

Macroecología y ecoinformática: sesgos, errores y predicciones en el modelado de distribuciones

S. Varela^{1,2,*}, R. G. Mateo², R. García-Valdés², F. Fernández-González²

(1) Department of Ecology, Faculty of Science, Charles University, Vinicná 7, 128 44 Praha 2, Czech Republic.

(2) Institute of Environmental Sciences, University of Castilla-La Mancha, E-45071 Toledo, Spain.

* Autor de correspondencia: S. Varela [svarela@paleobiogeography.org]

> Recibido el 15 de octubre de 2013, aceptado el 13 de febrero de 2014.

Varela, S., Mateo, R.G., García-Valdés, R., Fernández-González, F. 2014. Macroecología y ecoinformática: sesgos, errores y predicciones en el modelado de distribuciones. *Ecosistemas* 23(1):46-53. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1-07

Hoy en día es común estudiar los patrones globales de biodiversidad a partir de las predicciones generadas por diferentes modelos de nicho ecológico. Habitualmente, estos modelos se calibran con datos procedentes de bases de datos de libre acceso (e.g. GBIF). Sin embargo, a pesar de la facilidad de descarga y de la accesibilidad de los datos, la información almacenada sobre las localidades donde están presentes las especies suele tener sesgos y errores. Estos problemas en los datos de calibración pueden modificar drásticamente las predicciones de los modelos y con ello pueden enmascarar los patrones macroecológicos reales. El objetivo de este trabajo es investigar qué métodos producen resultados más precisos cuando los datos de calibración incluyen sesgos y cuáles producen mejores resultados cuando los datos de calibración tienen, además de sesgos, errores. Para ello creamos una especie virtual, hemos proyectado su distribución en la península ibérica, hemos muestreado su distribución de manera sesgada y hemos calibrado dos tipos de modelos de distribución (Bioclim y Maxent) con muestras de distintos tamaños. Nuestros resultados indican que cuando los datos sólo están sesgados, los resultados de Bioclim son mejores que los de Maxent. Sin embargo, Bioclim es extremadamente sensible a la presencia de errores en los datos de calibración. En estas situaciones, el comportamiento de Maxent es mucho más robusto y las predicciones que proporciona son más ajustadas.

Palabras clave: Modelos de distribución de especies; Modelos de nicho; Bioclim; Maxent; sesgos; open access

Varela, S., Mateo, R.G., García-Valdés, R., Fernández-González, F. 2014. Macroecology and ecoinformatics: Evaluating the accuracy of the ecological niche models calibrated with species occurrence data with biases and/or errors. *Ecosistemas* 23(1):46-53. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1-07

In spite of the biases and errors of the open access biodiversity databases we need to take advantage of the occurrences stored in those databases for analyzing the global patterns of biodiversity. Here, we aimed to test which modelling method produces better predictions when calibrated with data samples that have biases and errors. We tested two different methods, a complex one, Maxent, and a simple one, Bioclim. We created a virtual species, sampled its distribution with both, bias and errors, and calibrated the models with those samples. Results indicated that Bioclim produces better predictions than Maxent when calibrated with biased data sets. Bioclim did not overestimate the species' range and it was able to produce accurate predictions even when calibrated with small and biased data samples (25-50 points). However, when wrong occurrences were included in the calibration samples, Bioclim over-predicted the species' range. Our experiments indicated that in that case, Maxent predictions remained robust and provided accurate maps. Thus, if the calibration data samples have just biases, Bioclim provided better maps than Maxent. However, when samples have both, biases and wrong occurrences, Maxent model provided better results than Bioclim.

Keywords: Species distribution models; ecological niche models; Bioclim; Maxent; bias; open access

Introducción

Las bases de datos de acceso libre han ampliado las fronteras de las preguntas a las que se puede dar respuesta desde la macroecología. Los repositorios online que permiten descargar datos de biodiversidad (por ejemplo: GBIF, www.gbif.org) o variables ambientales (por ejemplo: Worldclim, www.worldclim.org/) están multiplicando los estudios relacionados con patrones globales de biodiversidad, biología de la conservación, efectos del cambio climático, etc. (Graham et al. 2004; Gaubert et al. 2006; Loiselle et al. 2008; Newbold 2010), estudios que, en muchos casos, serían imposibles de abordar por un único equipo de investigación (Arino et al. 2011). Estas bases de datos ofrecen grandes oportunidades a los investigadores por la ingente cantidad de datos almacenados, su fácil accesibilidad, las actualizaciones frecuentes o las grandes

escalas temporales y geográficas disponibles (Garcillan et al. 2003). Sin embargo, también presentan inconvenientes, tales como la desigual cobertura territorial y sus sesgos espaciales, la infrarrepresentación de algunos grupos de organismos, o los errores tipográficos, taxonómicos y de georreferenciación (Ferrier 2002; Varela et al. 2011). En este sentido se está invirtiendo un gran esfuerzo a nivel mundial para reducir los errores y sesgos en estas bases de datos, aunque serán necesarios años para lograrlo (Bisby 2000; Soberón y Peterson 2004; Guralnick et al. 2007).

Las técnicas de modelado del nicho ecológico permiten representar cartográficamente la idoneidad de un área para la presencia de una especie en función de diferentes variables ambientales (clima, suelo, etc.). El uso de estos modelos ha aumentado de manera exponencial en los últimos años, siendo el punto de partida para abordar cuestiones ecológicas muy diversas (Mateo et al. 2011).

Como con toda herramienta novedosa, ha habido numerosos estudios que han testado y optimizado las distintas técnicas (Meynard y Quinn 2007; Lobo et al. 2008; Mateo et al. 2010; Tôrres et al. 2012; Zurell et al. 2012; Zurell et al. 2012). Entre los temas de debate más recientes se cuentan los criterios de elección del modelo, la selección de las variables, la relevancia biológica de éstas, el entorno geográfico del análisis, el umbral de corte de los modelos originales, la selección de los datos de ausencia para calibrar los modelos, o la forma de validar las predicciones (Jiménez-Valverde y Lobo 2007; Lobo et al. 2008; Lobo et al. 2010; Hijmans 2012). Sin embargo, un aspecto todavía insuficientemente testado es el de la sensibilidad de estos modelos frente a potenciales sesgos y errores en los datos de calibración, que podrían alterar significativamente las predicciones (Varela et al. 2014).

Los problemas de las bases de datos de libre acceso respecto a su uso para calibrar modelos de distribución de especies pueden englobarse a grandes rasgos en dos categorías: los sesgos de muestreo y los datos erróneos. Un sesgo de carácter general proviene de la recopilación más o menos indiscriminada de censos y muestreos heterogéneos en sus objetivos y estrategias (en gran medida oportunistas), que en cualquier caso no cumple los requisitos de un muestreo diseñado para el análisis de la probabilidad de presencia de una especie en función de variables ambientales (Holetschek et al. 2012). Otros sesgos derivan de las falsas ausencias en zonas insuficientemente muestreadas (Underwood et al. 2010) y de las distribuciones sesgadas de las presencias cuando los muestreos se concentran en las cercanías de vías de comunicación, ríos o zonas de interés florístico o faunístico (Schulman et al. 2007). La fiabilidad de los modelos puede verse afectada por estos sesgos (Hirzel y Guisan 2002) ya que el sesgo espacial puede generar un sesgo ambiental (Hortal et al. 2008). Aun así, los efectos de alguno de estos sesgos podrían ser asumibles bajo ciertas condiciones. Por ejemplo, diferentes estudios han demostrado que es posible obtener resultados fiables de la modelización de distribuciones a partir de datos obtenidos mediante muestreos oportunistas a lo largo de la red de carreteras (Kadmon et al. 2004; Loiselle et al. 2008; Newbold 2010). No obstante, como la existencia de sesgos ambientales afecta potencialmente a los resultados de los modelos (Hortal et al. 2008), la calidad de éstos puede mejorarse eliminando previamente los sesgos (Varela et al. 2014). Por último, los errores de georreferenciación o de identificación taxonómica originados en el momento de la recolección, el censo o en el de su incorporación a la base de datos, producen que el modelo considere la presencia de una especie en un lugar del que realmente está ausente, y viceversa. Estos errores son especialmente problemáticos cuando introducen falsas presencias en lugares ambientalmente distintos a los de las presencias reales, que pueden causar calibraciones erróneas de los modelos.

El desarrollo de estudios macroecológicos y biogeográficos que requieren de modelos de distribución espacial de especies, ha estimulado la aplicación de numerosas técnicas de modelado, con ventajas, limitaciones y resultados muy diferentes (Elith et al. 2006). En este trabajo hemos comparado dos tipos de modelos muy diferentes entre sí en cuanto a su nivel de complejidad y filosofía: Maxent y Bioclim, y nos proponemos averiguar cuál de ellos genera resultados más fiables cuando es calibrado con datos que contienen sesgos y errores.

El algoritmo de Maxent ajusta una función que discrimina los datos de presencia de la especie frente a los datos de "fondo" o "background" (Elith et al. 2011) permitiendo que las variables se incluyan en el modelo a través de funciones complejas (Phillips y Dudik 2008). Es un algoritmo de aprendizaje automático en el que pueden ajustarse varios parámetros de entrada, como el factor de regularización y las funciones de ajuste de las variables (Anderson y Gonzalez Jr. 2011). Su uso está en plena expansión, y de los 25 trabajos publicados en 2008 que emplearon esta técnica, se ha pasado a 166 en 2012 (ISI Web of Knowledge; claves: "Maxent + Species Distribution"). Maxent se ha empleado para predecir la distribución de las especies en climas pasados (Rodríguez-Sánchez y Arroyo 2008) y futuros (Klamt et al. 2011), los cambios en la

distribución espacial de agentes patógenos (Holt et al. 2009), la distribución de especies amenazadas (Tinoco et al. 2009; Adhikari et al. 2012), el riesgo de expansión de especies invasoras (Perkins et al. 2007; Reshetnikov y Ficetola 2011) o la distribución de patrones genéticos actuales en trabajos de filogeografía (Cordellier y Pfenninger 2009). Como Maxent es el algoritmo más utilizado actualmente en macroecología (Joppa et al. 2013) y como para su aplicación se está generalizando el uso de datos descargados de bases de datos de libre acceso (e.g. desde la misma página web del GBIF se ofrece la posibilidad de crear un mapa de distribución de la especie elegida utilizando Maxent; www.gbif.org), creemos que es vital comprobar la robustez de este método frente a los posibles sesgos y errores presentes en las bases de datos. Nuestra hipótesis de partida es que Maxent debe ser un modelo sensible a los sesgos puesto que está programado para ajustarse a los datos de calibración. La distribución de los datos respecto a las variables puede desplazarse significativamente cuando incorporan sesgos, y previsiblemente, la respuesta del modelo cambiará, y el resultado obtenido será peor. Sin embargo, por el mismo motivo, cabe esperar que Maxent no sea muy sensible a los errores. Maxent tiene en cuenta la distribución de todos los puntos a la hora de calibrar sus parámetros, así que un único punto localizado fuera del rango no debería modificar sensiblemente en el resultado final.

Por otra parte, Bioclim es un método simple y geométrico que enmarca la presencia de la especie dentro de los límites observados para cada variable ambiental (Busby 1986). Los resultados de salida de Bioclim pueden presentarse como una variable continua que representa la probabilidad de presencia de la especie (Hijmans et al. 2012). Por ejemplo, la función bioclim dentro del paquete dismo de R (Hijmans et al. 2012) calcula los percentiles de la distribución de los datos para cada variable generando una predicción que asume que la mediana de esta distribución representa el óptimo de la especie. Aunque la mediana sea sensible al sesgo de los datos, para la tolerancia de la especie (valores máximo y mínimo para cada variable) cabe esperar un comportamiento más estable, de forma que mientras los datos de presencia abarquen la tolerancia real de la especie para cada variable (con independencia del sesgo), el modelo debería funcionar correctamente. Como contrapartida, el área estimada por Bioclim puede ser sensible a los errores en los datos de calibración, sobre todo si éstos contienen falsas presencias fuera del rango real de la especie cuyas condiciones ambientales sean muy diferentes de las condiciones reales de presencia de la especie (puntos fuera del nicho fundamental).

Para realizar las comparaciones hemos diseñado una especie virtual, muestreado su distribución de manera sesgada e incorporado datos erróneos a las muestras. A continuación hemos calibrado Maxent y Bioclim utilizando diferentes tamaños de muestra (25, 50, 100 y 250 presencias). Cada experimento (modelo y tamaño muestral) se ha repetido 100 veces. Como se ha expuesto, nuestra hipótesis es que, a pesar de su mayor sofisticación, Maxent podría ser más sensible a los sesgos que Bioclim, pero, al mismo tiempo, debería ser más robusto frente a los errores.

Material y métodos

Especie virtual

Hemos creado una especie virtual, cuyo nicho fundamental se relaciona con 3 variables climáticas. Para el propósito de esta investigación asumimos que la especie ocupa la totalidad de su distribución potencial, es decir que sus nichos efectivo y fundamental son idénticos. La información sobre las variables climáticas se ha obtenido del repositorio de Worldclim (www.worldclim.org) a una resolución espacial de 30". Éstas son: temperatura máxima del mes más cálido (Bio5), temperatura mínima del mes más frío (Bio6) y precipitación del mes más seco (Bio14) (Hijmans et al. 2005). Hemos definido el nicho de la especie para cada variable mediante una curva normal (Bio5: media = 20 °C, sd = 10 °C; Bio6: media = 10 °C, sd = 10 °C; Bio14: media = 20 mm, sd = 10 mm), y la probabilidad global de presencia de la especie como el producto de las tres curvas. Hemos proyectado el nicho de la especie en la

península ibérica y hemos convertido el mapa continuo en un mapa binomial de presencia-ausencia utilizando 0.2 como el valor de supervivencia de la especie. Este valor es arbitrario y no tiene otra implicación que la de generar nuestro mapa de distribución “real” de nuestra especie virtual a partir de sus probabilidades de presencia (Fig. 1).

A continuación hemos tomado una muestra aleatoria de 10000 puntos usando la función *sampleRandom* del paquete *raster* de R (Hijmans y Etten 2013). Posteriormente hemos generado diferentes submuestras sesgadas incrementando la probabilidad de muestreo en zonas cercanas a la red de carreteras, descargada del repositorio del Laboratorio de Biogeografía Informática del Museo Nacional de Ciencias Naturales (<http://www2.mncn.csic.es/LBI/Recursos.htm>) (Fig. 2). Estas submuestras se han generado con la función *sample* del paquete base de R, ajustando el tamaño de muestra a 25, 50, 100 y 250 puntos. Además, hemos incluido en cada muestra hasta 3 puntos erróneos, elegidos al azar fuera de la zona de distribución potencial de la especie y añadidos secuencialmente en un segundo análisis. Los scripts de R para ejecutar estos modelos están disponibles en GitHub (<https://github.com/SaraVarela/Ecosistemas>).

Variables

El número de variables que se incluyen en los modelos afecta a las predicciones finales. En general el área predicha disminuye al aumentar el número de variables, ya que se incrementa el número de condiciones que debe cumplir un área para ser considerada favorable. Existen diferentes propuestas para efectuar la selección de variables en los métodos del tipo “envoltura ambiental” como Bioclim. Por ejemplo, ENFA (Hirzel et al. 2002) basa la relevancia de las variables en el grado de marginalidad y de especialización de la especie respecto a cada una de ellas. La marginalidad se calcula como la distancia entre la media de cada variable en la zona de estudio (por ejemplo, temperatura media del conjunto del área de estudio) y la media obtenida en los puntos de ocurrencia de la especie; y la especificidad como la diferencia entre el rango de la variable (por ejemplo, temperatura máxima menos temperatura mínima del área de estudio) respecto al rango habitado por la especie. Estos dos valores se usan como índices de la importancia que cada variable tiene para nuestra especie (cuanto más marginal y más específico, más importante), y por lo tanto pueden ser usadas para la selección de variables (Aragón et al. 2010; Jiménez-Valverde et al. 2011). Otros métodos, como Maxent, incluyen implícitamente este paso y atribuyen pesos diferentes a las variables de manera automática, en función de la sensibilidad del modelo a cada variable, es decir, a si el resultado cambia sustancialmente al excluir la variable (Phillips et al. 2004; Phillips et al. 2006). Los procedimientos habitualmente aplicados para seleccionar variables ambientales son más o menos automáticos y asumen que se carece de información *a priori* sobre la importancia de dichas variables para cada especie en particular, lo que entraña no pocos problemas (Varela et al. 2011); de Marco and Nóbrega, comunicación personal).

En nuestro caso, al trabajar con una especie virtual podemos evitar las incertidumbres asociadas a la selección de variables, incertidumbres que no se pueden sortear si se trabaja con especies reales.

En el caso de nuestra especie virtual, las variables que determinan su distribución se han determinado *a priori* y por lo tanto se incluyen en la modelización sabiendo que tienen importancia vital para la distribución de la especie. Es decir, hemos incluido las 3 variables ambientales con las que hemos definido la probabilidad de presencia de la especie virtual.

Modelos

Para implementar los dos métodos de modelización sometidos a comparación, Maxent y Bioclim, se han usado las librerías *dismo* (Hijmans et al. 2012) y *raster* de R (Hijmans y Etten 2013). Los mapas continuos de cada modelo se han transformado en mapas binomiales (de presencia/ausencia) utilizando dos umbrales de corte: el mínimo valor predicho para los puntos de calibración, de



Figura 1. Distribución de la especie virtual en la península ibérica.

Figure 1. Geographic range of the virtual species in the Iberian Peninsula



Figura 2. Mapa de distancia a carreteras generado a partir de un mapa vectorial de la red de carreteras de la península ibérica (<http://www2.mncn.csic.es/LBI/Recursos.htm>) para simular el sesgo muestral. Las zonas más oscuras son zonas próximas a la red vial, y por lo tanto tienen mayor probabilidad de ser muestreadas.

Figure 2. Distance to roads (dark blue=close, light blue=far). We created this map based on the road map of the Iberian Peninsula (<http://www2.mncn.csic.es/LBI/Recursos.htm>), and we used it to weight the species sampling and generate the sample bias.

ahora en adelante “Bioclim-mp” y “Maxent-mp”, y el umbral de corte que maximiza la sensibilidad y la especificidad del modelo (“Maxent-ss”). La sensibilidad de un modelo es el porcentaje de acierto en los puntos de presencia, mientras que la especificidad es el porcentaje de acierto en los puntos de ausencia. En el caso de Maxent, hemos elegido 10000 puntos al azar dentro de la península ibérica como background para calibrar el modelo (es decir, para calcular las distribuciones de las variables en el área de estudio); estos puntos se utilizan como pseudoausencias en el cálculo del umbral de corte (“ss”).

Para evaluar los resultados hemos comparado las distribuciones predichas por los modelos con la distribución “real” de la especie (Fig. 1). Hemos estimado el porcentaje del área predicha

correctamente y el porcentaje de área predicha incorrectamente, considerando tanto las sobreestimaciones como las infraestimaciones. Para cada experimento (cada método y tamaño de muestra) hemos generado 100 submuestras sesgadas diferentes sobre las que se han realizado las calibraciones y comparaciones. Como la distribución de los resultados (los porcentajes de área predichos correcta e incorrectamente) no es normal (test de Shapiro), hemos utilizado el test de Friedman para la comparación global de los tres experimentos y a continuación el test no paramétrico de Wilcoxon para las comparaciones pareadas entre experimentos.

Tabla 1. Comparación (test de medianas de Wilcoxon; se indican las medianas de 100 réplicas de cada tratamiento) entre los porcentajes de área correctamente predicha y de área sobreestimada por los modelos de Bioclim-mp y de Maxent-mp (con umbral de corte del modelo fijado en el valor mínimo de los datos de presencia). Maxent predice mejor el área realmente ocupada por la especie en todos los experimentos, pero la sobreestima grandemente, en tanto que Bioclim ajusta mejor las predicciones (0 % de sobrepredicción).

Table 1. Percentages of the area correctly predicted by Maxent-mp (minimum presence threshold) and Bioclim-mp and percentages of the area over-predicted by the models in relation to the size of the biased calibration data set. We compared the results of 100 experiments for each model using the Wilcoxon test. Bioclim-mp results are better than Maxent-mp results, because they did not over-estimate the area inhabited by the species.

% Área correctamente predicha	Maxent-mp	Bioclim-mp	W	p-valor
250 puntos	99.6	98.8	1487	<0.001
100 puntos	99	96.8	8415.5	<0.001
50 puntos	98	93.7	1453	<0.001
25 puntos	95.5	84	1093	<0.001
% Sobrepredicción	Maxent-mp	Bioclim-mp	W	p-valor
250 puntos	107.4	0	0	<0.001
100 puntos	100.5	0	0	<0.001
50 puntos	55.5	0	0	

Tabla 2. Comparación (test de medianas de Wilcoxon; se indican las medianas de 100 réplicas de cada tratamiento) entre los porcentajes de área correctamente predicha y de área sobreestimada por los modelos de Bioclim-mp y de Maxent-ss (umbral de corte en el valor que maximiza la sensibilidad y especificidad del modelo). Para el tamaño de muestra más pequeño, Maxent-ss predice mejor que Bioclim-mp, pero para el resto los resultados de Bioclim-mp son significativamente mejores que los de Maxent-ss. Además, Maxent-ss sobreestima el área ocupada por la especie en todos los experimentos, mientras que Bioclim-mp no.

Table 2. Percentages of the area correctly predicted by the Maxent-ss (sensitivity plus specificity threshold) and Bioclim-mp, and percentages of the area over-predicted by the models in relation to the size of the biased calibration data set. We compared the results of 100 experiments for each model using the Wilcoxon test. Bioclim-mp results are better than Maxent-ss results, because they did not over-estimate the area inhabited by the species.

% Área correctamente predicha	Maxent-ss	Bioclim-mp	W	p-value
250 puntos	96	98.8	4841	<0.001
100 puntos	93	96.8	4043	<0.001
50 puntos	92	93.7	3555	0.15
25 puntos	92	84	1470	<0.001
% Sobrepredicción	Maxent-ss	Bioclim-mp	W	p-value
250 puntos	18	0	0	<0.001
100 puntos	15	0	0	<0.001
50 puntos	19	0	0	<0.001
25 puntos	27	0	0	<0.001

Resultados

El test de Friedman indica que hay diferencias significativas entre los resultados obtenidos utilizando Bioclim-mp, Maxent-mp y Maxent-ss, independientemente del tamaño muestral utilizado para calibrar los modelos (chi-cuadrado de Friedman: 52.32, 51.64, 87.24 y 91 para los tamaños muestrales de 25, 50, 100 y 250 respectivamente, todos ellos con un valor de probabilidad <0.0001).

Los resultados indican que Bioclim-mp proporciona mejores resultados cuando se calibra con datos sesgados. Atendiendo al porcentaje de área correctamente estimada por los modelos Bioclim-mp es capaz de producir una predicción muy ajustada (>84 % de área correctamente estimada y 0 % de sobrepredicción) incluso con muestras de calibración pequeñas y sesgadas (Figs. 3 y 4). Maxent-mp predice correctamente el rango ocupado por la especie (>95 % de área correctamente estimada en todos los casos), pero también sobrepredice en exceso (>45 %) (Tabla 1). Cuando se cambia el umbral de corte los resultados mejoran, puesto que con Maxent-ss se reducen las sobreestimaciones de área hasta un 27 % (Tabla 2).

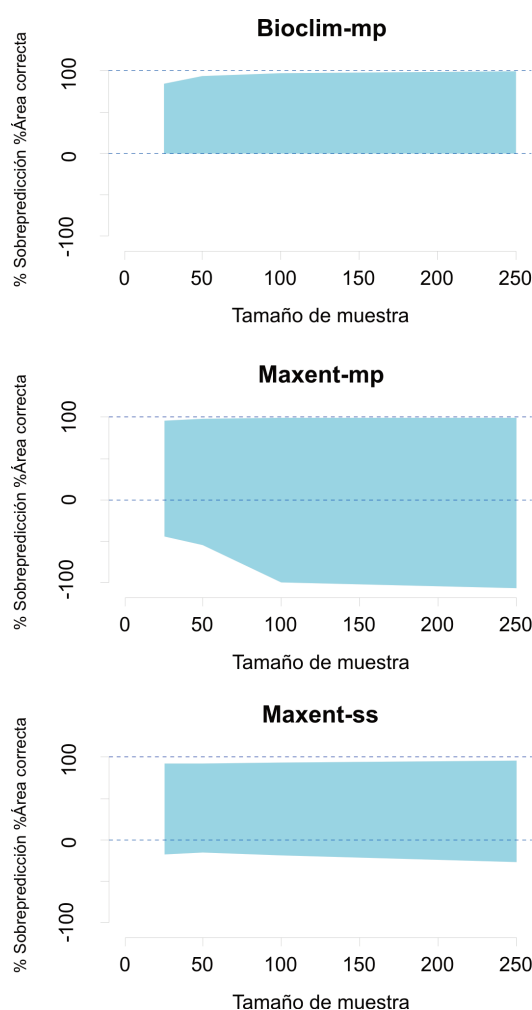


Figura 3. Sobreestimaciones de área en Bioclim-mp (arriba), Maxent-mp (centro) y Maxent-ss (abajo). Maxent-mp sobrepredice el área ocupada por la especie en casi el doble del área real, pero usando el umbral de corte ss sus predicciones son más ajustadas, aunque sigue sobreestimando el área potencialmente habitable por la especie. Las predicciones de Bioclim-mp se mantienen siempre dentro del área realmente habitable por la especie (delimitada por las líneas discontinuas).

Figure 3. Percentage of area over-estimated and under-estimated with the different models - Bioclim-mp (minimum presence threshold), Maxent-mp, and Maxent-ss (sensitivity plus specificity threshold) - in relation to the size of the biased calibration data sets. Maxent-mp extremely over-estimate the geographic range of the species, Maxent-ss slightly over-estimate the geographic range, and Bioclim-mp do not over-estimate the geographic range of the species.

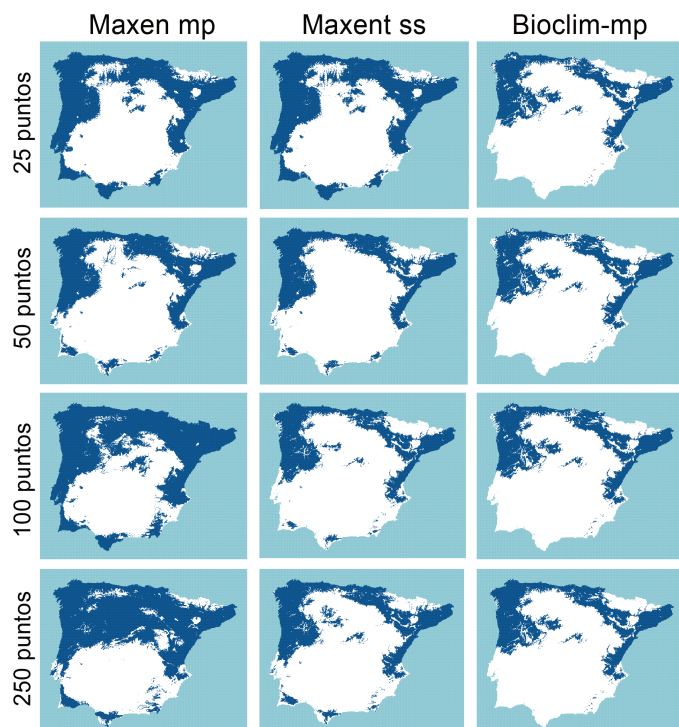


Figura 4. Mapas de las áreas de presencia predichas por Maxent-mp, Maxent-ss y Bioclim-mp con muestras sesgadas de diverso tamaño. Se aprecia la fuerte sobreestimación de Maxent-mp, que aumenta con el tamaño muestral, la más moderada de Maxent-ss y el buen ajuste de Bioclim (comparar con la Fig. 1).

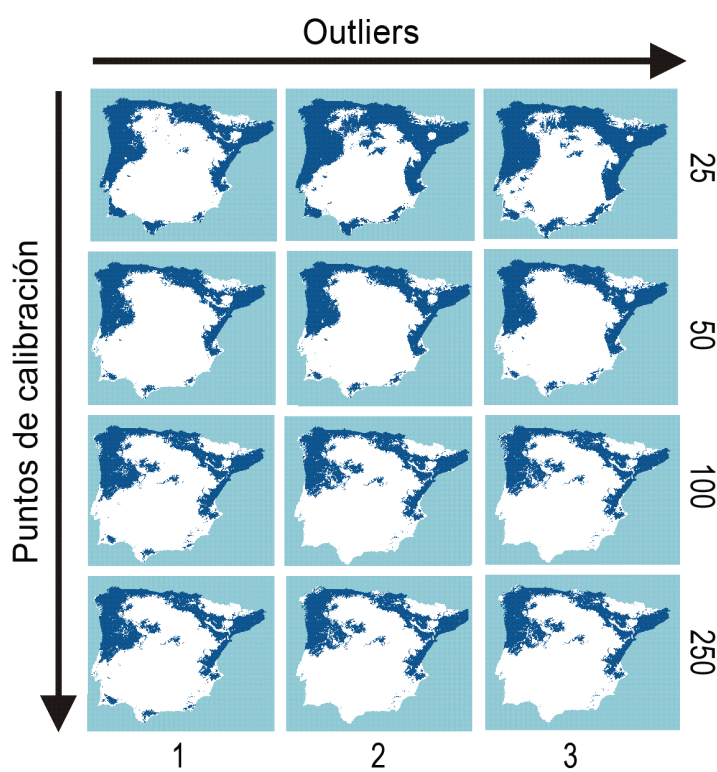


Figura 6. Áreas predichas por Maxent-ss calibrado con datos sesgados y con datos erróneos fuera del rango de distribución real de la especie y de su nicho ecológico. Las predicciones de los modelos no empeoran al añadir datos erróneos, y mejoran al ampliar la muestra de calibración, aunque los datos estén sesgados.

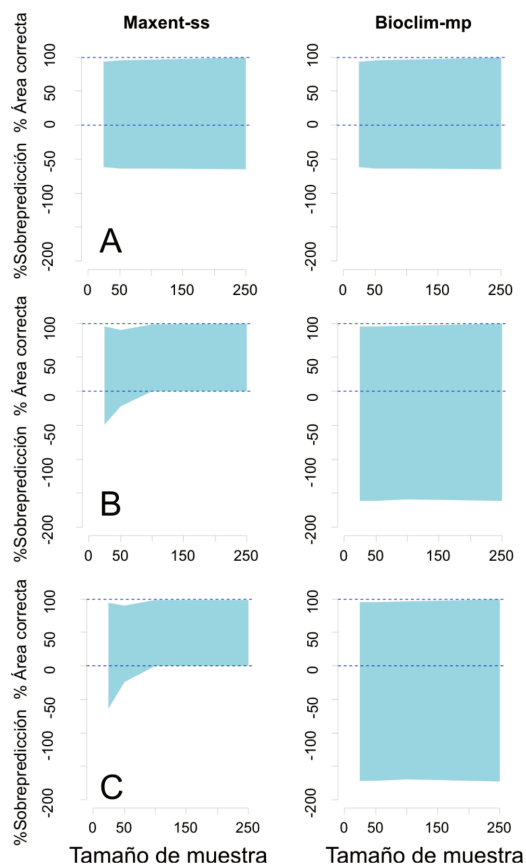


Figura 5. Porcentajes del área predicha correctamente y de la sobrepredicción del modelo con respecto al área real de la especie cuando calibramos los modelos con datos sesgados a los que se han añadido 1 (A), 2 (B) ó 3 (C) datos erróneos. En todos los experimentos Maxent-ss ajusta mucho mejor las predicciones que Bioclim-mp, que sobrepredice el área favorable para la supervivencia de la especie en más de un 50 % con sólo un dato erróneo añadido.

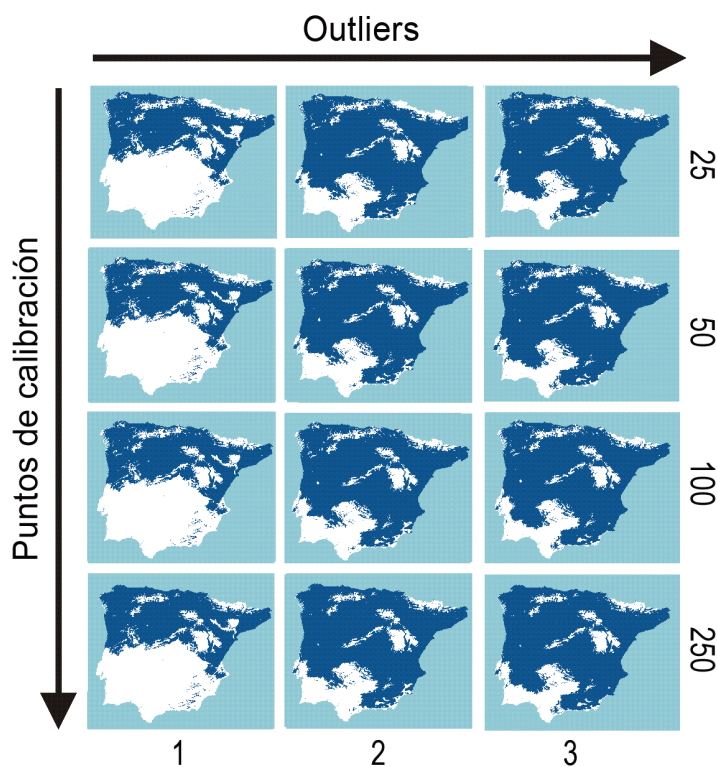


Figura 7. Áreas predichas por Bioclim-mp calibrado con datos sesgados y con datos erróneos fuera del rango de distribución real de la especie y de su nicho ecológico. El número de outliers incrementa drásticamente la sobrepredicción del modelo, con independencia del tamaño de muestra. Al añadir 3 datos erróneos el modelo predice como favorable casi toda la península ibérica.

El efecto del tamaño de muestra sobre las predicciones es diferente en ambos métodos. Con Bioclim, añadir más datos (aunque estén sesgados) mejora los modelos, mientras que con Maxent las mejoras son más moderadas puesto que se parte de niveles más altos de predicción correcta con tamaños de muestra pequeños. En cuanto a la sobreestimación, se incrementa con el tamaño de muestra en Maxent-mp, pero se reduce, o al menos se estabiliza en Maxent-ss (Tablas 1 y 2, Figs. 3 y 4). La simulación realizada indica que las predicciones de Maxent son en conjunto más ajustadas cuando se utiliza el umbral de corte ss en vez del mp, y que el comportamiento de Bioclim es más robusto frente a los sesgos que el de Maxent; siendo Maxent-mp el método más sensible a los sesgos por su tendencia a la sobrepredicción.

Por último, cuando añadimos presencias erróneas a los datos de calibración, ya de por sí sesgados, los resultados indican que Bioclim es mucho más sensible que Maxent y sobreestima el área potencialmente adecuada para la supervivencia de la especie (Figs. 5, 6 y 7). El área sobreestimada por Bioclim-mp asciende hasta un 50 % con un único punto erróneo y aumenta sustancialmente con cada nuevo punto erróneo añadido, llegando a obtenerse una predicción que abarca casi toda la península ibérica cuando se añaden 3 puntos erróneos a cualquier tamaño de muestra. Por el contrario, Maxent-ss es muy robusto frente a este tipo de errores en los datos, y sus predicciones siguen manteniéndose ajustadas.

Discusión

Actualmente, un gran número de estudios a nivel macroecológico y biogeográfico utilizan las predicciones de los modelos de distribución de especies para corroborar sus hipótesis (Elith y Leathwick 2009). La elección de la técnica de modelado es una cuestión clave que a menudo condiciona los resultados obtenidos (Loiselle et al. 2003; Thuiller 2004; Elith et al. 2006; Pearson et al. 2006), además de ser un proceso complejo (Austin 2002; Segurado y Araujo 2004; Austin 2007). No existe un único método que funcione mejor en todas las situaciones (Segurado y Araujo 2004; Johnson y Gillingham 2005) como prueban los múltiples trabajos de comparación de métodos publicados (Manel et al. 1999; Moisen y Frescino 2002; Muñoz y Felicísimo 2004; Tsoar et al. 2007) con resultados a veces contradictorios (Austin 2007). Estas técnicas están aún en desarrollo y si no se dispone de una receta única es debido a la enorme casuística a la que se enfrentan. Como ya hemos discutido anteriormente, la selección del tipo de método, de las variables, la calibración del modelo (dejándole ajustarse a ecuaciones más o menos complejas) o la validación del mismo, son temas que continúan abiertos. La capacidad de construir modelos más realistas depende de nuestra comprensión de los sistemas ecológicos y de la cantidad y calidad de los datos disponibles, independientemente de la escala de trabajo (tanto estudios macroecológicos como estudios a pequeña escala). Mientras tanto, es esencial evaluar qué métodos y bajo qué condiciones pueden ofrecer las predicciones más ajustadas para reducir, en la medida de lo posible, los problemas de infra- o sobre-estimación (por ejemplo, del riesgo de extinción de especies amenazadas o de expansión de especies invasoras). Pese a estas limitaciones, la modelización de distribuciones ha demostrado sus capacidades en campos difíciles de abordar con otras técnicas, como la predicción de localizaciones de especies aún no descritas (Raxworthy et al. 2003), la distribución de especies invasoras (Petitpierre et al. 2012), las distribuciones pretéritas de especies (Varela et al. 2010) o la previsión de los impactos potenciales del cambio climático en la distribución de las especies (Pearson y Dawson 2003).

Nuestro estudio se enmarca en esta línea de revisión metodológica y puede servir de guía para conocer los riesgos asociados al uso de ciertos métodos (Maxent y Bioclim) con datos afectados por sesgos o errores. Los resultados confirman que un método sofisticado como Maxent puede ser más sensible a los sesgos en los datos de calibración que uno sencillo como Bioclim. En general, Bioclim produce estimas mucho más fiables del área potencialmente habitable por una especie cuando los datos de calibración contienen solamente sesgos, y no errores (Tablas 1 y 2, Figs. 3 y

4). No obstante, Bioclim tiene otros inconvenientes para el modelado, derivados de su incapacidad para incluir interacciones entre variables o de sus rígidos ajustes 'rectangulares' en el espacio ambiental (Guisan y Zimmermann 2000; Hijmans y Graham 2006; Peterson et al. 2011).

La selección del umbral de corte para generar mapas binarios a partir de modelos continuos representa otra etapa clave de la modelización porque los resultados pueden ser muy diferentes en función del método utilizado (Aranda y Lobo 2010; Mateo et al. 2012; Liu et al. 2005; Jimenez-Valverde y Lobo 2007). Las predicciones calibradas con datos sesgados y basadas en modelos complejos, como Maxent, son proclives a sobreestimar el área potencialmente habitable por las especies cuando se usa el umbral de corte mp (valor mínimo en una presencia). Según nuestros resultados, seleccionar el umbral de corte que maximiza los aciertos (sensibilidad+especificidad) produce resultados más ajustados (Tablas 1 y 2, Figs 3 y 4)

Por otro lado, las predicciones de Bioclim son muy sensibles a la presencia de errores en los datos de calibración, que inducen graves sobreestimaciones con independencia del tamaño muestral (Figs. 5 y 7). Para nuestra especie virtual un dato erróneo entre 250 conlleva un 50 % de sobreestimación y tres prácticamente anulan el modelo. En estos casos el comportamiento de Maxent es más robusto y sus predicciones mucho más ajustadas (Figs. 5, 6 y 7). Por lo tanto, utilizar Bioclim con grandes bases de datos requiere una escrupulosa revisión de cada ocurrencia para excluir todas aquellas que puedan ser sospechosas, una labor costosa y que no siempre despejará por completo las incertidumbres.

En los estudios macroecológicos es cada vez más habitual descargar y usar la información disponible en grandes bases de datos sobre decenas o centenares de especies, lo que hace inviable su revisión minuciosa y conduce a calibrar los modelos con datos susceptibles de contener sesgos y errores. Ante estas situaciones nuestros resultados indican que, por defecto, Maxent con el umbral de corte ss es un método robusto ante datos que contengan tanto sesgos como errores. De la lógica de los resultados se infiere también la conveniencia de comparar las predicciones de las dos técnicas: si ambas son similares, o si la sobreestimación de Maxent-ss es moderada, podemos considerar que los modelos son fiables. Al mismo tiempo, una sobreestimación de Bioclim indicará que probablemente los datos de calibración contienen errores, en cuyo caso la disyuntiva está entre optar por Maxent, o por una revisión exhaustiva de los datos. Cuando Maxent produce una sobreestimación excesiva respecto a Bioclim cabe explorar otro tipo de modelos, o tratar de eliminar los sesgos presentes en los datos mediante la aplicación de filtros ambientales (Varela et al. 2014). Por último, otra alternativa es recurrir a modelos de consenso (Araújo y New 2007; Marmion et al. 2009) que han mostrado buenos resultados en diferentes trabajos (Mateo et al. 2012), aunque son más costosos de aplicar.

Por último, queremos remarcar que el caso de estudio que hemos utilizado en este trabajo es un ejemplo que no abarca toda la casuística existente, tanto de tipos errores y sesgos a los que se puede enfrentar un investigador, como de clases de modelos de distribución de especies que existen. Por ejemplo, no hemos tenido en cuenta las falsas ausencias en especies insuficientemente muestreadas, o lo que es lo mismo, el efecto de los muestreos que no llegan a recoger muestras que representen el total de las condiciones donde puede habitar una especie. Además, hemos testado dos tipos de modelos (Maxent y Bioclim), cuando existen numerosas técnicas para determinar la distribución de las especies. De manera que, en el futuro será necesario comprobar los resultados aquí obtenidos con otros tipos de modelos, como distancias de Mahalanobis, ENFA, GLMz, GAM, etc., e incluir diferentes tipos de sesgos y errores. Los resultados aquí obtenidos abren un nuevo camino para la investigación metodológica, tratando de buscar técnicas robustas ante los problemas reales a los que se enfrenta la biogeografía y la macroecología.

Conclusiones

Los resultados de nuestros experimentos confirman que Bioclim es más robusto ante los sesgos en los datos de calibración que Maxent para tamaños muestrales de medianos a grandes, mientras que Maxent tiene un comportamiento más estable cuando los datos contienen errores localizados fuera del nicho fundamental de la especie. De manera que si tenemos certidumbre de que nuestros datos están libres de errores, aunque puedan contener sesgos, un método sencillo como Bioclim puede producir buenos resultados. Sin embargo, si sospechamos que los datos contienen errores, y no tenemos recursos o información veraz para depurarlos, nuestra recomendación es usar un modelo robusto frente a errores como Maxent.

Agradecimientos

Este trabajo se enmarca dentro de los proyectos: "Support of establishment, development and mobility of quality research teams at the Charles University" CZ.1.07/2.3.00/30.0022, financiado por la European Science Foundation y la República Checa (S.Varela); y "Potential effects of climate change on Natura 2000 conservation targets in Castilla-La Mancha (CLICHE)" (Ref. no.: POIC10-0311-0585), financiado por el gobierno de Castilla-La-Mancha, España (S. Varela, R. G. Mateos, R. García-Valdés, and F. Fernández-González)

Referencias

- Adhikari, D., Barik S.K., Upadhyaya, K. 2012. Habitat distribution modelling for reintroduction of *Ilex khasiana* purk, a critically endangered tree species of northeastern india. *Ecological Engineering* 40(0): 37-43.
- Anderson, R.P., González Jr. I. 2011. Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with Maxent. *Ecological Modelling* 222: 2796-2811.
- Aragón, P., Baselga, A., Lobo, J.M. 2010. Global estimation of invasion risk zones for the western corn rootworm *Diabrotica virgifera virgifera*: Integrating distribution models and physiological thresholds to assess climatic favourability. *Journal of Applied Ecology* 47(5): 1026-1035.
- Aranda, S.C., Lobo, J.M. 2010. How well does presence-only-based species distribution modelling predict assemblage diversity? A case study of the tenerife flora. *Ecography*: 34: 31-38.
- Araújo, M.B., New, M. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution* 22(1): 42-47.
- Araújo, M.B., Rahbek, C. 2006. How does climate change affect biodiversity? *Science* 313(5792): 1396-1397.
- Arino, A.H., Chavan V., King, N. 2011. The biodiversity informatics potential index. *Bmc Bioinformatics* 12. (Suppl 15):S4.
- Austin, M. 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200(1-2): 1-19.
- Austin, M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: An interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157(2-3): 101-118.
- Bisby, F.A. 2000. The quiet revolution: Biodiversity informatics and the internet. *Science* 289: 2309-2312.
- Busby, J.R. 1986. Bioclimatic prediction system (Bioclim) user's manual version 2.0 *Australian biological resources study leaflet*
- Cordellier, M., Pfenninger, M. 2009. Inferring the past to predict the future: Climate modelling predictions and phylogeography for the freshwater gastropod *Radix balthica* (Pulmonata, Basommatophora). *Molecular Ecology* 18(3): 534-544.
- Eliith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M.S., Zimmermann, N.E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29(2): 129-151.
- Eliith, J., Leathwick, J.R. 2009. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 677-697.
- Eliith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E., Yates, C.J. 2011. A statistical explanation of Maxent for ecologists. *Diversity and Distributions* 17(1): 43-57.
- Ferrier, S. 2002. Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: Where to from here? *Systematic Biology* 51(2): 331-363.
- Garcillan, P.P., Ezcurra, E., Riemann, H. 2003. Distribution and species richness of woody dryland legumes in Baja California, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 14(4): 475-486.
- Gaubert, P., Papes, M., Peterson, A.T. 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.
- Graham, C.H., Ron, S.R., Santos, J.C., Schneider, C.J., Moritz, C. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58: 1781-1793.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135(2-3): 147-186.
- Guralnick, R.P., Hill A.W., Lane, M. 2007. Towards a collaborative, global infrastructure for biodiversity assessment. *Ecology Letters* 10(8): 663-672.
- Hijmans, R.J. 2012. Cross-validation of species distribution models: Removing spatial sorting bias and calibration with a null model. *Ecology* 93(3): 679-688.
- Hijmans, R.J., Graham, C.H. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology* 12(12): 2272-2281.
- Hijmans, R.J., Etten, J.v. 2013. Raster: Geographic data analysis and modeling. R package version 2.1-25. Disponible en: <http://CRAN.R-project.org/package=raster>.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hijmans, R.J., Phillips, S., Leathwick, J., Eliith, J. 2012. Package 'dismo'. Species distribution modeling. R package version 0.7-17. <http://CRAN.R-project.org/package=dismo>
- Hirzel, A., Guisan, A. 2002. Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. *Ecological Modelling* 157(2-3): 331-341.
- Hirzel, J., Hausser, A.H., Chessel, D., Perrin, N. 2002. Ecological-niche factors analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83: 2027-2036.
- Holetschek, J., Droege, G., Guentsch A., Berendsohn, W.G. 2012. The abcd of primary biodiversity data access. *Plant Biosystems* 146(4): 771-779.
- Holt, A.C., Salkeld, D.J., Fritz, C.L., Tucker, J.R., Gong, P. 2009. Spatial analysis of plague in California: Niche modeling predictions of the current distribution and potential response to climate change. *International Journal of Health Geographics* 8:38.
- Hortal, J., Jiménez-Valverde, A., Gómez, J.F., Lobo J.M., Baselga, A. 2008. Historical bias in biodiversity inventories affects the observed realized niche of the species. *Oikos* 117: 847-858.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J.M. 2007. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either-or presence-absence. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 31(3): 361-369.
- Jiménez-Valverde, A., Peterson, A.T., Soberón, J., Overton, J.M., Aragón, P., Lobo, J.M. 2011. Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions* 13(12): 2785-2797.
- Johnson, C.J., Gillingham, M.P. 2005. An evaluation of mapped species distribution models used for conservation planning. *Environmental Conservation* 32(2): 117-128.
- Joppa, L.N., McInerny, G., Harper, R., Salido, L., Takeda, K., O'Hara, K., Gavaghan D., Emmott, S. 2013. Troubling trends in scientific software use. *Science* 340(6134): 814-815.
- Kadmon, R., Farber, O., Danin, A. 2004. Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. *Ecological Applications* 14(2): 401-413
- Klamt, M., Thompson, R., Davis, J. 2011. Early response of the platypus to climate warming. *Global Change Biology* 17(10): 3011-3018.
- Liu, C.R., Berry, P.M., Dawson, T.P., Pearson, R.G. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28(3): 385-393.
- Lobo, J., M., Jiménez-Valverde, A., Real, R. 2008. AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17(2): 145-151.

- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A., Hortal, J. 2010. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography* 33(1): 103-114.
- Loiselle, B., Howell, C.A., Graham, C.H., Goerck, J.M., Brooks, T., Smith, K.G., Williams, P.H. 2003. Avoiding pitfalls of using species distributions models in conservation planning. *Conservation Biology* 17: 1591-1600.
- Loiselle, B.A., Jorgensen, P., Consiglio, T., Jimenez, I., Blake, J.G., Lohmann, L.G., Montiel, O.M. 2008a. Evaluating plant collection representation for ecological niche modeling: A case study using plant vouchers from Ecuador and Bolivia. *Journal of Biogeography* 35: 105-116.
- Loiselle, B.A., Jorgensen, P.M., Consiglio, T., Jiménez, I., Blake, J.G., Lohmann, L.G., Montiel, O.M. 2008b. Predicting species distributions from herbarium collections: Does climate bias in collection sampling influence model outcomes? *Journal of Biogeography* 35(1): 105-116.
- Manel, S., Dias, J.M., Buckton, S.T., Ormerod, S.J. 1999. Alternative methods for predicting species distribution: An illustration with Himalayan river birds. *Journal of Applied Ecology* 36(5): 734-747.
- Marmion, M., Parviainen, M., Luoto, M., Heikkinen, R.K., Thuiller, W. 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 15(1): 59-69.
- Mateo, R.G., Croat, T.B., Felicísimo, A.M., Muñoz, J. 2010. 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(1): 84-94.
- Mateo, R.G., Felicísimo, A.M., Muñoz, J. 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista chilena de historia natural* 84: 217-240.
- Mateo, R.G., Felicísimo, A.M., Pottier, J., Guisan, A., Muñoz, J. 2012. Do stacked species distribution models reflect altitudinal diversity patterns? *PLoS ONE* 7: e32586.
- Meynard, C.N., Quinn, J.F. 2007. Predicting species distributions: A critical comparison of the most common statistical models using artificial species. *Journal of Biogeography* 34(8): 1455-1469.
- Moisen, G.G., Frescino, T.S. 2002. Comparing five modelling techniques for predicting forest characteristics. *Ecological Modelling* 157: 209-225.
- Muñoz, J., Felicísimo, A.M. 2004. Comparison of statistical methods commonly used in predictive modelling. *Journal of Vegetation Science* 15(2): 285-292.
- Newbold, T. 2010. Applications and limitations of museum data for conservation and ecology, with particular attention to species distribution models. *Progress in Physical Geography* 34(1): 3-22.
- Pearson, R.G., Thuiller, W., Araujo, M.B., Martínez-Meyer, E., Brotons, L., McClean, C., Miles, L., Segurado, P., Dawson T.P., Lees, D.C. 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* 33(10): 1704-1711.
- Perkins, S.L., Rothschild, A., Waltari, E. 2007. Infections of the malaria parasite, *Plasmodium floridense*, in the invasive lizard, *Anolis sagrei*, in Florida. *Journal of Herpetology* 41(4): 750-754.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Araújo, M.B. 2011. *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton and Oxford: Princeton University Press.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190(3-4): 231-259.
- Phillips, S.J., Dudík, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31(2): 161-175.
- Phillips, S.J., Dudík, M., Schapire, R.E. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. En: *21st International Conference on Machine Learning*, pp. 83. Banff, Canada.
- Petitpierre, B., Kueffer, C., Broennimann, O., Randin, C., Daehler, C., Guisan, A. 2012. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science* 335, 1344-1348.
- Raxworthy, C.J., Martínez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R.A., Schneider, G.E., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* 426(6968): 837-841.
- Reshetnikov, A.N., Ficetola, G.F. 2011. Potential range of the invasive fish rotan (*Percocottus glenii*) in the Holarctic. *Biological Invasions* 13(12): 2967-2980.
- Rodríguez-Sánchez, F., Arroyo, J. 2008. Reconstructing the demise of tethyan plants: Climate-driven range dynamics of *Laurus* since the Pliocene. *Global Ecology and Biogeography* 17(6): 685-695.
- Schulman, L., Toivonen, T., Ruokolainen, K. 2007. Analysing botanical collecting effort in Amazonia and correcting for it in species range estimation. *Journal of Biogeography* 34(8): 1388-1399.
- Segurado, P., Araujo, M.B. 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography* 31(10): 1555-1568.
- Soberón, J., Peterson, A.T. 2004. Biodiversity informatics: Managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* 359: 689-698.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F., De Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., Van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L., Williams, S.E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427(6970): 145-148.
- Thuiller, W. 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology* 10(12): 2020-2027.
- Tinoco, B.A., Astudillo, P.X., Latta, S.C., Graham, C.H. 2009. Distribution, ecology and conservation of an endangered Andean hummingbird: The violet-throated metal-tail (*Metallura baroni*). *Bird Conservation International* 19(1): 63-76.
- Tórres, N.M., De Marco, P., Santos, T., Silveira, L., de Almeida Jácomo, A.T., Diniz-Filho, J.A.F. 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. *Diversity and Distributions* 18(6): 615-627.
- Tsoar, A., Allouche, O., Steinitz, O., Rotem, D., Kadmon, R. 2007. A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution. *Diversity and Distributions* 13(4): 397-405.
- Underwood, J.G., D'Agrosa, C., Gerber, L.R. 2010. Identifying conservation areas on the basis of alternative distribution data sets. *Conservation Biology* 24: 162-170.
- Varela, S., Anderson, R.P., García-Valdés, R., Fernández-González, F. 2014. Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography* 37: 001-008.
- Varela, S., Lobo, J.M., Hortal, J. 2011. Using species distribution models in paleobiogeography: A matter of data, predictors and concepts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 310: 451-463.
- Varela, S., Lobo, J.M., Rodríguez J., Batra, P. 2010. Were the late Pleistocene climatic changes responsible for the disappearance of the European spotted hyena populations? Hindcasting a species geographic distribution across time. *Quaternary Science Reviews*, 29(17-18): 2027-2035.
- Zurell, D., Elith, J., Schröder, B. 2012. Predicting to new environments: Tools for visualizing model behaviour and impacts on mapped distributions. *Diversity and Distributions* 18(6): 628-634.
- Zurell, D., Grimm, V., Rossmannith, E., Zbinden, N., Zimmermann, N.E., Schröder, B. 2012. Uncertainty in predictions of range dynamics: Black grouse climbing the Swiss Alps. *Ecography* 35(7): 590-603.