proponer fácilmente modelos de expansión, de colonización o de extinción,

aunque hay algunos estudios que abordan estos temas con resultados interesantes (e.g., Martínez-Meyer & Peterson 2006, Peterson & Nyári 2007), si bien sería muy enriquecedor disponer de información sobre la capacidad de dispersión (Svenning & Skov 2004, Pearson & Dawson 2005, Lester et al. 2007) y de la probabilidad de supervivencia y arraigo, algo de lo que no suele haber información.

Dificultad de hacer modelos fiables para especies generalistas

Algo que ya ha sido puesto de manifiesto por distintos autores es que los modelos realizados para especies de distribución restringida son más fiables –a igual número de presencias– que los realizados con especies de amplia distribución (Kadmon et al. 2003, Seoane et al. 2005b, Papeş & Gaubert 2007, Pearson et al. 2007, Mateo et al. 2010a). Esto se debe a que en una especie generalista el rango de valores para cada variable obtenido con un número limitado de presencias es muy amplio, mientras que para las especies de distribución restringida las condiciones ambientales están muy claramente definidas por el mismo número de presencias, ya que el rango de valores es mucho menor.

Otra limitación relacionada con lo anterior es la posibilidad de que haya adaptaciones ecológicas diferenciadas en distintas subpoblaciones morfológicamente indistintas (Peterson et al. 2003) y que, sin embargo, se considere al modelo como representativo de toda la población (Osborne & Suárez-Seoane 2002, Murphy & Lovett-Doust 2007, Mateo et al. 2010a).

Soluciones a estas limitaciones

Algunas de estas limitaciones pueden evitarse al realizar un modelo mediante estrategias como: (1) añadir la presencia de especies competidoras o facilitadoras como una variable más en el análisis (Heikkinen et al. 2007, Zimmermann & Breitenmoser 2007, Early et al. 2008); (2) limitar las áreas predichas por el modelo como idóneas teniendo en cuenta el criterio de especialistas (Peters & Thackway 1998, Loisselle et al. 2003); (3) eliminar a posteriori áreas que son incompatibles debido a barreras que hacen imposible la dispersión

(Skov & Borchsenius 1997); (4) eliminar sustratos sobre los que no puede desarrollarse una especie (Felicísimo et al. 2005, Coudun et al. 2006); (5) aplicar el conocimiento de los factores históricos que han determinado la distribución actual de la especie al resultado del modelo (Papeş & Gaubert 2007); (6) usar métodos híbridos que se combinen con modelos obtenidos con otras aproximaciones (Graham & Hijmans 2006, Schurr et al. 2007, Allouche et al. 2008, Brook et al. 2009); (7) restringir los resultados por regiones biogeográficas (Peterson et al. 2002a); (8) introducir interacciones bióticas diversas (Leathwick 2002, Heikkinen et al. 2007, Zimmermann & Breitenmoser 2007, Early et al. 2008); (9) considerar factores de dispersión (Purves et al. 2007); (10) elaborar modelos basados en datos fisiológicos de las especies y de la interacción de éstas con el medio, una estrategia novedosa y con gran futuro en la modelización (Kearney & Porter 2009); (11) tener en cuenta la historia evolutiva del organismo (Vieites et al. 2009); (12) introducir parámetros auxiliares como distancia de dispersión, fragmentación del terreno o poder reproductivo (Engler & Guisan 2009); (13) elaborar modelos de consenso (Araújo & New 2007, Marmion et al. 2009); o (14) dividir los datos de presencias originales para representar la variación regional del nicho (Osborne & Suárez-Seoane 2002, Mateo et al. 2010a).

Alguna de estas estrategias son específicas para evitar alguna de las limitaciones anteriormente expuestas, mientras que otras pueden emplearse para evitar varias; el investigador debe evaluar los problemas a los que se enfrenta y diseñar cuáles utilizar, solas o combinadas, para evitar los problemas con los que se enfrente.

FIABILIDAD DE LOS MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES

La fiabilidad real de un modelo de distribución potencial es prácticamente imposible de conocer, excepto mediante el uso de organismos virtuales. Si se conocen factores que influyen en la disminución del desempeño de los modelos y por tanto de su fiabilidad, normalmente relacionados con la calidad de

los datos de entrada, tanto en sus valores como en su distribución. Entre los principales problemas relacionados con la fiabilidad de los modelos ante los que se enfrenta el investigador podemos destacar en primer lugar el que el muestreo esté mal diseñado o sea inadecuado, y genere una información insuficiente o irregular (Hirzel & Guisan 2002, Vaughan & Ormerod 2003), que daría lugar a modelos sesgados en los que sería normalmente imposible cuantificar dicho sesgo. Otra fuente de errores que a menudo no se toma en cuenta es la falta de precisión o fiabilidad de los datos de entrada –ya sea geográfica o taxonómica–, así como la precisión en su localización (Menke et al. 2009). En el caso de trabajar únicamente con presencias nos estaríamos enfrentando a una falta de precisión en su georreferenciación, a errores de identificación o a un tamaño de muestra insuficiente (Stockwell & Peterson 2002, Hernandez et al. 2006, Papeş & Gaubert 2007, Pearson et al. 2007, Wisz et al. 2008); si utilizamos datos de presencia/ausencia, además de los anteriores –aunque aquí debería interpretarse como error en la identificación el considerar una ausencia en un lugar en el que sí vive el organismo modelado– debemos añadir la posibilidad de trabajar con una prevalencia (proporción de presencias en la muestra total) desequilibrada (Mcpherson et al. 2004), ante la cual algunos métodos, como la regresión logística es especialmente sensible; finalmente, si generamos pseudoausencias podemos inflar inadvertidamente el error de omisión (Hirzel et al. 2001, Zaniwski et al. 2002, Brotons et al. 2004, Engler et al. 2004, Gu & Swihart 2004, Pearce & Boyce 2006, Chefaoui & Lobo 2008, Phillips et al. 2009, Wisz & Guisan 2009, Mateo et al. 2010b), algo que puede esquivarse generando las pseudoausencias en lugares bien prospectados para especies del mismo grupo, en las que podemos estar razonablemente seguros de que nuestra especie objeto de estudio no vive (Mateo et al. 2010b).

Otras causas que puede originar una merma en la fiabilidad de los modelos es el utilizar variables independientes con escaso poder predictivo (Peterson & Nakazawa 2008), una resolución espacial heterogénea (Guisan et al. 2007a), el que exista autocorrelación espacial que infle el error de tipo II (cada

presencia no cuenta como un grado de libertad, cf. Bahn & McGill 2007, Dormann et al. 2007, Miller et al. 2007) o la falta de transferibilidad de la relación matemática o estadística al espacio geográfico (Pearson et al. 2006, Randin et al. 2006, Peterson et al. 2007).

EVALUACIÓN DE MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES Y COMPARACIÓN DE MÉTODOS

Los métodos de modelización ofrecen resultados normalmente muy diferentes entre sí, por lo que la selección del método que será utilizado en la interpretación es muy importante. Existen muchos trabajos de comparación de métodos (Manel et al. 1999, Guisan & Zimmermann 2000, Moisen & Frescino 2002, Muñoz & Felicísimo 2004, Segurado & Araújo 2004, Guisan & Thuiller 2005, Johnson & Gillingham 2005, Drake et al. 2006, Elith et al. 2006, Leathwick et al. 2006, Moisen et al. 2006, Pearson et al. 2006, Elith & Leathwick 2007, Meynard & Quinn 2007, Tsoar et al. 2007, Mateo et al. 2010b) con resultados a veces contradictorios (Austin 2007), aunque en ocasiones estas contradicciones se deben a artefactos y sesgos no considerados en el análisis. Un buen ejemplo de esto último es el buen resultado obtenido por la técnica Bioclim –contra todo pronóstico– en un juego de datos de aves de Canadá (Elith et al. 2006), que se demostró fruto de no haber considerado el enorme sesgo del muestreo de dicho juego de datos (Phillips et al. 2009). Lo que sí es generalizable es que no se puede garantizar que un método concreto sea el mejor para todas las situaciones (Segurado & Araújo 2004, Johnson & Gillingham 2005), por lo que siempre que sea posible se deben realizar los trabajos aplicando diferentes métodos (Hirzel & Lay 2008).

Como se indicó antes, la medida de la bondad de un método estará normalmente fundamentada en una evaluación del error (Fielding & Bell 1997, Manel et al. 1999), que en modelización se mide como la proporción de casos clasificados incorrectamente por el modelo. Hay dos tipos de error: el de comisión, que consiste en clasificar una ausencia como presencia; y el de omisión, consistente en clasificar una presencia como

ausencia. El último es desde luego un error mucho más criticable en un modelo, ya que es un error del que hay total certeza, mientras que del de comisión no podemos estarlo si no hay validación de campo; al fin y al cabo predecir presencias en donde no sabemos con certeza si vive un organismo es el objetivo de hacer modelos. El investigador debe decidir cuál de los dos debe minimizar; por ejemplo, si estamos seguros de que los datos de entrada son de buena calidad, lo acertado sería reducir al mínimo el error de omisión, o incluso hacerlo cero.

Todo lo anterior se refiere a cómo juzgar los modelos desde un punto de vista estadístico, aunque es recomendable que también se evalúen los resultados críticamente en cuanto a su coherencia espacial y a lo que se conoce de la historia natural de la especie: algunos autores valoran muy positivamente la interpretabilidad del modelo a la hora de elegir una determinada técnica (Guisan & Thuiller 2005).

La evaluación del resultado final de un modelo de distribución de especies y la comparación entre los diferentes métodos aplicables al problema se realiza mediante estadísticos que miden el desempeño y la consistencia del modelo (predictive performance) en cuanto a su capacidad de discriminar entre los datos de entrada (presencias y ausencias o pseudoausencias) y datos independientes de contraste. En la bibliografía se habla de las propiedades deseables de estos estadísticos, entre las que se suelen destacar dos: (1) la capacidad de describir el desempeño y la consistencia en términos de ajuste del modelo, y (2) la capacidad de medir si un modelo es generalizable (Guisan & Thuiller 2005). La mayoría de los autores aceptan que es preferible la validación –con datos independientes a los usados para generar el modelo– a la verificación, en la que no existe un conjunto de datos independientes y los modelos son evaluados y ejecutados con el mismo conjunto de datos. En algunas ocasiones la validación puede resultar imposible, especialmente cuando contamos con pocas presencias y cada una de ellas es importante para definir el nicho del organismo modelado ya que aporta información no incluida en ninguna otra presencia (Araújo &

Guisan 2006); en estos casos, dividir el juego de datos de entrada eliminaría información imprescindible para generar un buen modelo; adicionalmente, y aunque no es algo que ocurra siempre, reducir aún más un juego de datos de entrada puede incluso incrementar artificialmente la consistencia del modelo (Veloz 2009).

Fielding & Bell (1997) y Johnson & Omland (2004) proporcionan buenas revisiones de los diferentes estadísticos utilizables para evaluar la calidad de los modelos: ROC (Receiver Operating Characteristics), AUC (Area Under the Curve), validación cruzada, bootstrapping, kappa de Cohen, análisis de correlación, etc. El estadístico más empleado en la bibliografía es el AUC o área bajo la curva ROC, por lo que este estadístico se comenta algo más detalladamente a continuación, para posteriormente describir otro método de validación para muestras pequeñas formadas exclusivamente por presencias, el test binomial.

La curva ROC es la representación gráfica de la capacidad discriminativa de un modelo para todos sus posibles puntos de corte, y necesita que los datos que se evalúan sean de presencia/ausencia. El eje de ordenadas representa el error de omisión, ya que corresponde a la sensibilidad o casos positivos bien clasificados, y el de abscisas al error de comisión, ya que representa el complementario de la especificidad (1-especificidad), o falsos positivos. El estadístico derivado es el área bajo la curva ROC o AUC en su acrónimo inglés, que es equivalente al estadístico U de Mann-Whitney ya que, en realidad, corresponde a la probabilidad de que, tomado al azar un par de casos, uno presencia y otro ausencia (o pseudoausencia), el modelo adjudique a la presencia un valor mayor de idoneidad o probabilidad, y esto para todos los posibles pares en la muestra. El valor de AUC está comprendido entre 0 y 1; un valor de 1 indica que todos los casos se han clasificado correctamente y uno de 0.5 que el modelo no es diferente de clasificar los casos al azar; valores menores a 0.5 indican que el modelo es realmente malo, ya que clasifica erróneamente más casos que el azar. Las mayores ventajas del AUC son: (1) la posibilidad usarlo para comparar cualquier método, sea cual sea el

tipo de valores de salida (probabilidad, idoneidad, puntuaciones, etc.), ya que no depende de presupuestos paramétricos, y solo necesita que las distribuciones de estos valores sean monotónicas; (2) sus resultados son independientes de la prevalencia; y (3) es una medida independiente del punto de corte, ya que su valor se genera utilizando todos los posibles puntos de cortes.

El AUC tampoco carece de limitaciones, entre las que podemos destacar que necesita de un número mínimo que, aunque difícil de determinar con precisión, se puede establecer cercano a las 10-15 presencias únicas, dependiendo de si son especies de distribución restringida, que necesitarán menos, o generalistas, cuando este número debe aumentar (Stockwell & Peterson 2002, Hernández et al. 2006, Papeş et al. 2007, Pearson et al. 2007, Wisz et al. 2008, Mateo et al. 2010a). Otras limitaciones son las recientemente expuestas en Lobo et al. (2008) y Peterson et al. (2008). Estos autores destacan, especialmente, que la AUC es el resultado de sumar el desempeño del modelo a lo largo de todas las regiones de la curva ROC –de todos los puntos de corte–, cuando en realidad la región que suele ser de interés es la esquina superior derecha, y que concede igual valor al error de comisión que al error de omisión, algo que como vimos más arriba no es correcto. Estas dos limitaciones son, sin embargo, relativas, y explícitas en la curva ROC, por lo que el investigador puede decidir cómo usarla, algo que no puede hacerse con otros estadísticos utilizados para evaluar la calidad de los modelos.

Como ya indicamos, la curva ROC y su estadístico derivado, el AUC, necesitan que los datos de entrada sean de presencia/ausencia, y en número mayor a las 15-20 presencias únicas, ya que con valores menores puede incrementar artificialmente la consistencia del modelo (Veloz 2009). Para juegos de datos en los que contamos con muy pocas presencias, una alternativa es utilizar un test binomial para calcular la probabilidad de que un número determinado de presencias esté incluido en la proporción de área predicho presente. Con este método tenemos el inconveniente de que los modelos originales –cuyos valores de idoneidad son continuos– deben ser transformados a modelos de presencia/

ausencia utilizando un punto de corte; la elección de este debe ser decidida por el investigador, y la elección del que normalmente se utiliza por defecto (i.e. 0.5) no es buena idea. Un punto de corte que puede resistir cualquier crítica es aquel que deja fuera un porcentaje determinado de presencias (e.g., entre el 5 y el 10 %) y que se obtiene fácilmente solo con interceptar las presencias con los valores de idoneidad del modelo. Una vez transformado el modelo original a uno de presencia/ausencia, el test binomial calculará si la probabilidad de clasificar correctamente las presencias consideradas es menor o igual que si lo hubiéramos hecho al azar teniendo en cuenta la proporción de área predicha presente por el modelo.

CONCLUSIONES

Los modelos de distribución de especies representan una información que sintetiza relaciones entre especies y variables ambientales que serían difíciles de interpretar o incluso de apreciar por otros medios. Es una técnica en evolución donde aún queda mucho trabajo por hacer desde el punto de vista metodológico, especialmente a la hora de incluir los factores espacial, temporal y biótico en su forma de operar. La capacidad de construir modelos más realistas está limitada por nuestra comprensión de los sistemas ecológicos y por los datos disponibles, siempre insuficientes. A pesar de estas limitaciones, un elevado número de estudios han demostrado su utilidad en campos en los que pocas técnicas nos pueden brindar ayuda para entenderlos, como predecir la presencia de especies aún no descritas (Raxworthy et al. 2003) o para modelar la distribución de especies en el pasado (Martínez-Meyer & Peterson 2006). Estos modelos deben considerarse, por tanto, como un acercamiento útil y mejorable, y como una herramienta aplicable a otros problemas actuales como, por ejemplo, la previsión de los potenciales impactos del cambio climático en la distribución de las especies (Pearson & Dawson 2004).

Las tendencias actuales en el desarrollo y mejora de los métodos definen las líneas de investigación principales, que incluyen: (1)

trabajos con especies artificiales o virtuales (Hirzel et al. 2001, Meynard & Quinn 2007, Elith & Graham 2009); (2) colaboración interdisciplinar (Seoane et al. 2005a, Mateo 2008, Irvine et al. 2009); (3) elaboración de métodos híbridos (Graham & Hijmans 2006, Schurr et al. 2007, Allouche et al. 2008, Nogués-Bravo et al. 2008, Kearney & Porter 2009), en donde incluiríamos el perfeccionamiento de las técnicas que usan modelos de consenso (Araújo & New 2007, Marmion et al. 2009); y, por supuesto, (4) también mucho trabajo aplicado. Estas líneas de investigación permiten el desarrollo de investigación de calidad sin la necesidad de establecer costosas infraestructuras, ya que básicamente necesitan bases de datos biológicos y unos medios computacionales nada sofisticados. Los datos sobre biodiversidad cada vez son más fácilmente accesibles a través de la red, con iniciativas –por citar solo unas pocas– como la Global Biodiversity Information Facility (GBIF), base de datos distribuida que nos devuelve datos de todas la instituciones asociadas, cualquiera que sea el organismo sobre el que hayamos consultado (<http://www.gbif.com>), el European Register of Marine Species, con información sobre plantas, animales, hongos y protistas marinos de Europa (<http://www.marbef.org/data/erms.php>), Trópicos, con gran cantidad de datos sobre plantas (<http://www.tropicos.org>), o las cuatro principales redes con datos de vertebrados: FishNet para peces (<http://www.fishnet2.net>), ORNIS para aves (<http://ornisnet.org>), MaNIS para mamíferos (<http://manisnet.org>) y HerpNet para anfibios y reptiles (<http://www.herpnet.org>), las cuatro agrupadas últimamente en VertNet (<http://68.111.46.217/pres/PresentationServlet?action=home>).

Algunas dudas metodológicas comienzan a resolverse y algunos problemas a acotarse, entre los que podríamos señalar: (1) que la estabilidad y la fiabilidad de los modelos de distribución de especies está claramente afectada por el número de presencias empleadas para generar el modelo; (2) que los modelos realizados con un bajo número de presencias son útiles para diseñar campañas de muestreo dirigidos; (3) que la utilización de un modelo de consenso puede mejorar la consistencia final de los modelos; (4) que las

técnicas discriminantes presentan de manera constante mejores resultados que las descriptivas; y (5) que los métodos de nueva generación basados en el minado de datos rinden mejores resultados que los clásicos.

Es innegable que estas técnicas tienen un amplio campo de aplicación en el futuro, y que representan excitantes líneas de investigación que pueden ser combinadas con muchas de las existentes relacionadas con el estudio de la diversidad en todos sus niveles. En la actualidad es difícil plantearse estudios sobre las consecuencias del cambio global sobre la biodiversidad, diseño de reservas, especies invasoras, y tantos otros, sin el concurso de los modelos de distribución de especies. Sin embargo, aún deben considerarse muchos aspectos que por la juventud de la técnica no han podido ser abordadas hasta ahora y que hemos repasado en esta revisión, pero para las que ha llegado el momento. Esta línea de investigación –multitud de líneas en realidad– es un campo en el que los medios necesarios para realizar investigación puntera son modestos, y sin embargo rendirá resultados no solo como investigación pura, sino también desde su aplicación a muchos aspectos de planeamiento del territorio, restauración del capital natural y de la integración de los servicios ecosistémicos en la economía productiva.

AGRADECIMIENTOS: Al Fondo Social Europeo y la Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha (Programa Operativo FSE 2007-2013), la Fundación BBVA y la Oficina Española de Cambio Climático (Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino), cuyo patrocinio económico ha hecho posible la realización de este trabajo. Jesús Muñoz agradece además al Ministerio de Ciencia e Innovación de España el apoyo económico a través del proyecto CGL2009-09530-BOS.

LITERATURA CITADA

ALBA-SÁNCHEZ F, JA LÓPEZ-SÁEZ, BB PANDO, JC LINARES, J NIETO-LUGILDE et al. (2010) Past and present potential distribution of the Iberian *Abies* species: A phytogeographic approach using fossil pollen data and species distribution models. *Diversity and Distributions* 16: 214-228.

ALLOUCHE O, O STEINITZ, D ROTEM, A ROSENFELD & R KADMON (2008) Incorporating distance constraints into species distribution models. *Journal of Applied Ecology* 45: 599-609.

ANDERSON RP, M GÓMEZ-LAVERDE & AT

PETERSON (2002) Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: Insights from predictive models. *Global Ecology and Biogeography* 11: 131-141.

ARAÚJO MB & M LUOTO (2007) The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16: 743-753.

ARAÚJO MB & M NEW (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 42-47.

ARAÚJO MB & A GUISAN (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33: 1677-1688.

ARAÚJO MB, W THUILLER & RG PEARSON (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33: 1712-1728.

ARAÚJO MB & RG PEARSON (2005) Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography* 28: 693-695.

ARAÚJO MB, RG PEARSON, W THUILLER & M ERHARD (2005a) Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology* 11: 1504-1513.

ARAÚJO MB, W THUILLER, PH WILLIAMS & I REGINSTER (2005b) Downscaling European species atlas distributions to a finer resolution: Implications for conservation planning. *Global Ecology and Biogeography* 14: 17-30.

ARAÚJO MB & PH WILLIAMS (2000) Selecting areas for species persistence using occurrence data. *Biological Conservation* 96: 331-345.

AUSTIN M (2002) Spatial prediction of species distribution: An interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157: 101-118.

AUSTIN M (2007) Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200: 1-19.

BAHN V & BJ MCGILL (2007) Can niche-based distribution models outperform spatial interpolation? *Global Ecology and Biogeography* 16: 733-742.

BEAUMONT LJ, RV GALLAGHER, W THUILLER, PO DOWNEY, MR LEISHMAN et al. (2009) Different climatic envelopes among invasive populations may lead to underestimations of current and future biological invasions. *Diversity and Distributions* 15: 409-420.

BENITO DE PANDO B & J PEÑAS DE GILES (2007) Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la Península Ibérica. *GeoFocus* 7: 100-119.

BENITO-GARZÓN M (2006) El efecto del cambio climático sobre las distribuciones de los bosques ibéricos: Pasado, presente y futuro. Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.

BENITO-GARZÓN M, R SÁNCHEZ DE DIOS & H SÁINZ OLLERO (2007) Predictive modelling of tree species distributions on the Iberian Peninsula during the last glacial maximum and Mid-Holocene. *Ecography* 30: 120-134.

BISBY FA (2000) The quiet revolution: Biodiversity informatics and the internet. *Science* 289: 2309-2312.

BOTKIN DB, H SAXE, MB ARAÚJO, R BETTS, R

- BRADSHAW et al. (2007) Forecasting the effects of global warming on biodiversity. *Bioscience* 57: 227-236.
- BOURG NA, WJ MCSHEA & DE GILL (2005) Putting a cart before the search: Successful habitat prediction for a rare forest herb. *Ecology* 86: 2793-2804.
- BRADLEY BA & E FLEISHMAN (2008) Can remote sensing of land cover improve species distribution modelling? *Journal of Biogeography* 35: 1158-1159.
- BRAMBILLA M, F CASALE, V BERGERO, CG MATTEO, R FALCO et al. (2009) GIS-models work well, but are not enough: Habitat preferences of *Lanius collurio* at multiple levels and conservation implications. *Biological Conservation* 142: 2033-2042.
- BREIMAN L (2001) Random forests. *Machine Learning* 45: 5-32.
- BREIMAN L, F FRIEDMAN, R OLSHEN & C STONE (1984) Classification and regression trees. Wadsworth and Brooks, Pacific Grove, CA.
- BROENNIMANN O, UA TREIER, H MÜLLER-SCHÄRER, W THUILLER, AT PETERSON et al. (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters* 10: 701-709.
- BROOK B, R AKÇAKAYA, D KEITH, G MACE, RG PEARSON et al. (2009) Integrating bioclimate with population models to improve forecasts of species extinctions under climate change. *Biology Letters* 5: 723-725.
- BROTONS L, S HERRANDO & M PLA (2007) Updating bird species distribution at large spatial scales: Applications of habitat modelling to data from long-term monitoring programs. *Diversity and Distributions* 13: 276-288.
- BROTONS L, W THUILLER, MB ARAÚJO & AH HIRZEL (2004) Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography* 27: 437-448.
- BUERMANN W, S SAATCHI, TB SMITH, BR ZUTTA, JA CHAVES et al. (2008) Predicting species distributions across the Amazonian and Andean regions using remote sensing data. *Journal of Biogeography* 35: 1160-1176.
- BUSBY JR (1986) Bioclimate prediction system (BIOCLIM). User's manual version 2.0. Australian Biological Resources, Study Leaflet, Canberra, Australia.
- BUSBY JR (1991) BIOCLIM: A bioclimate analysis and prediction system. En: Margules CR & MP Austin (eds) *Nature conservation: Cost effective biological surveys and data analysis*. CSIRO, Melbourne, Australia.
- CALENGE C, G DARMON, M BASILLE, A LOISON & JM JULLIEN (2008) The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies. *Ecology* 89: 555-566.
- CARNAVAL AC & C MORITZ (2008) Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35: 1187-1201.
- CARPENTER G, AN GILLISON & J WINTER (1993) DOMAIN: A flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation* 2: 667-680.
- CAWSEY EM, MP AUSTIN & BL BAKER (2002) Regional vegetation mapping in Australia: A case study in the practical use of statistical modeling. *Biodiversity and Conservation* 11: 2239-2274.
- CEBALLOS G, PR EHRlich, J SOBERÓN, I SALAZAR & JP FAY (2005) Global mammal conservation: What must we manage? *Science* 309: 603-607.
- CHEFAOUI RM & JM LOBO (2008) Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance. *Ecological Modelling* 210: 478-486.
- COUDUN C, JC GEGOUT, C PIEDALLU & JC RAMEAU (2006) Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: An illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography* 33: 1750-1763.
- CUESTA F, MF PERALVO & FT VAN MANEN (2003) Andean bear habitat use in the Oyacachi River Basin, Ecuador. *Ursus* 14: 198-209.
- CUMMING GS (2000) Using habitat models to map diversity: Pan-African species richness of ticks (Acari: Ixodida). *Journal of Biogeography* 27: 425-440.
- DANKS FS & DR KLEIN (2002) Using GIS to predict potential wildlife habitat: A case study of muskoxen in northern Alaska. *International Journal of Remote Sensing* 23: 4611-4632.
- DAVIS AJ, LS JENKINSON, JH LAWTON, B SHORROCKS & S WOOD (1998) Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* 391: 783-786.
- DOMÍNGUEZ-DOMÍNGUEZ O, E MARTÍNEZ-MEYER, L ZAMBRANO & GPP DE LEÓN (2006) Using ecological-niche modeling as a conservation tool for freshwater species: Live-bearing fishes in central Mexico. *Conservation Biology* 20: 1730-1739.
- DORMANN CF, JM MCPHERSON, MB ARAÚJO, R BIVAND, J BOLLIGER et al. (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. *Ecography* 30: 609-628.
- DRAKE JM, C RANDIN & A GUIAN (2006) Modelling ecological niches with support vector machines. *Journal of Applied Ecology* 43: 424-432.
- EARLY R, B ANDERSON & CD THOMAS (2008) Using habitat distribution models to evaluate large-scale landscape priorities for spatially dynamic species. *Journal of Applied Ecology* 45: 228-238.
- EDWARDS JTC, DR CUTLER, NE ZIMMERMANN, L GEISER & GG MOISEN (2006) Effects of sample survey design on the accuracy of classification tree models in species distribution models. *Ecological Modelling* 199: 132-141.
- ELITH J (2002) Predicting the distribution of plants. PhD Thesis, School of Botany, The University of Melbourne, Victoria, Australia.
- ELITH J & CH GRAHAM (2009) Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography* 32: 66-77.
- ELITH J & JR LEATHWICK (2007) Predicting species distributions from museum and herbarium records using multiresponse models fitted with multivariate adaptive regression splines. *Diversity and Distributions* 13: 265-275.
- ELITH J & JR LEATHWICK (2009) Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 677-697.
- ELITH J, JR LEATHWICK & T HASTIE (2008) A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77: 802-813.

- ELITH J, CH GRAHAM, RP ANDERSON, M DUDÍK, S FERRIER et al. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- ELTON C (1927) *Animal ecology*. Sedgwick and Jackson, Londres, Inglaterra.
- ENGLER R & A GUIBAN (2009) MigClim: Predicting plant distribution and dispersal in a changing climate. *Diversity and Distributions* 15: 590-601.
- ENGLER R, A GUIBAN & L RECHSTEINER (2004) An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *Journal of Applied Ecology* 41: 263-274.
- FELICÍSIMO AM, E FRANCÉS, JM FERNÁNDEZ, A GONZÁLEZ-DÍEZ & J VARAS (2002) Modeling the potential distribution of forests with a GIS. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 68: 455-461.
- FELICÍSIMO AM, A GÓMEZ & J MUÑOZ (2005) Potencial distribution of forest species in dehesas of Extremadura (Spain). En: Schnabel S & A Ferreira (eds) *Sustainability of agrosilvopastoral systems-dehesa*. *Advances in GeoEcology* 37: 231-246. Catena Verlag, Reiskirchen.
- FELICÍSIMO AM, J MUÑOZ, C VILLALBA & RG MATEO (2011) Análisis de impactos y vulnerabilidad de la flora y vegetación españolas ante el cambio climático. Oficina Española de Cambio Climático, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, Madrid, España.
- FERRIER S, G MANION, J ELITH & K RICHARDSON (2007) Using generalised dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta-diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and distributions* 13: 252-264.
- FERRIER S & A GUIBAN (2006) Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology* 43: 393-404.
- FIELDING AH & JF BELL (1997) A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24: 38-49.
- FITZPATRICK MC, JF WELTZIN, NJ SANDERS & RR DUNN (2007) The biogeography of prediction error: Why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? *Global Ecology and Biogeography* 16: 24-33.
- FLATHER CH, KR WILSON, DJ DEAN & WC MCCOMB (1997) Identifying gaps in conservation networks: Of indicators and uncertainty in geographic-based analyses. *Ecological Applications* 7: 531-542.
- FOODY GM (2008) GIS: Biodiversity applications. *Progress in Physical Geography* 32: 223-235.
- FRANKLIN K (1995) Predictive vegetation mapping: Geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography* 19: 474-499.
- FRIEDMAN JH (2001) Greedy function approximation: A gradient boosting machine. *Annals of Statistics* 29: 1189-1232.
- FRIEDMAN JH (1991) Multivariate adaptive regression splines. *Annals of Statistics* 19: 1-141.
- GAUBERT P, M PAPEŞ & AT PETERSON (2006) Natural history collections and the conservation of poorly known taxa: Ecological niche modeling in central African rainforest genets (*Genetta spp.*). *Biological Conservation* 130: 106-117.
- GODOWN ME & AT PETERSON (2000) Preliminary distributional analysis of US endangered bird species. *Biodiversity and Conservation* 9: 1313-1322.
- GODRON M (1965) *Les principaux types de profils écologiques*. CNRS-CEPE, Montpellier, Francia.
- GRAHAM CH, J ELITH, RJ HIJMANS, A GUIBAN, AT PETERSON et al. (2008) The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology* 45: 239-247.
- GRAHAM CH & RJ HIJMANS (2006) A comparison of methods for mapping species ranges and species richness. *Global Ecology and Biogeography* 15: 578-587.
- GRAHAM CH, S FERRIER, F HUETTMAN, C MORITZ & AT PETERSON (2004a) New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 497-503.
- GRAHAM CH, SR RON, JC SANTOS, CJ SCHNEIDER & C MORITZ (2004b) Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in Dendrobatid frogs. *Evolutionary Biostatistics* 58: 1781-1793.
- GRAHAM MH (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84: 2809-2815.
- GRINNELL J (1917) The niche relationship of the California Thrasher. *Auk* 34: 427-433.
- GU W & RK SWIHART (2004) Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models. *Biological Conservation* 116: 195-203.
- GUIBAN A, CH GRAHAM, J ELITH, F HUETTMANN & NSDM GROUP (2007a) Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. *Diversity and Distributions* 13: 332-340.
- GUIBAN A, NE ZIMMERMANN, J ELITH, CH GRAHAM, S PHILLIPS et al. (2007b) What matters for predicting the occurrences of trees: Techniques, data, or species' characteristics? *Ecological Monographs* 77: 615-630.
- GUIBAN A, O BROENNIMANN, R ENGLER, M VUST, NG YOCCOZ et al. (2006) Using niche-based models to improve the sampling of rare species. *Conservation Biology* 20: 501-511.
- GUIBAN A & FE HARRELL (2000) Ordinal response regression models in ecology. *Journal of Vegetation Science* 11: 617-626.
- GUIBAN A & W THUILLER (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.
- GUIBAN A & NE ZIMMERMANN (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- GUIBAN A, SB WEISS & AD WEISS (1999) GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. *Plant Ecology* 143: 107-122.
- GUIBAN A, JP THEURILLAT & F KIENAST (1998) Predicting the potential distribution of plant species in an alpine environment. *Journal of Vegetation Science* 9: 65-74.
- GURALNICK P, AW HIL & M LANE (2007) Towards a collaborative, global infrastructure for biodiversity assessment. *Ecology Letters* 10: 663-672.
- GUTIÉRREZ D, P FERNÁNDEZ, AS SEYMOUR & D JORDANO (2005) Habitat distribution models:

- Are mutualist distributions good predictors of their associates? *Ecological Applications* 15: 3-18.
- HAMAZAKI T (2002) spatiotemporal prediction models of cetacean habitats in the mid-western North Atlantic Ocean (from Cape Hatteras, North Carolina, USA to Nova Scotia, Canada). *Marine Mammal Science* 18: 920-939.
- HAMPE A (2004) Bioclimate envelope models: What they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography* 13: 469-471.
- HANLEY JA & BJ MCNEIL (1982) The meaning and use of the area under a Receiver Operating Characteristic (ROC) Curve. *Radiology* 143: 29-36.
- HANNAH L, G MIDGLEY, S ANDELMAN, MA ARAÚJO, G HUGHES et al. (2007) Protected area needs in a changing climate. *Frontiers in Ecology and Environment* 5: 131-138.
- HASTIE T & R TIBSHIRANI (1996) Mixture discriminant analysis. S (plus) routine, Statistics Department, Stanford University (en línea) URL: <http://lib.stat.cmu.edu/S/> (accedido Noviembre 30, 2010).
- HASTIE T, R TIBSHIRANI & A BUJA (1994) Flexible discriminant analysis by optimal scoring. *Journal of the American Statistical Association* 89: 1255-1270.
- HASTIE T & R TIBSHIRANI (1986) Generalized additive models. *Statistical Sciences* 1: 297-318.
- HEBBLEWHITE M, EH MERRILL & TL MCDONALD (2005) Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: An example in a wolf-elk predator-prey system. *OIKOS* 111: 101-111.
- HEIKKINEN RK, M LUOTO, R VIRKKALA, RG PEARSON & JH KÖRBER (2007) Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography* 16: 754-763.
- HEINÄNEN S & MV NUMERS (2009) Modelling species distribution in complex environments: An evaluation of predictive ability and reliability in five shorebird species. *Diversity and Distributions* 15: 266-279.
- HERBORG LM, P O'HARA & TW THERRIAULT (2009) Forecasting the potential distribution of the invasive tunicate *Didemnum vexillum*. *Journal of Applied Ecology* 46: 64-72.
- HERNÁNDEZ, PA, CH GRAHAM, LL MASTER & DL ALBERT (2006) The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773-785.
- HIJMANS RJ, SE CAMERON, JL PARRA, PG JONES & A JARVIS (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- HINOJOSA-DÍAZ IA, TP FERIA-ARROYO & MS ENGEL (2009) Potential distribution of orchid bees outside their native range: The cases of *Eulaema polychroma* (Mocsáry) and *Euglossa viridissima* Friese in the USA (Hymenoptera: Apidae). *Diversity and Distributions* 15: 421-428.
- HIRZEL A & A GUISAN (2002) Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. *Ecological Modelling* 157: 331-341.
- HIRZEL AH & GL LAY (2008) Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology* 45: 1372-1381.
- HIRZEL AH, V HELFER & F METRAL (2001) Assessing habitat-suitability models with a virtual species. *Ecological Modelling* 145: 111-121.
- HIRZEL AH, J HAUSSER, D CHESSEL & N PERRIN (2002) Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83: 2027-2036.
- HOPKINS MJG (2007) Modelling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* 34: 1400-1411.
- HORTAL J (2008) Uncertainty and the measurement of terrestrial biodiversity gradients. *Journal of Biogeography* 35: 1335-1336.
- HORTAL J, P GARCÍA-PEREIRA & E GARCÍA-BARROS (2004) Butterfly species richness in mainland Portugal: Predictive models of geographic distribution patterns. *Ecography* 27: 68-82.
- HOULDER D, MF HUTCHINSON, HA NIX, & JP MCMAHON (1999) ANUCLIM user's guide. CRES, Canberra, Australia.
- HUTCHINSON EG (1957) A Treatise on Limnology. Chapman and Hall, Nueva York, USA.
- IRVINE RJ, S FIORINI, S YEARLEY, JE MCLEOD, A TURNER et al. (2009) Can managers inform models? Integrating local knowledge into models of red deer habitat use. *Journal of Applied Ecology* 46: 344-352.
- IVERSON LR (2004) How fast and far might tree species migrate in the eastern United States due to climate change? *Global Ecology and Biogeography* 13: 209-219.
- IVERSON LR, A PRASAD & MW SCHWARTZ (1999) Modeling potential future individual tree-species distributions in the eastern United States under a climate change scenario: A case study with *Pinus virginiana*. *Ecological Modelling* 115: 77-93.
- JARNEVICH CS, TJ STOHLGREN, D BARNETT & J KARTESZ (2006) Filling in the gaps: Modelling native species richness and invasions using spatially incomplete data. *Diversity and Distributions* 12: 511-520.
- JIMÉNEZ-VALVERDE A, JM LOBO & J HORTAL (2008) Not as good as they seem: The importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 14: 885-890.
- JOHNSON CG & MP GILLINGHAM (2005) An evaluation of mapped species distribution models used for conservation planning. *Environmental Conservation* 2005: 117-128.
- JOHNSON CJ, SE NIELSEN, EH MERRILL, TL MCDONALD & MS BOYCE (2006) Resource selection functions based on use-availability data: Theoretical motivation and evaluation methods. *Journal of Wildlife Management* 70: 347-357.
- JOHNSON JB & KS OMLAND (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 101-108.
- JONES PG & A GLADKOV (1999) FloraMap: A computer tool for predicting the distribution of plants and other organisms in the Wild. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia.
- 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.
- KEARNEY M (2006) Habitat, environment and niche: what are we modelling? *OIKOS* 115: 186-191.
- KEARNEY M. & W PORTER (2009) Mechanistic niche modelling: Combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12: 334-350.
- KOLAR CS & DM LODGE (2002) Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North America. *Science* 298: 1233-1236.
- LATIMER AM, S BANERJEE & ES MOSHER (2009) Hierarchical models facilitate spatial analysis of large data sets: A case study on invasive plant species in the northeastern United States. *Ecology Letters* 12: 144-154.
- LEATHWICK JR, J ELITH & T HASTIE (2006) Comparative performance of generalized additive models and multivariate adaptive regression splines for statistical modelling of species distributions. *Ecological Modelling* 199: 188-196.
- LEATHWICK JR (2001) New Zealand's potential forest pattern as predicted from current species-environment relationships. *New Zealand Journal of Botany* 39: 447-464.
- LEATHWICK JR (2002) Intra-generic competition among *Nothofagus* in New Zealand's primary indigenous forests. *Biodiversity and Conservation* 11: 2177-2187.
- LEHMANN A, JR LEATHWICK & JM OVERTON (2002) Assessing New Zealand fern diversity from spatial predictions of species assemblages. *Biodiversity and Conservation* 11: 2217-2238.
- LEHMANN A, JMC OVERTON & JR LEATHWICK (2003) GRASP: Generalized regression analysis and spatial prediction. *Ecological Modelling* 160: 65-183.
- LESTER SE, BI RUTTENBERG, SD GAINES & BP KINLAN (2007) The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecology Letters* 10: 745-758.
- LOARIE SR, PB DUFFY, H HAMILTON, GP ASNER, CB FIELD et al. (2009) The velocity of climate change. *Nature* 462: 1052-1055.
- LOBO JM (2008) More complex distribution models or more representative data? *Biodiversity Informatics* 5: 14-19.
- LOBO JM, I CASTRO & JC MORENO (2001) Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society of London* 73: 233-253.
- LOBO JM, A JIMÉNEZ-VALVERDE & R REAL (2008) AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17: 145-151.
- LOISSELLE B, CA HOWELL, CH GRAHAM, JM GOERCK, T BROOKS et al. (2003) Avoiding pitfalls of using species distributions models in conservation planning. *Conservation Biology* 17: 1591-1600.
- LOISSELLE BA, PM JØRGENSEN, T CONSIGLIO, I JIMÉNEZ, JC BLAKE et al. (2008) Predicting species distributions from herbarium collections: Does climate bias in collection sampling influence model outcomes? *Journal of Biogeography* 35: 105-116.
- LUOTO M, RK HEIKKINEN, J POYRY & K SAARINEN (2006) Determinants of the biogeographical distribution of butterflies in boreal regions. *Journal of Biogeography* 33: 1764-1778.
- MAGGINI R, A LEHMANN, NE ZIMMERMANN & A GUIAN (2006) Improving generalized regression analysis for the spatial prediction of forest communities. *Journal of Biogeography* 33: 1729-1749.
- MANEL S, JM DIAS & SJ ORMEROD (1999) Comparing discriminant analysis, neural networks and logistic regression for predicting species distributions: A case study with a Himalayan river bird. *Ecological Modelling* 120: 337-347.
- MANEL S, HC WILLIAMS & SJ ORMEROD (2001) Evaluating presence-absence models in ecology: The need to account prevalence. *Journal of Applied Ecology* 38: 921-931.
- MARGULES CR & RL PRESSEY (2000) Systematic conservation planning. *Nature* 405: 243-252.
- MARMION M, M PARVIAINEN, M LUOTO, RK HEIKKINEN & W THUILLER (2009) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 15: 59-69.
- MARTÍNEZ-FREIRÍA F, N SILLERO, M LIZANA & JC BRITO (2008) GIS-based niche models identify environmental correlates sustaining a contact zone between three species of European vipers. *Diversity and Distributions* 14: 452-461.
- MARTÍNEZ-MEYER E & AT PETERSON (2006) Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography* 33: 1779-1789.
- MARTÍNEZ-MEYER E, AT PETERSON, JI SERVÍN & LF KIFF (2006) Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx* 40: 411-418.
- MATEO RG (2008) Modelos predictivos de riqueza de diversidad vegetal. Comparación y optimización de métodos de modelado ecológico. Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España.
- MATEO RG, AM FELICÍSIMO & J MUÑOZ (2010a) Effects of the number of presences on the reliability and stability of MARS species distribution models: The importance of regional niche variation and ecological heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* 21: 908-922.
- MATEO RG, TB CROAT, AM FELICÍSIMO & J MUÑOZ (2010b) Profile or group discriminative techniques? Generating reliable species distribution models using pseudo-absences and target-group absences from natural history collections. *Diversity and Distributions* 16: 84-94.
- MCCULLAGH P & JA NELDER (1989) Generalized linear models. Chapman & Hall editores, Londres, Inglaterra.
- MCPHERSON JM, W JETZ & DJ ROGERS (2004) The effects of species' range sizes on the accuracy of distribution models: Ecological phenomenon or statistical artefact? *Journal of Applied Ecology* 41: 811-823.
- MÉDAIL F & K DIADEMA (2009) Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography* 36: 1-19.
- MENKE SB, DA HOLWAY, RN FISHER & W JETZ (2009) Characterizing and predicting species

- distributions across environments and scales: Argentine ant occurrences in the eye of the beholder. *Global Ecology and Biogeography* 18: 50-63.
- MEYNARD N & JF QUINN (2007) Predicting species distributions: A critical comparison of the most common statistical models using artificial species. *Journal of Biogeography* 34: 1455-1469.
- MIDGLEY GF, L HANNAH, D MILLAR, W THUILLER & A BOOTH (2003) Developing regional and species-level assessments of climate change impacts on biodiversity in the Cape Floristic Region. *Biological Conservation* 112: 87-97.
- MILLER J, J FRANKLIN & R ASPINALL (2007) Incorporating spatial dependence in predictive vegetation models. *Ecological Modelling* 202: 225-242.
- MOISEN GG, EA FREEMAN, JA BLACKARD, NE ZIMMERMANN & TC EDWARDS (2006) Predicting tree species presence and basal area in Utah: A comparison of stochastic gradient boosting, generalized additive models, and tree-based methods. *Ecological Modelling* 199: 176-187.
- MOISEN GG & TS FRESCINO (2002) Comparing five modelling techniques for predicting forest characteristics. *Ecological Modelling* 157: 209-225.
- MÜCHER CA, SM HENNEKENS, RGH BUNCE, JHJ SCHAMINÉE & ME SCHAEPMAN (2009) Modelling the spatial distribution of Natura 2000 habitats across Europe. *Landscape and Urban Planning* 92: 148-159.
- MUÑOZ J & AM FELICÍSIMO (2004) A comparison between some statistical methods commonly used in predictive modeling. *Journal of Vegetation Science* 15: 285-292.
- MUÑOZ J, AM FELICÍSIMO, F CABEZAS, AR BURGAS & I MARTÍNEZ (2004) Wind as a long-distance dispersal vehicle in the Southern Hemisphere. *Science* 304: 1144-1147.
- MURPHY HT & J LOVETT-DOUST (2007) Accounting for regional niche variation in habitat suitability models. *Oikos* 116: 99-110.
- NIX H (1986) Abiogeographic analysis of Australian elapid snakes. En: Longmore RC (ed) *Atlas of Australian elapid snakes*. Australian Flora and Fauna Series No. 7: 4-15. Australian Government Publishing Service, Canberra, Australia.
- NOGUÉS-BRAVO D (2009) Predicting the past distribution of species climatic niches. *Global Ecology and Biogeography* 18: 521-531.
- OLIVIER F & SJ WOTHERSPOON (2006) Modelling habitat selection using presence-only data: Case study of a colonial hollow nesting bird, the snow petrel. *Ecological Modelling* 195: 187-204.
- ORTEGA-HUERTA MA & AT PETERSON (2004) Modelling spatial patterns of biodiversity for conservation prioritization in North-eastern Mexico. *Diversity and Distributions* 10: 39-54.
- OSBORNE PE & PJ LEITÃO (2009) Effects of species and habitat positional errors on the performance and interpretation of species distribution models. *Diversity and Distributions* 15: 671-681.
- OSBORNE PE & S SUÁREZ-SEOANE (2002) Should data be partitioned spatially before building large-scale distribution models? *Ecological Modelling* 157: 249-259.
- OTTAVIANI D, GJ LASINIO & L BOITANI (2004) Two statistical methods to validate habitat suitability models using presence-only data. *Ecological Modelling* 179: 417-443.
- PAHARI K & S MURAI (1999) Modelling for prediction of global deforestation based on the growth of human population. *ISPRS Journal of Photogrammetry & Remote Sensing* 54: 317-324.
- PAPEŞ M & P GAUBERT (2007) 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* 13: 890-902.
- PARVIAINEN M, M LUOTO, T RYTTÄRI & RK HEIKKINEN (2008) Modelling the occurrence of threatened plant species in taiga landscapes: Methodological and ecological perspectives. *Journal of Biogeography* 35: 1888-1905.
- PARVIAINEN M, M MARMION, M LUOTO, W THUILLER & RK HEIKKINEN (2009) Using summed individual species models and state-of-the-art modelling techniques to identify threatened plant species hotspots. *Biological Conservation* 142: 2501-2509.
- PEARCE J & M BOYCE (2006) Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology* 43: 405-412.
- PEARCE J & S FERRIER (2001) The practical value of modelling relative abundance of species for regional conservation planning: A case study. *Biological Conservation* 98: 33-43.
- PEARMAN PB, CF RANDIN, O BROENNIMANN, P VITTOZ, WODV KNAAP et al. (2008) Prediction of plant species distributions across six millennia. *Ecology Letters* 11: 357-369.
- PEARSON RG & TP DAWSON (2003) Preceding the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361-371.
- PEARSON RG & TP DAWSON (2004) Bioclimate envelope models: What they detect and what they hide - response to Hampe (2004). *Global Ecology and Biogeography* 13: 469-476.
- PEARSON RG & TP DAWSON (2005) Long-distance plant dispersal and habitat fragmentation: Identifying conservation targets for spatial landscape planning under climate change. *Biological Conservation* 123: 389-401.
- PEARSON RG, TP DAWSON, PM BERRY & PA HARRISON (2002) SPECIES: A spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling* 154: 289-300.
- PEARSON RG, CJ RAXWORTHY, M NAKAMURA & AT PETERSON (2007) Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102-117.
- PEARSON RG, W THUILLER, MB ARAÚJO, E MARTINEZ-MEYER, L BROTONS et al. (2006) Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* 33: 1704-1711.
- PETERS D & R THACKWAY (1998) A new biogeographic regionalisation for Tasmania. Technical Report NR002, Commonwealth of Australia, Parks & Wildlife Service, Hobart.
- PETERSON AT (2003) Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology* 78: 419-433.
- PETERSON AT (2006) Uses and requirements of

- ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics* 3: 59-72.
- PETERSON AT & Y NAKAZAWA (2008) Environmental data sets matter in ecological niche modelling: An example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography* 17: 135-144.
- PETERSON AT & AS NYÁRI (2007) Ecological niche conservatism and pleistocene refugia in the Thrush-like Mourner, *Schiffornis* sp., in the neotropics. *Evolution* 62: 173-183.
- PETERSON AT, M PAPEŞ & M EATON (2007) Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: A comparison of GARP and Maxent. *Ecography* 30: 550-560.
- PETERSON AT, M PAPEŞ & J SOBERÓN (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling* 213: 63-72.
- PETERSON AT, MA ORTEGA-HUERTA, J BARTLEY, V SÁNCHEZ-CORDERO, J SOBERÓN et al. (2002a) Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416: 626-629.
- PETERSON AT, V SÁNCHEZ-CORDERO, C BEN BEARD & JM RAMSEY (2002b) Ecologic niche modeling and potential reservoirs for Chagas disease, Mexico. *Emerging Infectious Diseases* 8: 662-667.
- PETERSON AT, J SOBERÓN & V SÁNCHEZ-CORDERO (1999) Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- PHILLIPS SJ, RP ANDERSON & RP SCHAPIRE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- PHILLIPS SJ, M DUDĀK, J ELITH, CH GRAHAM, A LEHMANN et al. (2009) Sample selection bias and presence-only distribution models: Implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications* 19: 181-197.
- PHILLIPS SJ & M DUDÍK (2008) Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.
- PINEDA E & JM LOBO (2008) Assessing the accuracy of species distribution models to predict amphibian species richness patterns. *Journal of Animal Ecology* 78: 182-190.
- PULLIAM RH (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349-361.
- PURVES DW, MA ZAVALA, K OGLE, F PRIETO & JMR BENAYAS (2007) Environmental heterogeneity, bird-mediated directed dispersal, and oak woodland dynamics in Mediterranean Spain. *Ecological Monographs* 77: 77-97.
- PUSCHENDORF R, AC CARNAVA, J VANDERWAL, H ZUMBADO-ULATE, G CHAVES et al. (2009) Distribution models for the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis* in Costa Rica: Proposing climatic refuges as a conservation tool. *Diversity and Distributions* 15: 401-408.
- RAES N, MC ROOS, JWF SLIK, EEV LOON & HT STEEGE (2009) Botanical richness and endemism patterns of Borneo derived from species distribution models. *Ecography* 32: 180-192.
- RANDIN CF, R ENGLER, S NORMAND, M ZAPPA, NE ZIMMERMANN et al. (2009) Climate change and plant distribution: Local models predict high-elevation persistence. *Global Change Biology* 15: 1557-1569.
- RANDIN CF, T DIRNBOCK, S DULLINGER, NE ZIMMERMANN, M ZAPPA et al. (2006) Are niche-based species distribution models transferable in space? *Journal of Biogeography* 33: 1689-1703.
- RAXWORTHY CJ, E MARTÍNEZ-MEYER, N HORNING, RA NUSSBAUM, GE SCHNEIDER et al. (2003) Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature Biotechnology* 21: 837-841.
- REDDY S & LM DÁVALOS (2003) Geographical sampling bias and its implications for conservation priorities in Africa. *Journal of Biogeography* 30: 1719-1727.
- RICHARDS L, BC CARSTENS & LL KNOWLES (2007) Distribution modelling and statistical phylogeography: An integrative framework for generating and testing alternative biogeographical hypotheses. *Journal of Biogeography* 34: 1833-1845.
- RICHARDSON DM & W THUILLER (2007) Home away from home-objective mapping of high-risk source areas for plant introductions. *Diversity and Distributions* 13: 299-312.
- RICHARDSON BJ, M ZABKA, MR GRAY & G MILLEDGE (2006) Distributional patterns of jumping spiders (Araneae: Salticidae) in Australia. *Journal of Biogeography* 33: 707-719.
- RIORDAN EC & PW RUNDEL (2009) Modelling the distribution of a threatened habitat: The California sage scrub. *Journal of Biogeography* 36: 2176-2188.
- RISSLER LJ, RJ HIJMANS, CH GRAHAM, C MORITZ & DB WAKE (2006) Phylogeographic lineages and species comparisons in conservation analyses: A case study of California herpetofauna. *The American Naturalist* 167: 655-666.
- RODRÍGUEZ JP, L BROTONS, J BUSTAMANTE & J SEOANE (2007) The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 13: 243-251.
- ROWE RJ (2005) Elevational gradient analyses and the use of historical museum specimens: A cautionary tale. *Journal of Biogeography* 32: 1883-1897.
- RUSHTON SP, SJ ORMEROD & G KERBY (2004) New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology* 41: 193-200.
- SAATCHI S, W BUERMANN, HT STEEGE, S MORI & TB SMITH (2008) Modeling distribution of Amazonian tree species and diversity using remote sensing measurements. *Remote Sensing of Environment* 112: 2000-2017.
- SÁNCHEZ-CORDERO V & E MARTÍNEZ-MEYER (2000) Museum specimen data predict crop damage by tropical rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97: 7074-7077.
- SATTLER T, F BONTADINA, AH HIRZEL & R ARLETTAZ (2007) Ecological niche modelling of two cryptic bat species calls for a reassessment of their conservation status. *Journal of Applied Ecology* 44: 1188-1199.

- SCHULMAN L, T TOIVONEN & K RUOKOLAINEN (2007) Analysing botanical collecting effort in Amazonia and correcting for it in species range estimation. *Journal of Biogeography* 34: 1388-1399.
- SCHURR FM, GF MIDGLEY, AG REBELO, G REEVES, P POSCHLOD et al. (2007) Colonization and persistence ability explain the extent to which plant species fill their potential range. *Global Ecology and Biogeography* 16: 449-459.
- SCHWARTZ MW (1999) Choosing the appropriate scale of reserves for conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 83-108.
- SEGURADO P & MB ARAÚJO (2004) An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography* 31: 1555-1568.
- SEOANE J, J BUSTAMANTE & R DÍAZ-DELGADO (2005a) Effect of expert opinion on the predictive ability of environmental models of bird distribution. *Conservation Biology* 19: 512-522.
- SEOANE J, LM CARRASCAL, CL ALONSO & D PALOMINO (2005b) Species-specific traits associated to prediction errors in bird habitat suitability modelling. *Ecological Modelling* 185: 299-308.
- SEOANE J, JH JUSTIRIBÓ, F GARCÍA, J RETAMAR, F RABADÁN et al. (2006) Habitat-suitability modelling to assess the effects of land-use changes on Dupont's lark *Chersophilus duponti*: A case study in the Layna Important Bird Area. *Biological Conservation* 128: 241-252.
- SKOV F & F BORCHSENIUS (1997) Predicting plant species distribution patterns using simple climatic parameters: A case study of Ecuadorian palms. *Ecography* 20: 347-355.
- SOBERÓN J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10: 1115-1123.
- SOBERÓN J & AT PETERSON (2004) Biodiversity informatics: Managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 689-698.
- SOBERÓN J & AT PETERSON (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.
- SOBERÓN J, J LLORENTE & H BENÍTEZ (1996) An international view of national biological surveys. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 83: 562-573.
- SORIA-AUZA RW, M KESSLER, K. BACH, PM BARAJAS-BARBOSA, M LEHNERT et al. (2010) Impact of the quality of climate models for modelling species occurrences in countries with poor climatic documentation: A case study from Bolivia. *Ecological Modelling* 221: 1221-1229.
- STOCKWELL D & D PETERS (1999) The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13: 143-158.
- STOCKWELL D & AT PETERSON (2002) Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling* 148: 1-13.
- SVENNING JC & SNF SKOV (2004) Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters* 7: 565-573.
- SVENNING JC & SNF SKOV (2006) Range filling in European trees. *Journal of Biogeography* 33: 2018-2021.
- SWENSON NG (2008) The past and future influence of geographic information systems on hybrid zone, phylogeographic and speciation research. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 421-434.
- TERMANSEN M, CJ MCCLEAN & CD PRESTON (2006) The use of genetic algorithms and Bayesian classification to model species distributions. *Ecological Modelling* 192: 410-424.
- THORN JS, V NIJMAN, D SMITH & KAI NEKARIS (2009) Ecological niche modelling as a technique for assessing threats and setting conservation priorities for Asian slow lorises (Primates: *Nycticebus*). *Diversity and Distributions* 15: 289-298.
- THUILLER W, B LAFOURCADE, R ENGLER & MB ARAÚJO (2009) BIOMOD - A platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32: 369-373.
- TINGLEY R & TB HERMAN (2009) Land-cover data improve bioclimatic models for anurans and turtles at a regional scale. *Journal of Biogeography* 36: 1656-1672.
- TITEUX N, D MAES, M MARMION, M LUOTO & RK HEIKKINEN (2009) Inclusion of soil data improves the performance of bioclimatic envelope models for insect species distributions in temperate Europe. *Journal of Biogeography* 36: 1459-1473.
- TSOAR A, O ALLOUCHE, O STEINITZ, D ROTEM & R KADMON (2007) A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution. *Diversity and distributions* 13: 397-405.
- VAPNIK V (1995) The nature of statistical learning theory. Springer-Verlag editores, Nueva York, Estados Unidos.
- VARGAS JH, T CONSIGLIO, PM JØRGENSEN & TB CROAT (2004) Modelling distribution patterns in a species-rich plant genus, *Anthurium* (Araceae), in Ecuador. *Diversity and Distributions* 10: 211-216.
- VAUGHAN IP & SJ ORMEROD (2003) Improving the quality of distribution models for conservation by addressing shortcomings in the field collection of training data. *Conservation Biology* 17: 1601-1611.
- VAZ S, CS MARTIN, PD EASTWOOD, B ERNANDE, A CARPENTIER et al. (2008) Modelling species distributions using regression quantiles. *Journal of Applied Ecology* 45: 204-217.
- VEGAR B, H RUNE & H EINAR (2009) Disentangling complex fine-scale ecological patterns by path modelling using GLMM and GIS. *Journal of Vegetation Science* 20: 779-790.
- VELOZ SD (2009) Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models. *Journal of Biogeography* 36: 2290-2299.
- VENABLES WN & BD RIPLEY (2002) Modern applied statistics with S-PLUS. Springer, Nueva York, USA.
- VETAAS OR (2002) Realized and potencial niches: A comparison of four *Rhododendron* tree species. *Journal of Biogeography* 29: 545-554.
- VIEITES DR, KC WOLLENBERGB, F ANDREONEC, J KÖHLERD, F GLAWE & M VENCES (2009) Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 8267-8272.

- WALKER PA & KD COCKS (1991) HABITAT: A procedure for modelling a disjoint environmental envelope for a plant or animal species. *Global Ecology and Biogeography Letters* 1: 108-118.
- WALTARI E & RP GURALNICK (2009) Ecological niche modelling of montane mammals in the Great Basin, North America: Examining past and present connectivity of species across basins and ranges. *Journal of Biogeography* 36: 148-161.
- WARD G, T HASTIE, S BARRY, J ELITH & JR LEATHWICK (2008) Presence-only data and the EM algorithm. *Biometrics* 65: 554-563.
- WEAVER KF, T ANDERSON & R GURALNICK (2006) Combining phylogenetic and ecological niche modeling approaches to determine distribution and historical biogeography of Black Hills mountain snails (Oreohellicidae). *Diversity and Distributions* 12: 756-766.
- WHITTAKER RJ, KJ WILLIS & R FIELD (2001) Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470.
- WILLIAMS JN, C SEO, J THORNE, JK NELSON, S ERWIN et al. (2009) Using species distribution models to predict new occurrences for rare plants. *Diversity and Distributions* 15: 565-576.
- WILLIAMS PH, L HANNAH, S ANDELMAN, GF MIDGELY, MB ARAÚJO et al. (2005) Planning for climate change: Identifying minimum dispersal corridors for the Cape Proteaceae. *Conservation Biology* 19: 1063-1074.
- WILSON KA, MI WESTPHAL, HP POSSINGHAM & J ELITH (2005) Sensitivity of conservation planning to different approaches to using predicted species distribution data. *Biological Conservation* 122: 99-112.
- WISER SK, RK PEET & PS WHITE (1998) Prediction of rare-plant occurrence: A southern Appalachian example. *Ecological Applications* 8: 909-920.
- WISZ M & A GUISAN (2009) Do pseudo-absence selection strategies influence species distribution models and their predictions? An information-theoretic approach based on simulated data. *BMC Ecology* 9: 8.
- WISZ MS, RJ HIJMANS, J LI, AT PETERSON, CH GRAHAM & A GUISAN (2008) Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14: 763-773.
- WOHLGEMUTH T, MP NOBIS, F KIENAST & M PLATTNER (2008) Modelling vascular plant diversity at the landscape scale using systematic samples. *Journal of Biogeography* 35: 1226-1240.
- WOLLAN AK, V BAKKESTUEN, H KAUSERUD, G GULDEN & R HALVORSEN (2008) Modelling and predicting fungal distribution patterns using herbarium data. *Journal of Biogeography* 35: 2298-2310.
- WORTON BJ (1995) A Convex Hull-Based Estimator of Home-Range Size. *Biometrics* 51: 1206-1215.
- ZANIEWSKI AE, A LEHMANN & JM OVERTON (2002) Predicting species spatial distributions using presence-only data: A case study of native New Zealand ferns. *Ecological Modelling* 157: 261-280.
- ZANINI F, J PELLET & BR SCHMID (2009) The transferability of distribution models across regions: An amphibian case study. *Diversity and Distributions* 15: 469-480.
- ZIMMERMANN NE & U BREITENMOSER (2007) Potential distribution and population size of the Eurasian lynx *Lynx lynx* in the Jura Mountains and possible corridors to adjacent ranges. *Wildlife Biology* 13: 406-416.
- ZIMMERMANN NE, GG MOISEN, TS FRESCINO & JA BLACKARD (2007) Remote sensing-based predictors improve distribution models of rare, early successional and broadleaf tree species in Utah. *Journal of Applied Ecology* 44: 1057-1067.
- ZURELL D, F JELTSCH, CF DORMANN & B SCHRÖDER (2009) Static species distribution models in dynamically changing systems: How good can predictions really be? *Ecography* 32: 733-744.

Editor Asociado: Matías Arim

Recibido el 5 de abril de 2010; aceptado el 25 de enero de 2011